СОДЕРЖАНИЕ

Том 56, номер 3, 2022

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

Разнообразие почвенных микромицетов в торфяных мерзлотных почвах южной тундры

Ю. А. Виноградова, Е. М. Лаптева, В. А. Ковалева, Е. М. Перминова 155

Lactarius kauffmanii (*Russulales*, *Russulaceae*) – первая находка в Европе

М. А. Паламарчук, Д. В. Кириллов, Д. М. Шадрин 171

Идентификационный ключ к родам и некоторым видам гастеромицетов России

Ю. А. Ребриев 178

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

Действие биоцидов на активность ряда экстрацеллюлярных ферментов грибов-деструкторов технических изделий, эксплуатируемых в условиях тропического климата (Вьетнам)

В. А. Карпов, В. Ф. Смирнов, О. Н. Смирнова, Н. А. Аникина, Е. А. Захарова, А. Ю. Шишкин, А. Е. Иванова, Т. А. Семенова 185

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

Разнообразие грибов рода *Fusarium* и их микотоксинов в зерне из азиатской части России

О. П. Гаврилова, Т. Ю. Гагкаева, А. С. Орина, Н. Н. Гогина 194

ХРОНИКА

Памяти Александра Елисеевича Коваленко (1953–2021) 207

К 140-летию со дня рождения Александра Михайловича Сигрианского (1882–1967)

Г. М. Мелькумов, Е. В. Рощупкина, Е. А. Мелькумова 214

ADDENDA

“Новые виды для региональных микобиот России. 6. Информационное сообщение – 2021”: Иллюстрации новых для России видов

С. В. Волобуев, С. Ю. Большаков, Ю. Р. Химич, А. Г. Ширяев, Ю. А. Ребриев, К. О. Потапов, Е. С. Попов, В. И. Капитонов, М. А. Паламарчук, Л. Б. Калинина, Д. А. Косолапов, И. В. Ставишенко, Л. Г. Переведенцева, В. А. Власенко, О. Н. Ежов, Д. В. Кириллов, В. Н. Ботяков, Е. А. Паломожных, Т. Дежидмаа, А. В. Леострин, А. А. Ефимова, Е. А. Боровичев, Н. В. Шахова, А. С. Шишигин, А. В. Власенко, И. В. Змитрович 220

Правила для авторов 223

Журнал “Микология и фитопатология” 228

Contents

Vol. 56, No. 3, 2022

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

Diversity of soil microfungi in permafrost peat soils of the southern tundra
Yu. A. Vinogradova, E. M. Lapteva, V. A. Kovaleva, E. M. Perminova 155

Lactarius kauffmanii (*Russulales*, *Russulaceae*) – first record in Europe
M. A. Palamarchuk, D. V. Kirillov, D. M. Shadrin 171

An identification key for gasteroid basidiomycete (gasteromycetes) genera and some species in Russia
Yu. A. Rebriev 178

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

The action of biocides on the activity of some extracellular enzymes of fungal destructors of technical products exploited under a tropical climate (Vietnam)
V. A. Karpov, V. F. Smirnov, O. N. Smirnova, N. A. Anikina, E. A. Zakharova, A. Yu. Shishkin, A. E. Ivanova, T. A. Semenova 185

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

Diversity of *Fusarium* species and their mycotoxins in cereals grain from the Asian territory of Russia
O. P. Gavrilova, T. Yu. Gagkaeva, A. S. Orina, N. N. Gogina 194

CHRONICLE

In memoriam. Aleksandr Eliseevich Kovalenko (1953–2021) 207

To the 140th anniversary of Aleksandr Mikhaylovich Sigrianskiy (1882–1967)
G. M. Melkumov, E. V. Roshchupkina, E. A. Melkumova 214

ADDENDA

"New species for regional mycobiotas of Russia. 6. Report 2021": Drawings of new species to Russia
S. V. Volobuev, S. Yu. Bolshakov, Yu. R. Khimich, A. G. Shiryaev, Yu. A. Rebriev, K. O. Potapov, E. S. Popov, V. I. Kapitonov, M. A. Palamarchuk, L. B. Kalinina, D. A. Kosolapov, I. V. Stavishenko, L. G. Perevedentseva, V. A. Vlasenko, O. N. Ezhov, D. V. Kirillov, V. N. Botyakov, E. A. Palomozhnykh, V. S. Botalov, E. A. Zvyagina, T. Dejidmaa, A. V. Leostrin, A. A. Efimova, E. A. Borovichev, N. V. Shakhova, A. S. Shishigin, A. V. Vlasenko, I. V. Zmitrovich 220

Guide to the authors 223

"Mikologiya i fitopatologiya" journal 228

EDN: CXICLB
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 155–170

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 631.445 : 551.34 : 631.466.1(292.481)

РАЗНООБРАЗИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ В ТОРФЯНЫХ МЕРЗЛОТНЫХ ПОЧВАХ ЮЖНОЙ ТУНДРЫ

© 2022 г. Ю. А. Виноградова[1,*], Е. М. Лаптева[1,], В. А. Ковалева[1,***], Е. М. Перминова[1,****]**

[1]*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 167982 Сыктывкар, Россия*

**e-mail: vinogradova@ib.komisc.ru*

***e-mail: lapteva@ib.komisc.ru*

****e-mail: kovaleva@ib.komisc.ru*

*****e-mail: perminova@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 15.02.2022 г.
После доработки 20.02.2022 г.
Принята к публикации 24.02.2022 г.

Исследованы состав и структура биомассы микроскопических грибов, видовое разнообразие культивируемых микромицетов в сезонно-талых (СТС) и мерзлых (ММП) слоях торфяных мерзлотных почв плоскобугристого болотного комплекса южной тундры (бассейн верхнего течения р. Коротаиха, Большеземельская тундра, Ненецкий автономный округ). Показано, что биомасса грибов в СТС бугристого торфяника варьирует от 0.44 до 21.46 мг/г абсолютно сухой почвы (а.с.п.). В структуре биомассы СТС доминирует мицелий, с функционально активными гифами (81–100%). В мерзлых слоях торфа, за исключением мочажин, биомасса грибов представлена в основном только спорами в пределах 0.12 ± 0.02 – 5.90 ± 0.46 мг/г а.с.п. Таксономический список культивируемых микромицетов включает 58 видов с учетом двух форм стерильного мицелия. Отдел *Mucoromycota* представлен 15 видами (25%) из родов *Mucor*, *Mortierella*, *Umbelopsis*. Доминирует по числу видов род *Penicillium* (17 видов). Роды *Akanthomyces*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Chaetomium*, *Isaria*, *Pseudogymnoascus*, *Oidiodendron* включают единичные виды. По частоте встречаемости структура комплекса микромицетов исследуемых мерзлотных торфяных почв представлена в основном случайными (40–50%) и редкими видами (33–45%). Доля частых составляет 12–19%, доминирующих – 2–5%. Наиболее обильны в СТС два вида – *Talaromyces funiculosus* (29%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (16%), в ММП – *Talaromyces funiculosus* (53%). В СТС наибольшим видовым разнообразием грибов характеризуются почвы торфяного бугра – 26–28 видов, в почвах мочажины количество видов культивируемых микромицетов минимально – 13 видов. В мерзлотных слоях почв торфяного бугра количество видов – 24–25, в мочажине – 13. Основу комплекса микромицетов составляют психротолерантные (45–53%) и мезофильные (44–45%) виды. На долю видов, растущих только при температуре 4°С, приходится всего 5–10%. К ним относятся *Mortierella alliacea*, *M. schmuckeri*, *Mucor* sp., *Penicillium lividum* и *P. italicum*.

Ключевые слова: биомасса грибов, бугристый торфяник, культивируемые микроскопические грибы, мерзлота, разнообразие, торфяные почвы

DOI: 10.31857/S0026364822030126

ВВЕДЕНИЕ

Торфяники являются важной частью полярных экосистем. Они представляют удобный модельный объект для изучения влияния изменений климата на процессы функционирования и биоразнообразие наземных экосистем (Basińska et al., 2020). Торфяники формируются в условиях близкого стояния грунтовых вод, определяющих активное развитие в составе напочвенного покрова влаголюбивых мхов (*Sphagnum*) и трав (*Carex*, *Eriophorum*, и др.) (Lin et al., 2014). Для торфяников как природных образований характерна значительная аккумуляция органического вещества (Lamit et al., 2017; Juan-Ovejero et al., 2020) за счет низкой скорости разложения растительных остатков под влиянием факторов окружающей среды, в т.ч. низких температур, оказывающих влияние на скорость протекания биохимических процессов в почвах и функционирование их микробного комплекса (Ozerskaya et al., 2008; Winsborough, Basiliko, 2010; Preston et al., 2012; Zucconi et al., 2012; Kochkina et al., 2014; Vinogradova et al., 2019, 2021). Сложный и многофакторный процесс торфообразования протекает с участием микроорганизмов-деструкторов, среди которых первоочередное место занимают микроскопические грибы (Thormann et al., 2006; Artz et al., 2007; Elliott et al., 2015; Asemaninejad et al., 2017). В болотных экосистемах северных регионов микроскопические грибы играют доминирующую роль в структуре почвенной биоты

(Fenner et al., 2007; Juan-Ovejero et al., 2020; Vinogradova et al., 2019, 2021), несмотря на упрощенную трофическую структуру (Lapteva et al., 2017; Vinogradova et al., 2019, 2021) и укороченный жизненный цикл в почвах наземных экосистем Субарктики и Арктики (Andersen, 2013). Они являются важным связующим звеном в биогеохимических процессах торфообразования, контролируя скорость процессов накопления и разложения торфа (Ji et al., 2021; Xue et al., 2021).

В связи с активным освоением месторождений полезных ископаемых Арктической зоны Российской Федерации (Bochneva et al., 2021) и слабой изученностью биоразнообразия почв ее наземных экосистем (Blaud et al., 2015), в последние годы особое внимание уделяется изучению специфики состава и особенностей функционирования биоты в почвах тундровой зоны (Eveline et al., 2019; Dorota et al., 2021), в т.ч. торфяных почв бугристых болот (Matyshak et al., 2017; Yakushev et al., 2019). Ранее нами были установлены параметры таксономического разнообразия культивируемых микроскопических грибов, выявлены особенности их распределения в системе сезонно-талых (СТС) и многолетнемерзлых (ММП) слоев торфяников лесотундры (Vinogradova et al., 2019). Установлено, что общее количество видов микромицетов в торфяных почвах бугристых мерзлотных болот лесотундры представлено 83 видами. Наибольшим видовым разнообразием (69 видов) отличается верхняя часть СТС (0–29 см), минимальным (23 вида) – надмерзлотная часть торфяной залежи (40–55 см). В постоянно мерзлой части торфа видовое разнообразие, благодаря присутствию в ней значительного количества спор, сохраняется на сравнительно высоком уровне – выделено в совокупности 44 вида. Наиболее обильны в мерзлых почвах бугристых болот лесотундры *Talaromyces funiculosus*, *Penicillium simplicissimum*, *P. spinulosum* и *Umbelopsis vinacea*. Кроме того, нами выявлены закономерности формирования комплексов культивируемых микромицетов в СТС бугристых торфяников южной тундры (Vinogradova et al., 2021). Показано, что видовое разнообразие микромицетов в СТС торфяных бугров тундры определяется 40 видами микроскопических грибов. Доминируют *Pseudogymnoascus pannorum*, *Mortierella alpina* и светлоокрашенный стерильный мицелий; по обилию ведущие позиции занимают *Talaromyces funiculosus* (28%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (16%). Показано, что микрорельеф торфяных бугров (наличие на их поверхности микропонижений, микроповышений и лишенных растительности оголенных пятен торфа) оказывает влияние на величину грибной биомассы, видовой состав культивируемых микромицетов и видовую насыщенность их ведущих родов при близких значениях общего числа видов (20–21 вид).

Цель данной работы заключалась в выявлении особенностей распределения биомассы микроскопических грибов и ее структуры, а также в изучении разнообразия культивируемых микромицетов в системе “сезонноталые–многолетнемерзлые слои” торфяной залежи бугристых болот южной тундры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в центральной части Большеземельской тундры (БЗТ). Район исследования расположен в границах Ненецкого автономного округа, в 160–165 км севернее Полярного круга, в регионе со сплошным распространением многолетнемерзлых пород (ММП). Приурочен к Среднекоротаихинскому району Коротаихо-Приуральского округа Предуральско-Уральской подпровинции Европейско-Западносибирской тундровой провинции подзоны южных тундр (Lavrinenko, 2013), для которого характерно распространение ивняково-мелкоерниковых тундр в сочетании с плоскобугристыми заозеренными болотными комплексами.

Исследования проводили в бассейне верхнего течения р. Коротаиха. Объектом исследования послужили почвы болотного массива, расположенного на плоском с обширной депрессией водоразделе рек Коротаиха и ее левобережного притока Падимей-Ты-Вис (68°02′ с.ш.; 62°43′ в.д.) с абсолютными высотами от 30 до 100 м над ур. м. Основную часть площади рассматриваемого болотного комплекса занимают плоские бугры высотой до 1–1.5 м (рис. 1). Детальная характеристика микрорельефа поверхности торфяных бугров и растительного покрова в пределах болотного комплекса приведена в нашей предыдущей работе (Vinogradova et al., 2021). Мощность торфяной залежи в пределах торфяных бугров составляет порядка 210–290 см, мочажин (топей) – 100 см. Оттаивание торфяной залежи (глубина СТС) на момент отбора проб произошло в зависимости от рельефа и характера растительного покрова в пределах торфяных бугров – от 30 (на участках с кустарничково-моховыми растительными сообществами) до 40 см (на участках оголенных торфяных пятен), в мочажинах – до 37–40 см.

Исследовали комплексы микромицетов СТС и ММП торфяных почв трех основных элементов микрорельефа болотной экосистемы: (1) торфяной олиготрофной деструктивной мерзлотной почвы торфяного бугра, приуроченной к центральной части оголенного торфяного пятна (P1); (2) торфяной олиготрофной мерзлотной почвы торфяного бугра, приуроченной микроповышению с хорошо развитой кустарничково-моховой растительностью (P2); (3) торфяной олиготрофной мерзлотной почвы мочажины (топи) с осоково-сфагновым сообществом (P3). Отбор проб по

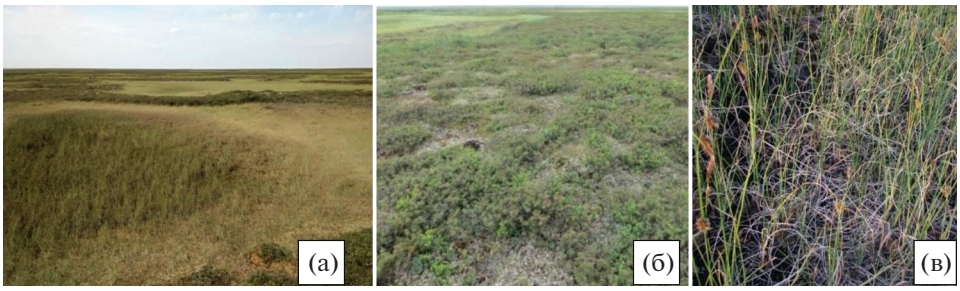

Рис. 1. Плоскобугристый болотный комплекс, расположенный в центральной части Большеземельской тундры (подзона южной тундры): а – общий вид болота; б – растительный покров торфяных бугров; в – растительное сообщество мочажины.

глубине сезонного оттаивания почв проводили в опорных разрезах, с учетом изменения в пределах активных слоев ботанического состава торфа и степени его разложения. Пробы торфа из мерзлых горизонтов отбирали буром, позволяющим извлечь мерзлые керны без нарушения их структуры. Пробы торфа извлекали с соблюдением условий, препятствующих их контаминации (Methods.., 1991). До начала микологических исследований образцы торфа хранили в морозильной камере при температуре –18...–20°С.

Численность спор, длину и жизнеспособность грибного мицелия, величину биомассы грибов учитывали методом люминесцентной микроскопии (Methods.., 1991) с использованием красителя – флюоресцеин-диацетата (ФДА), позволяющего дифференцировать мицелий с нарушенной (мертвой) и ненарушенной (живой) клеточной стенкой (Gaspar et al., 2001). Для каждого образца готовили по 12 препаратов с просмотром в каждом 90 полей зрения под люминесцентным микроскопом Zeiss Axioskop (Германия), увеличение ×400. Биомассу вычисляли с учетом измеренного диаметра спор грибов и длины фрагментов мицелия в соответствии с формулами, приведенными в работе (Polyanskaya, 1996). Для выявления разнообразия культивируемых микроскопических грибов использовали метод серийных разведений почвенной суспензии. Выделение и учет микромицетов осуществляли на твердых питательных средах [подкисленная среда Чапека (pH = 4.5), среда Гетчинсона, глюкозо-пептонный дрожжевой агар, сусло-агар] при разных температурах оттаивания замороженных образцов торфа (25, 35, 52°С) и культивирования посевов (4, 25°С) (Ozerskaya et al., 2008; Kochkina et al., 2014). Почвенные суспензии готовили в трехкратной повторности с трехкратным приготовлением разведений и трехкратным посевом на чашки Петри из каждого разведения. Таким образом, повторность посевов почвенной суспензии на плотные питательные среды для каждой температуры размораживания и культивирования была 21-кратная. Данные по численности микромицетов, полученные методом посева на агаризованные среды, выражали в КОЕ/г абсолютно сухой почвы (а.с.п.).

Микромицеты идентифицировали с использованием современных определителей (Ellis, 1971; Ramirez, 1982; Egorova, 1986; Pitt, 1991; Aleksandrova, 2006; Domsch, 2007). Названия и положения таксонов унифицировали с использованием баз данных CBS (www.indexfungarum.org) и MycoBank (http://www.mycobank.org). В совокупности из 60 образцов торфа выделено в чистую культуру 58 видов грибов с учетом двух форм стерильного мицелия.

Для характеристики комплекса микромицетов использовали индексы видового разнообразия Шеннона (H), выравненности Пиелу (E), доминирования Симпсона (D) (Magurran, 1992), а также показатели частоты встречаемости и относительного обилия видов (Kurakov, 2001). Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью плагина программы ExcelToR (Novakovskiy, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биомасса микроскопических грибов и ее структура. Биомасса грибов в торфяниках плоскобугристого болота варьирует в зависимости от участка и глубины отбора – от 0.12 ± 0.02 до 21.46 ± 5.02 мг/г а.с.п. Основной вклад в ее структуру вносят споры грибов (60–80%), на долю биомассы мицелия приходится 20–40% от общей биомассы грибов. Мицелий грибов представлен в основном функционально активными гифами беспряжкового мицелия. Максимальной величиной биомассы грибов характеризуются СТС, где она может достигать величин порядка 21.50 ± 5.00 мг/г а.с.п., в мерзлых слоях торфа биомасса грибов не превышает 5.90 ± 0.50 мг/г а.с.п., минимальные значения грибной биомассы (до 0.12 ± 0.02 мг/г а.с.п.) отмечены в подстилающих минеральных слоях ММП (рис. 2).

Известно, что биомасса грибов в почвах тундровой зоны изменяется в значительных пределах. В почвах Кольского п-ова средние значения биомассы составляют 1.80–10.19 мг/г почвы (Korne-

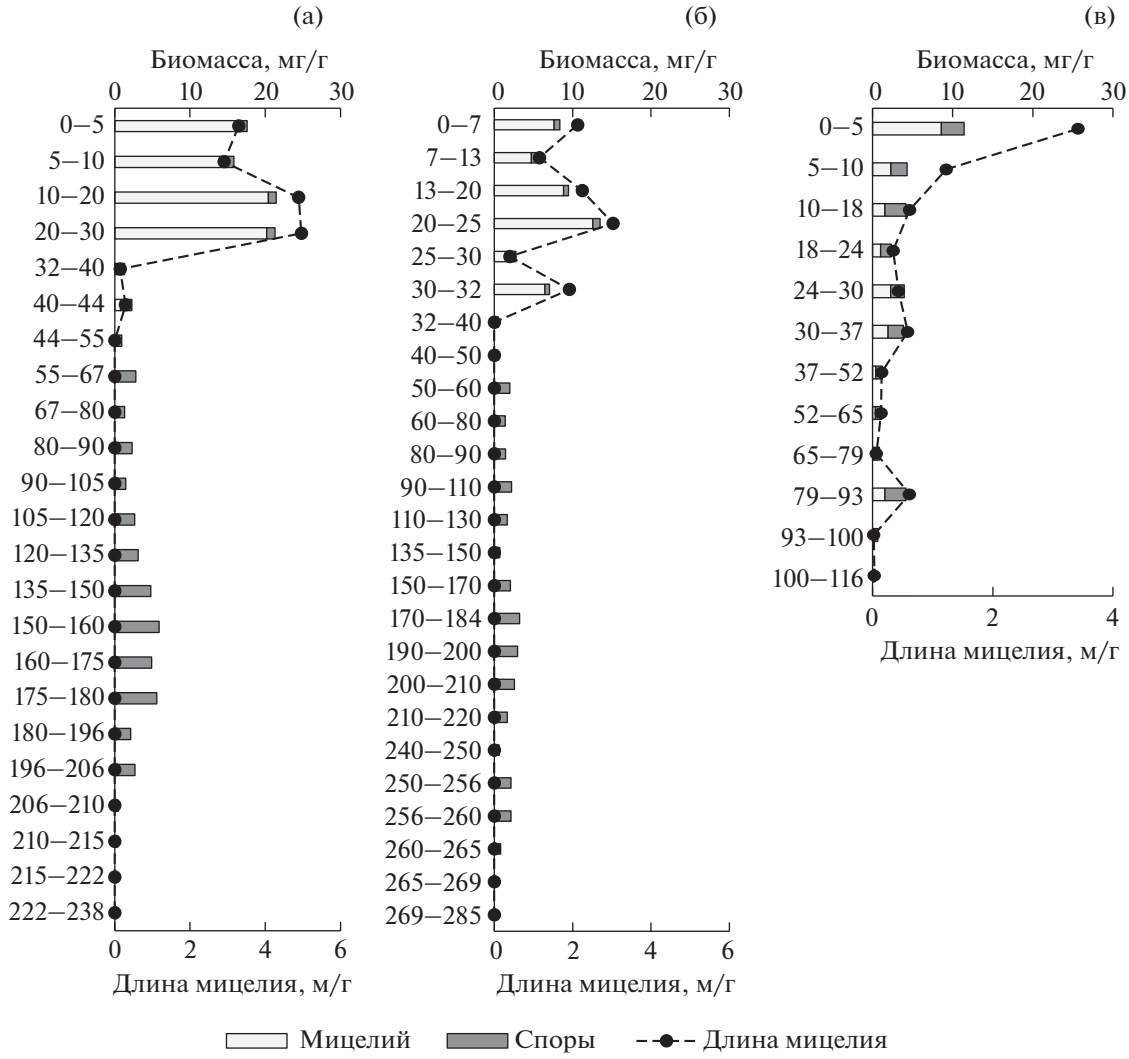

Рис. 2. Изменение биомассы мицелия, спор грибов и длины мицелия в торфяниках плоскобугристого болота южной тундры: а – торфяная олиготрофная деструктивная мерзлотная почва оголенного торфяного пятна (P1); б – торфяная олиготрофная мерзлотная почва торфяного бугра с развитой кустарничковой растительностью (P2); в – торфяная олиготрофная мерзлотная почва мочажины (P3).

jkova, 2018), в почвах Воркутинской тундры – 7.90–14.80 мг/г (Ananyeva et al., 2008), в торфяниках лесотундры – 1.60–15.20 мг/г (Lapteva et al., 2017), в активных слоях торфяников южной тундры – от 0.44 до 21.46 мг/г а.с.п. (Vinogradova et al., 2021). В высокоарктических тундрах (мерзлотных почвах) архипелага Земля Франца-Иосифа биомасса грибов существенно ниже – она варьирует в пределах от 0.27 до 0.40 мг/г (Nikitin et al., 2020). В немерзлотном торфянике (мощностью до 3 м) южной тайги биомасса грибов составляет – 42–76 мг/г (Golovchenko et al., 2020).

Деятельные слои в торфяниках считаются нестабильной средой (Fungi.., 2019), так как подвергаются циклам замораживания-оттаивания. Их нижняя часть выполняет роль своеобразного температурного буфера, поскольку находится между слоями сезонного промерзания и ММП. Это влияет на условия увлажнения и аэрируемость различных слоев СТС (верхняя часть, нижняя часть деятельного слоя), что в свою очередь определяет активность микробных сообществ и величину их биомассы (Mpamah et al., 2017). Ранее проведенными исследованиями было показано, что в мерзлотных почвах архипелага Земли Франца-Иосифа максимальное развитие мицелия грибов отмечено только в лишайниковых корочках и очесе мхов (51–84% от общей микробной биомассы), с экспоненциальным его снижением с глубиной (от 6 до 47% от общей микробной биомассы) (Nikitin et al., 2020). Аналогичная картина распределения длины грибного мицелия (0.27–3.50 тыс. м/г) отмечена и для верхнего 0–50 см слоя в торфяных мерзлотных почвах карстового образования (Golovchenko et al., 2019).

В исследованном нами торфянике, формирующемся в биоклиматических условиях южной тундры, наибольшие величины биомассы мицелия отмечены в деятельных слоях СТС до глубины 25–30 см. При этом в зависимости от микрорельефа торфяного бугра и биотопа величина грибной биомассы может существенно различаться. Максимальными значениями биомассы мицелия грибов характеризуются верхние слои СТС (глубина 0–30 см) почвы торфяного пятна (Р1) – 21.46 ± ± 5.02 мг/г а.с.п. Это обусловлено их лучшей прогреваемостью и присутствием здесь значительного количества фрагментов функционально активных гиф (с ненарушенной клеточной стенкой) грибов – 2.90–4.96 тыс. м/г а.с.п. (рис. 2). На участках торфяного бугра с хорошо развитой растительностью (Р2) и в мочажине (Р3) величина биомассы грибов в верхнем слое СТС практически в 2 раза ниже – соответственно 5.3–13.5 мг/г а.с.п. (глубина 0–25 см) и 2.3–11.4 мг/г а.с.п. (глубина 0–24 см), что сопряжено с меньшими параметрами длины мицелия – соответственно 1.15–3.03 и 0.34–3.42 м/г а.с.п. Причем если в почвах торфяного бугра (Р1 и Р2) наблюдается некоторое увеличение данного показателя с глубиной и концентрирование мицелия грибов на глубине 10–30 см, то в почве Р3 он сконцентрирован преимущественно в самых верхних слоях торфа – 1.23–3.42 м/г а.с.п. (глубина 0–10 см). Ниже показатели длины мицелия и величины биомассы грибов в этом биотопе снижаются в 2–10 раз, приближаясь к таковым в надмерзлотном слое СТС. Это обусловлено существенным ухудшением в почвах Р2 и особенно Р3 условий функционирования микроскопических грибов, требовательных к аэрированнности почв и уровню их увлажнения (Hogg et al., 2006). Подтверждением этому может служить тот факт, что в почве Р3 уже на глубине 5–10 см присутствует значительное количество “мертвого” мицелия (с нарушенной клеточной стенкой) – до 49% от суммарной длины мицелия.

В ММП почв торфяного бугра (Р1, Р2) мицелий грибов полностью отсутствует (рис. 2). Снижение биомассы мицелия и его полное отсутствие с глубиной отмечалось также в торфяниках карстовых ландшафтов Тульской обл. (Golovchenko et al., 2019). Причинами отсутствия грибного мицелия в нижних слоях торфа может быть заполненность ультрамикропор водой, ненасыщенность болотных вод кислородом (Alekhina et al., 2002), а в многолетнемерзлых слоях торфа – лимитирующее действие постоянно низких температур (Hassan et al., 2016). Однако в почве мочажины (Р3) мицелий был встречен нами практически во всех слоях ММП торфяной залежи, включая подстилающий мерзлый минеральный слой суглинка (глубина 100–116 см). Параметры длины мицелия в этом слое невелики – 33.33 ± 47.14 м/г а.с.п., причем мицелий представлен в основном беспряжковыми гифами с ненарушенной клеточной стенкой. В отличие от почв Р1 и Р2, в мерзлых слоях торфа почвы Р3 на долю мицелия приходится до 9–37% общей биомассы микроскопических грибов, а в подстилающем мерзлом слое – до 25%. Наличие живых гиф грибов в мерзлых слоях торфяной залежи мочажины может свидетельствовать о том, что она, скорее всего, в годы с экстремально теплыми погодными условиями под влиянием отепляющего действия болотных вод может оттаивать на более значительную глубину, по сравнению с почвами мерзлых торфяных бугров, которые, благодаря специфике своего формирования, оторваны от их воздействия.

Во всех рассмотренных биотопах споры грибов встречаются во всей толще СТС (рис. 3). Их диаметр не превышает 4 мкм, что характерно для почв территорий с экстремально холодным климатом (Sterflinger et al., 2012; Nikitin et al., 2020). При этом максимальной численностью спор отличаются СТС мочажины – 153–328 млн кл./г а.с.п., минимальной (20±2 млн кл./г а.с.п.) – верхние слои СТС (глубина 0–7 см) почвы торфяного бугра под кустарничково-моховой растительностью (Р2). Для сравнения, в почвах осоково-сфагновых топей болотных массивов Томской области число спор в торфяной залежи составляет 60–80 млн кл./г (Sergeeva, Inisheva, 2008), в почвах торфяных бугров севера Западной Сибири – 4–8 млн кл./г (Yakushev et al., 2019), в почвах Воркутинской тундры – 16.8–19.0 млн кл./г (Ananyeva et al., 2008). В мерзлотных почвах Земли Франца-Иосифа численность спор грибов составляет – 0.08–0.20 млн кл./г (Nikitin et al., 2020), в оголенных пятнах торфа без сфагнового очеса немерзлотных торфяников – 141–223 млн кл./г (Golovchenko et al., 2020).

Известно, что экстремальные условия Арктики и Субарктики определяют преимущественное присутствие в мерзлых слоях микромицетов в споровом состоянии (Ruisi et al., 2007; Andersen et al., 2013; Kochkina et al., 2014; Lapteva et al., 2017), отсутствие их устойчивого размножения и метаболической активности в слоях ММП (Fungi.., 2019). В мерзлых слоях торфяных бугров (Р1, Р2) исследуемого нами болотного комплекса биомасса грибов представлена в основном только спорами, в почве мочажины (Р3) на их долю приходится от 63 до 91% общей грибной биомассы. Биомасса спор грибов варьирует в пределах от 0.12 ± 0.02 до 5.90 ± 0.46 мг/г а.с.п. Однако максимально она сконцентрирована в срединной части ММП: в почве Р1 – на глубине 135–180 см, где величина биомассы спор изменяется от 4.78 ± 0.38 до 5.58 ± ± 3.66 мг/г а.с.п., в почве Р2 – на глубине 170–210 см от 2.57 ± 0.07 до 3.24 ± 0.62 мг/г а.с.п., в почве Р3 – на глубине 79–93 см – 4.18 ± 2.76 мг/г а.с.п.

Таксономическая структура и видовое разнообразие культивируемых микромицетов. В целом комплекс культивируемых микромицетов, представлен-

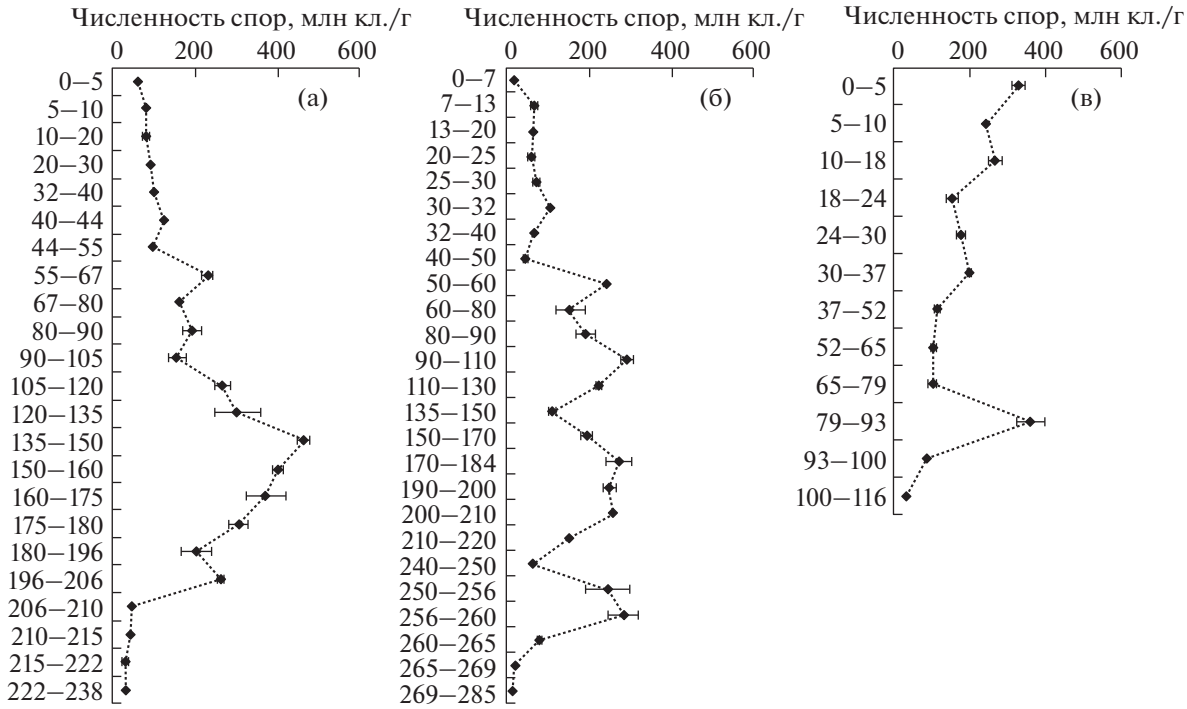

Рис. 3. Профильное распределение численности спор грибов в сезонноталых и мерзлых слоях торфяных почв плоскобугристого болотного комплекса южной тундры: а – торфяная олиготрофная деструктивная мерзлотная почва оголенного торфяного пятна; б – торфяная олиготрофная мерзлотная почва торфяного бугра с развитой кустарничковой растительностью; в – торфяная олиготрофная мерзлотная почва мочажины.

ных в торфяных почвах бугристого болота южной тундры, характеризуется невысоким таксономическим разнообразием (индекс H = 1.05), низким значением выравненности (E = 0.26) и высоким значением индекса Симпсона (S = 0.77). Из образцов торфяной залежи болотного массива выделено 58 видов грибов (с учетом двух форм стерильного мицелия) из 11 родов (табл. 1). Основу микоценозов составляют представители отдела *Ascomycota* – 42 вида из 11 родов. По видовому богатству преобладает род *Penicillium* (17 видов, 31% от общего количества выделенных видов). Род *Trichoderma* включает 6 видов, род *Aspergillus* – 5 видов, род *Talaromyces* – 3 вида, род *Cladosporium* – 2 вида, род *Chaetomium* – 2 вида, род *Oidiodendron* – 2 вида, род *Akanthomyces* – 1 вид, род *Alternaria* – 1 вид, род *Isaria* – 1 вид, род *Pseudogymnoascus* – 1 вид (табл. 1). Отдел *Mucoromycota* представлен 15 видами, что составляет 38% от общего количества выделенных видов, с ведущими родами *Mucor* (4 вида), *Mortierella* (8 видов), *Umbelopsis* (3 вида). Неидентифицированные изоляты стерильного мицелия рассмотрены в составе групп стерильного светло- и темноокрашенного мицелия (Vlasov et al., 2012). В целом структура комплексов микромицетов исследуемых мерзлотных торфяных почв представлена случайными видами (40–50%), редкими (33–45%) и частыми (12–19%), на долю доминирующих видов приходится всего 2–5%.

Группу доминантов (по частоте встречаемости) составляют *Pseudogymnoascus pannorum* (79%), *Talaromyces funiculosus* (67%), светлоокрашенные mycelia sterilia (62%). Достаточно высокий процент доминирования стерильного мицелия является реакцией на холодовой стресс, который включает синтез меланиноподобных пигментов, образование высокомеланизированных или стерильных гиф (Ruisi et al., 2007). По относительному обилию в торфяной залежи болотного комплекса доминируют *Talaromyces funiculosus* (82%), *Pseudogymnoascus pannorum* (19%), *Penicillium canescens* (15%), *P. simplicissimum* (14%). Все эти виды – обычные виды почвенных микоценозов в наземных экосистемах Арктики (Kochkina et al., 2011; Edgington et al., 2014; Kirtsideli, 2015).

Разнообразие микромицетов в СТС представлено 39 видами (H = 2.58). Доминируют виды отдела *Ascomycota* (73% от общего количества видов), с наибольшим количеством видов рода *Penicillium* (12 видов). Доминирование видов отдела *Ascomycota* является типичным для торфяников арктических и субарктических территорий (Lamit et al., 2017). Отдел *Mucoromycota* включает 11 видов (27%) с преобладанием видов рода *Mortierella* (7 видов). Основная концентрация видов отдела *Mucoromycota* в верхних активных слоях обусловлена способностью разлагать целлюлозу и полифенольные

Таблица 1. Видовое разнообразие микромицетов и их относительное обилие (%) в сезонноталых (I) и многолетнемерзлых (II) слоях торфяных мерзлотных почв плоскобугристого болота южной тундры

Виды микромицетов	В совокупности для всех почв		Почвы					
			торфяной бугор				мочажина	
			P1*		P2**		P3***	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Mucoromycota								
Mortierella alpina Peyronel	7.55	1.45	6.93	1.45	6.7	1.58	17.99	0
M. alliacea Linnem.	0.05	0.00	0.30	0	0	0	0	0
M. antarctica Linnem.	0.93	0.00	1.20	0	0	0	10.07	0
M. humicola Oudem.	0.88	0.21	2.71	0.23	0	0	5.76	0
M. horticola Linnem.	1.19	0.00	6.93	0	0	0	0	0
M. polycephala Coem.	0.00	0.26	0	0	0	3.48	0	0
M. schmuckeri Linnem.	0.41	0.00	2.41	0	0	0	0	0
Mortierella sp.	3.41	0.50	11.45	0	1.71	4.11	2.16	0
Mucor circinelloides Tiegh.	0.00	0.43	0	0	0	5.70	0	0
M. hiemalis Wehmer	0.88	0.24	1.51	0.05	0.82	2.53	0	0
M. racemosus Fresen.	0.00	0.05	0	0	0	0.63	0	0
Mucor sp.	0.10	0.24	0	0.21	0.14	3.16	0	0
Umbelopsis ramanniana (Möller) W. Gams	0.05	0.00	0	0	0.07	0	0	0
U. isabellina (Oudem.) W. Gams	0.00	0.55	0	0.59	0	0	0	0
U. vinacea (Dixon-Stew.) Arx	2.79	0.78	3.92	0.85	2.67	0	1.44	0
Ascomycota								
Akanthomyces muscarius (Petch) Spatafora, Kepler et B. Shrestha	0.21	0.00	1.2	0	0	0	0	0
Alternaria alternata (Fr.) Keissl.	0.10	0.00	0.6	0	0	0	0	0
Aspergillus flavus Link	0.00	0.09	0	0	0	0.95	0	2.70
A. ochraceus G. Wilh.	0.00	0.07	0	0.05	0	0	0	2.70
A. fumigatus Fresen.	0.00	0.19	0	0	0	2.22	0	2.70
A. niger Tiegh.	0.00	0.14	0	0	0	0	0	16.22
Aspergillus sp.	0.00	0.02	0	0	0	0	0	2.70
Isaria ochracea Boud.	0.10	0.36	0	0	0.14	4.75	0	0
Chaetomium spirale Zopf	0.00	0.14	0	0	0	1.90	0	0
Chaetomium sp.	0.00	0.07	0	0	0	0.95	0	0
Cladosporium cladosporioides (Fresen.) G.A. de Vries	0.10	0.02	0.6	0.03	0	0.32	0	0
C. herbarum (Pers.) Link	0.00	0.09	0	0	0	0.95	0	0
Oidiodendron griseum Robak	0.00	0.07	0	0	0	0	0	8.11
O. maius G.L. Barron	0.10	0.00	0	0	0.14	0	0	0
Pseudogymnoascus pannorum (Link) Minnis et D.L. Lindne	16.35	2.94	20.18	2.64	14.84	6.96	23.02	0
Penicillium aurantiogriseum Dierckx	0.16	0.05	0.90	0	0	0.32	0	2.70
P. chrysogenum Thom	0.00	0.07	0	0.08	0	0	0	0
P. decumbens Thom	5.59	0.00	0.60	0	7.25	0	0	0
P. canescens Sopp	1.91	13.42	1.51	14.36	2.19	3.48	0	0
P. camemberti Thom	0.98	0.00	0	0	1.30	0	0	0
P. citreonigrum Dierckx	0.83	0.64	0	0.70	1.03	0	0.72	0
P. granulatum Bainier	0.00	0.09	0	0	0	0.32	0	8.11

Таблица 1. Окончание

Виды микромицетов	В совокупности для всех почв		Почвы					
			торфяной бугор				мочажина	
			P1*		P2**		P3***	
	I	II	I	II	I	II	I	II
P. implicatum Biourge	0.00	019	0	0	0	2.53	0	0
P. italicum Wehmer	0.00	0.38	0	0.41	0	0	0	0
P. lanosum Westling	1.03	0.02	0	0.03	1.37	0	0	0
P. lividum Westling	1.97	0.00	0	0	2.6	0	0	0
P. roqueforti Thom	0.10	0.05	0.60	0.05	0	0	0	0
P. simplicissimum (Oudem.) Thom	6.31	7.68	0	8.38	6.98	0	14.39	0
P. spinulosum Thom	0.72	5.38	0	5.87	0.96	1.90	0	0
P. thomii Maire	3.10	0.00	2.41	0	3.56	0	0	0
P. waksmanii K.W. Zaleski	0.00	2.23	0	2.43	0	0	0	0
Penicillium sp.	2.22	0.59	3.31	0.26	1.64	3.80	5.76	8.11
Talaromyces rugulosus (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	1.50	0.05	0	0	1.98	0.63	0	0
T. funiculosus (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	28.82	52.97	1.51	57.55	36.18	0	16.55	27.03
T. diversus (Raper et Fennell) Samson, N. Yilmaz et Frisvad	0.16	0.00	0	0	0.21	0	0	0
Trichoderma koningii Oudem.	1.40	0.02	7.23	0	0.14	0.32	0.72	0
T. harzianum Rifai	0.36	0.12	2.11	0.13	0	0	0	0
T. hamatum (Bonord.) Bainier	0.21	0.00	1.20	0	0	0	0	0
T. polysporum (Link) Rifai	0.05	0.00	0.30	0	0	0	0	0
T. viride Pers.	0.31	0.24	1.20	0.21	0.07	0	0.72	5.41
Trichoderma sp.	0.16	0.00	0.90	0	0	0	0	0
Светлоокрашенные mycelia sterilia	6.57	5.24	15.66	3.44	5.06	26.27	0.72	13.51
Темноокрашенные mycelia sterilia	0.31	1.52	0.60	0	0.27	20.25	0	0

Примечание. *P1 – торфяная олиготрофная деструктивная мерзлотная почва оголенного пятна; **P2 – торфяная олиготрофная мерзлотная почва торфяного бугра с развитой кустарничковой растительностью; ***P3 – торфяная олиготрофная мерзлотная почва мочажины.

соединения. Изобилие видов отдела *Mucoromycota* в болотных массивах происходит за счет устойчивых и толстостенных спор, которые способны сохранять жизнеспособность в течение длительного времени (Lin et al., 2012). Доминирование видов рода *Mortierella* среди *Mucoromycota* обусловлено способностью активно разрушать хитин, что было доказано экспериментально (Young-Ju et al., 2008). Следует отметить, что, в отличие от торфяников лесотундры, где виды рода *Aspergillus* отмечались нами в основном в СТС (Vinogradova et al., 2019), в торфяной залежи бугристого болота южной тундры виды рода *Aspergillus* нами были идентифицированы только при исследовании образцов торфа из мерзлых слоев торфяной залежи (табл. 1). При этом их максимальным разнообразием характеризовались слои торфа ММП в мочажине (P3).

Комплекс микромицетов СТС торфяной залежи болотного комплекса представлен случайными видами – 46–55%, на долю редких приходится 25–38%, частых – 8–27%, доминирующих видов – 0–8% соответственно. Аналогичное распределение видов микромицетов отмечено и при исследовании торфяников лесотундры (Vinogradova et al., 2019). По относительному обилию в СТС торфяной залежи рассмотренного болотного массива микромицеты в основном представлены видами, обилие которых <1% (24 вида, 60% от общего количества видов), 1–8% (14 видов, 35% от общего количества видов). Явными доминантами являются только два вида – *Talaromyces funiculosus* (29%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (16%). Доминирование *Talaromyces funiculosus* отмечено также

Таблица 2. Показатели структуры комплексов микромицетов в сезонноталых слоях и мерзлых слоях торфяной залежи плоскобугристого болотного комплекса южной тундры

Показатели	Слой торфяной залежи					
	СТС			ММП		
	P1	P2	P3	P1	P2	P3
Количество выделенных видов, шт.	28	26	13	25	24	13
Индекс видового разнообразия Шеннона (H)	2.70	2.29	2.07	2.57	1.76	2.26
Индекс выравненности Пиелу (E)	0.81	0.70	0.81	0.80	0.56	0.88
Индекс доминирования Симпсона (S) (1-D)	0.90	0.83	0.86	0.88	0.71	0.89
Индекс полидоминантности Вильямса (1/D)	10.30	5.74	6.90	8.38	3.50	9.16

в очесе сфагнума олиготрофной торфяной почвы (Golovchenko et al., 2020).

В СТС почвы торфяного бугра P1 (оголенное торфяное пятно) доминируют *Pseudogymnoascus pannorum* (20%) и светлоокрашенный стерильный мицелий (16%), в почве P2 (под кустарничково-моховой растительностью) на первое место выходит *Talaromyces funiculosus* (36%), в почве P3 (мочажина с осоково-сфагновой растительностью) – *Mortierella alpina* (18%), *Penicillium simplicissimum* (14%), *Pseudogymnoascus pannorum* (23%), *Talaromyces funiculosus* (17%). Минимальным количеством видов грибов характеризуются СТС мочажин (13 видов). В СТС почв торфяного бугра количество видов составляет – 26–28 видов. При этом комплекс СТС оголенного торфяного пятна (P1) характеризуется наибольшими значения индекса видового разнообразия Шеннона (H = 2.70), выравненности Пиелу (E = 0.81) и Симпсона (S = 0.90) по сравнению с двумя другими участками болотного массива (P2 и P3) (табл. 2).

Наиболее разнообразна по числу видов грибов верхняя часть СТС торфяной залежи (глубина 0–5 см). В ней идентифицировано в зависимости от участка 10–11 видов. В СТС высокое число видов сохраняется до глубины 25 см в почве торфяного бугра P2, где сконцентрирована основная масса корней кустарничков – *Ledum decumbens*, *Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*. В СТС почвы оголенного торфяного пятна (P1) отмечено два пика по числу видов микромицетов: первый на глубине 0–5 см, второй – в средней части (глубина 20–26 см). Аналогичная картина (два пика видового разнообразия в профиле) отмечена также в активном слое почвы мочажины (P3), где второй пик числа видов приурочен к глубине 10–18 см (9 видов). Более подробный анализ комплекса СТС опубликован в нашей более ранней работе (Vinogradova et al., 2021). Только в сезонно-талых слоях почвы торфяного пятна выявлен вид *Cladosporium cladosporioides* (Vinogradova et al., 2021). В торфяной почве с кустарничково-моховой растительностью встречены виды *Isaria ochracea*, *Oidiodendron majus*, являющийся микоризным эндофитом вересковых (Rice, 2006).

При переходе от СТС к мерзлым слоям торфа в почвах болотного массива незначительно снижается количество видов грибов в почвах торфяного бугра (P1 и P2) с наибольшими значениями индексов биоразнообразия грибного сообщества в почве P1 (табл. 2). Минимальным количеством видов грибов представлены мерзлые слои торфа в мочажине (13 видов). При этом грибное сообщество ММП почвы P2 (под кустарничково-моховой растительностью) характеризуется низкими значениями индексов Шеннона, Пиелу, Симпсона и полидоминантности $S_{1/D}$ (1.76; 0.56; 0.71; 3.5), в сравнении с микоценозами мерзлых слоев торфа двух других почв – P1 и P3.

В мерзлых слоях торфяной залежи под оголенным торфяным пятном (P1) обильны – *Talaromyces funiculosus* (45%), *Penicillium spinulosum* (19%), под кустарничково-моховой растительностью (P2) – светлоокрашенный (30%) и темноокрашенный (16%) стерильный мицелий, в мочажине (P3) – *Talaromyces funiculosus* (24%), *Aspergillus niger* (17%). Отличительной чертой торфяников южной тундры является высокое разнообразие рода *Aspergillus* (5 видов) только в мерзлых слоях торфа (табл. 1). Как правило, наиболее разнообразны грибы, образующие конидии (*Aspergillus* spp., *Chrysosporium* spp., *Cladosporium* spp. и *Penicillium* spp.). Возможно, они представляют дремлющую фазу этих таксонов, что позволяет им выживать в условиях мерзлоты (Ozerskaya et al., 2009). Виды родов *Cladosporium, Penicillium*, *Aspergillus* являются широко распространенными в мерзлых слоях торфа. Эти виды вызывают ряд заболеваний у растений и животных, их распространение в окружающей среде при оттаивании мерзлоты может приводить к значительному ущербу (Fungi.., 2019).

Микроскопические грибы обычно концентрируются в верхних слоях торфяной залежи (глубина 0–30 см), пространственное варьирование (горизонтальная дифференциация) видового разнообразия грибов в торфяниках обусловлена как изменениями растительного покрова и, соответствен-

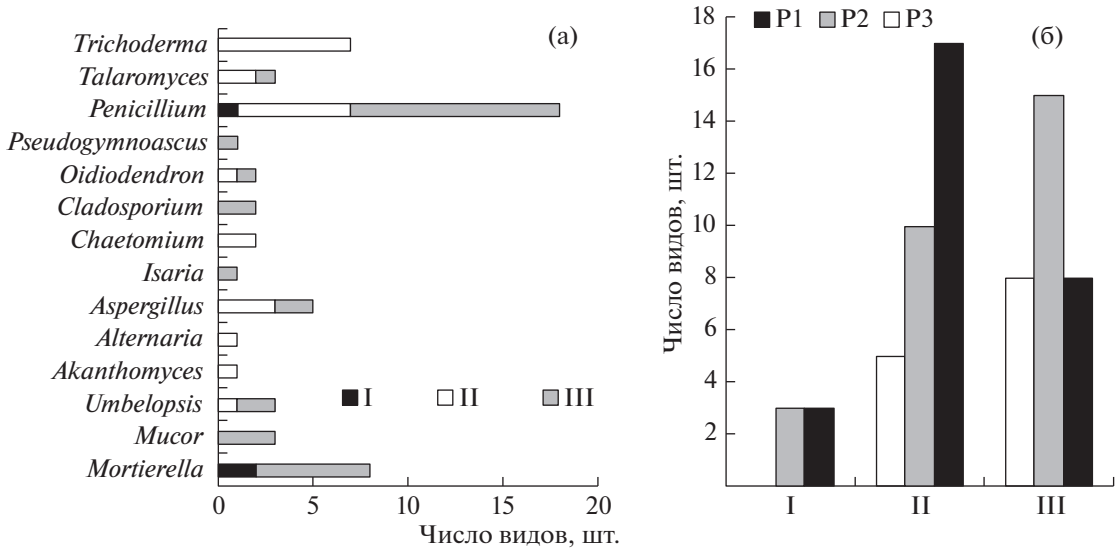

Рис. 4. Число видов ведущих родов микромицетов (а), дающих рост колоний при различных температурах культивирования, и их распределение по разным типам почв (б): I – рост колоний только при температуре 4°C; II – рост колоний только при температуре 25°C; III – рост колоний как при температуре 4°C, так и при 25°C; P1 – торфяная олиготрофная деструктивная мерзлотная почва оголенного пятна; P2 – торфяная олиготрофная мерзлотная почва торфяного бугра с развитой кустарничковой растительностью; P3 – торфяная олиготрофная мерзлотная почва мочажины.

но, химического состава торфа, так и структурой мерзлых слоев (Lin et al., 2014). В толще ММП исследованного нами торфяника количество видов грибов в зависимости от глубины варьировало от нулевых значений до 12 видов. В мерзлых слоях почвы P2 максимальное количество видов (8) идентифицировано в образцах, отобранных с глубины 265–269 см, минимальное (3 и 1 виды соответственно) – отмечено в слоях торфа на глубине 130–150 см и 240–250 см, что соотносится с низким содержанием здесь спор грибов, соответственно 110.8 ± 9.0 и 66.0 ± 7.0 млн кл. г почвы. В мерзлых слоях почвы P1 под оголенным торфяным пятном максимальным количеством видов (12) характеризуются глубины 55–67 см и 120–135 см. Минимальное количество видов грибов (2–3 вида) на глубинах 215–222 см и 222–235 см сопряжено с низким содержанием здесь спор грибов (46 ± 3 – 29 ± 4 млн кл. г почвы). В почве P3 (мочажина) максимум видов грибов (7) на глубине 79–93 см коррелирует с максимальным количеством здесь спор грибов (361 ± ± 37 млн кл. г почвы). Минимальными по числу видов и спор грибов представлены глубины 65–79 см и 100–116 см, соответственно трех и двух видов, количество спор грибов 104 ± 10 и 36.0 ± ± 0.8 млн кл. г почвы. Такие различия в численности и видовом разнообразии культивируемых видов грибов могут быть обусловлены различиями в качественном составе торфа и специфике мерзлоты (сухая мерзлота, льдистая мерзлота; различная толщина шлиров льда и пр.).

В арктических и субарктических регионах одним из основных факторов стресса для микроорганизмов являются низкие температуры среды, которые определяют различные стратегии адаптации к ним микробиоты, в том числе присутствие в составе микробных сообществ психротрофных и психрофильных групп микроорганизмов (Bergero et al., 1999; Hassan et al., 2016; Nikitin et al., 2019). В СТС и ММП торфяной залежи исследованного нами плоскобугристого болота южной тундры основное количество грибов составляют виды-психротолеранты, дающие рост колоний как при температуре 4, так и 25°C, а также виды-мезофилы, культивируемые только при температуре 25°C (рис. 4). К типичным психротолерантам относятся виды родов *Mucor*, *Isaria*, *Pseudogymnoascus*, *Cladosporium*.

Только при температуре культивирования 4°C были учтены такие виды, как *Mortierella alliacea*, *M. schmuckeri, Mucor* sp., *Penicillium italicum*, *P. lividum.* Отмеченные виды рода *Mortierella* часто встречаются в составе микоценозов торфяных олиготрофных почв болотных экосистем таежной зоны (Sizonenko et al., 2016), *Penicillium lividum* – в полугидроморфных и гидроморфных почвах средней тайги (Sizonenko et al., 2016; Khabibullina et al., 2014). При исследовании этих почв данные виды активно росли при стандартных условиях культивирования (температура 20–25°C). Не исключено, что развитие колоний этих видов в почвах тундрового торфяника только при температуре 4°C на средах Чапека, сусло-агар, а не во всем диапазоне использованных температур, обусловлено их низкой конкурентоспособностью в условиях оптимальных для роста и развития температур, в связи

с чем психротолерантные и мезофильные виды микромицетов получали в данном случае преимущество для своего развития.

В СТС болотного массива основу микоценозов составляют психротолерантные и мезофильные – по 18 видов. На их долю приходится 89–100%. Виды, давшие рост колоний только при температуре 4°С, составляют 11% – *Mortierella alliacea*, *Mucor schmuckeri*, *Mucor* sp., *Penicillium lividum*. Наибольшее количество видов грибов-мезофилов представлено в почве Р1 (61%), самой теплообеспеченной в летний период. Грибы-психротолеранты наиболее представлены в почве Р2, занимающей участки торфяного бугра с хорошо развитым кустарничково-моховым покровом (54%), играющим экранирующую роль при поступлении в почву тепла в летний период, а также в почве мочажины (62%). В микоценозах почвы мочажины, несмотря на наличие во всей толще деятельного слоя СТС значительного количества спор (154 ± ± 14 – 328 ± 17 млн кл./г почвы), микромицеты, активно размножающиеся при низких температурах (виды-психрофилы), не зафиксированы.

В мерзлых слоях торфа комплекс микромицетов представлен психротолерантными (22 вида) и мезофильными (20) видами, что составляет до 98% от всех выделенных видов грибов. На долю психрофильных видов, растущих только при температуре 4°С, приходится 2%. Эта категория микромицетов представлена только одним видом – *Penicillium italicum*. Он относится к специфичным фитопатогенам, предпочитающим в качестве субстрата различные виды цитрусовых культур (Hocking, 2014), но также зафиксирован в почвах таежной зоны (Egorova, 1986). В качестве редкого вида *Penicillium italicum* был встречен нами также в составе микоценозов мерзлой части торфа в торфяниках лесотундры, где этот вид давал рост колоний при температуре 4–25°С (Vinogradova et al., 2019).

Несмотря на то, что большая часть нашей планеты холодна, большинство адаптированных к холоду микроорганизмов являются мезофильными или психротолерантными (психротрофными), а не психрофильными видами (Russell, 2006; Vinogradova et al., 2019). В почвах Антарктики (полярных экосистемах) доминируют в основном микроскопические грибы с оптимальным температурным эффектом с широким диапазоном культивирования (4–25°С). В исследованном нами торфянике южной тундры наибольшее количество видов-мезофилов представленно в почве торфяного бугра под кустарничковой растительностью – 12 видов (50%), минимальное – в почвах оголенного торфяного пятна и мочажины (10 и 9 видов соответственно). Грибы-психротолеранты максимально сосредоточены в почвах Р1 и Р2 – по 12 видов в каждой, минимальное количество в почве Р3 – 3 вида (*Aspergillus fumigatus*, *A. niger*, *Mortierella alpina*).

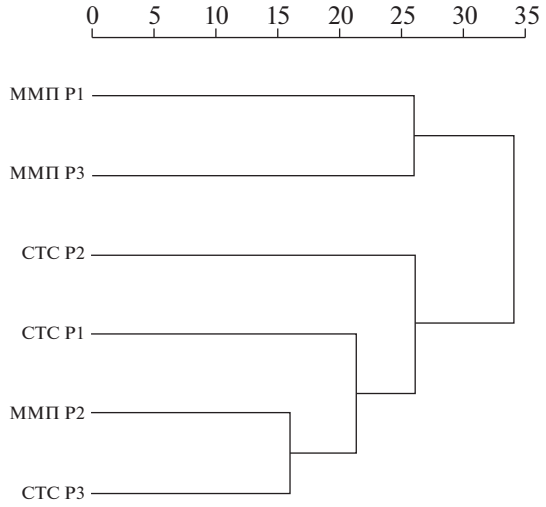

Рис. 5. Дендрограмма сходства комплексов микромицетов в сезонноталых (СТС) и мерзлых (ММП) слоях торфяной залежи плоскобугристого болота южной тундры (кластеризация по Варду, мера расстояния – Манхэттенское расстояние): Р1, Р2, Р3 – см. табл. 1.

В целом комплексы культивируемых микромицетов, представленные в торфяной залежи (СТС и ММП) исследованного бугристого болотного комплекса, достаточно близки. Коэффициент Сёренсена–Чекановского (Ks) при сравнении между трех пар почв варьирует от 51 до 100%. Согласно результатам кластерного анализа, почвы рассмотренных биотопов по составу видов культивируемых микромицетов образуют два кластера (рис. 5). Первый кластер представлен сезонноталыми слоями всех трех участков и мерзлыми слоями торфяной почвы оголенного пятна, в которых структура, состав и степень разложения торфа достаточно близки. Второй кластер образуют мерзлотные слои почвы бугорка с кустарничково-моховой растительностью и мочажины, общность видового состава микромицетов в которых может определяться присутствием или преобладанием в составе торфа фрагментов сфагновых мхов, а также наличием опада и корней сосудистых растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены закономерности пространственного распределения грибной биомассы и видового разнообразия культивируемых микромицетов в пределах торфяной толщи торфяных почв плоскобугристого болотного комплекса, формирующегося в биоклиматических условиях южной тундры. Показано, что основная биомасса грибов сосредоточена в СТС бугристого торфяника – 0.44–21.46 мг/г а.с.п. В структуре биомассы СТС доминирует мицелий, с функционально активными гифами (81–100%). В мерзлых слоях содержание биомассы грибов в 1.9–3.6 раза ниже по сравнению с наибо-

лее прогреваемыми в летний период СТС. В мерзлых слоях биомасса грибов представлена в основном только спорами в пределах 0.12 ± 0.02 – 5.90 ± ± 0.46 мг/г а.с.п.

Показано, что сообщества культивируемых почвенных микромицетов представлены 58 видами микроскопических грибов из 11 родов, включая две формы стерильного мицелия. Доминируют в структуре микоценозов *Pseudogymnoascus pannorum* (79%), *Talaromyces funiculosus* (67%) и светлоокрашенный стерильный мицелий (62%). Видовой состав микромицетов торфяной залежи плоскобугристых болот южной тундры на 40–50% случаен, что свидетельствует о стабильном состоянии комплекса культивируемых микромицетов в торфяниках южной тундры и их устойчивости к изменению экологических условий.

Ведущие позиции по обилию в сезонноталых слоях занимают *Pseudogymnoascus pannorum* (16%) и *Talaromyces funiculosus* (29%), в мерзлотных – *Penicillium canescens* (13%) и *Talaromyces funiculosus* (53%). Отличительной чертой торфяников южной тундры является присутствие основного видового разнообразия рода *Aspergillus* (5 видов) только в мерзлотных слоях исследуемого болотного массива. При этом в торфяниках лесотундры видовое разнообразие рода *Aspergillus* наблюдается в основном в сезонноталых слоях (Vinogradova et al., 2019).

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН “Криогенез как фактор формирования и эволюции почв арктических и бореальных экосистем европейского Северо-Востока в условиях современных антропогенных воздействий, глобальных и региональных климатических трендов” (№ 1021051101421-1-1.6.19).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Alekhina L.K., Golovchenko A.V., Pochatkova T.N. The effect of hydrophysical soil properties on the structure of microbial complexes. Eurasian Soil Science. 2002. V. 35 (8). P. 890–897.

Aleksandrova A.V., Velikanov L.L., Sidorova I.I. Key to species of the genus *Trichoderma*. Mikologiya i fitopatologiya. 2006. V. 40. P. 457–468 (in Russ.).

Ananyeva N.D., Polyanskaya L.M., Susyan E.A. et al. Comparative assessment of soil microbial biomass determined by the methods of direct microscopy and substrate-induced respiration. Microbiology. 2008. V. 77 (3). P. 404–412. (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S0026261708030168

Andersen R., Chapman S.J., Art R.R.E. Microbial communities in natural and disturbed peatlands: A review. Soil Biol. Biochem. 2013. V. 57. P. 979–994. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.10.003

Artz R.E., Anderson I.C., Chapman S.J. et al. Changes in fungal community composition in response to vegetational succession during the natural regeneration of cutover peatlands. Microbial Ecol. 2007. V. 54. P. 508–522. https://doi.org/10.1007/s00248-007-9220-7

Asemaninejad A., Thorn R.G., Branfireun B.A. et al. Climate change favours specific fungal communities in boreal peatlands. Soil Biol. Biochem. 2018. V. 120. P. 28–36. https://doi.org/10.1007/s00248-016-0875-9

Basińska A.M., Reczug M.K., Gąbkac M. et al. Experimental warming and precipitation reduction affect the biomass of microbial communities in a *Sphagnum* peatland. Ecological Indicators. 2020. V. 112. P. 1–12. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106059

Bergero R., Girlanda M., Varese G.C. et al. Psychrooligotrophic fungi from Arctic soils of Franz Joseph Land. Polar Biology. 1999. V. 21. P. 361–368. https://dx.doi.org / https://doi.org/10.1007/s003000050374

Blaud A., Lerch T.Z., Phoenix G.K. et al. Arctic soil microbial diversity in a changing world. Res. Microbiol. 2015. V. 166. P. 796–813. https://doi.org/10.1016/j.resmic.2015.07.013

Domsh K.H., Gams W., Anderson T.H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching, 2007.

Edgington S., Thompson E., Moore D. et al. Investigating the insecticidal potential of *Geomyces* (*Myxotrichaceae*: *Helotiales*) and *Mortierella* (*Mortierellaceae*: *Mortierellales*) isolated from Antarctica. Springer, 2014.

Egorova L.N. Soil fungi of the Far East: *Hyphomycetes*. Nauka, Leningrad, 1986. (in Russ.).

Elliott D.R., Caporn S.J.M., Nwaishi F. et al. Bacterial and fungal communities in a degraded ombrotrophic peatland undergoing natural and managed re-vegetation. PLoS One 2015. V. 10. P. 1–20. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124726

Ellis M.B. Dematiaceous *Hyphomycetes*. Kew, 1971.

Fenner N., Ostle N.J., Mcnamara N. et al. Elevated CO_2 effects on peatland plant community carbon dynamics and DOC production. Ecosystems. 2007. V. 10. P. 635–647. https://doi.org/10.1007/s10021-007-9051-x

Fungi of Antarctica. In: Antarctic permafrost: An unexplored fungal microhabitat at the edge of life. Springer Nature, 2019, pp. 1–345.

Gaspar M.L., Cabello M.N., Pollero R. et al. Fluorescein diacetete hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil. Current Microbiol. 2001. V. 42. P. 339–344. https://doi.org/10.1007/s002840010226

Golovchenko A.V., Semenova T.A., Anisimova O.V. et al. The structure of microbial communities in the soils of regressive noncryosolic bog. Eurasian Soil Scince. 2020. V. 53 (5). P. 668–674. https://doi.org/10.1134/S1064229320050063

Golovchenko A.V., Volkova E.M. Microbial biomass and its structure in karst peats of Tula oblast. Eurasian Soil Scince. 2019. V. 52 (3). P. 333–338. https://doi.org/10.1134/S1064229319030049

Hassan N., Rafiq M., Hayat M. et al. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. Rev. Environm. Sci. Bio/Tech. 2016. V. 15. P. 147–172. https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9.

Hassan N., Rafiq M., Hayat M. et al. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. Rev. Environm. Sci. Bio/Tech. 2016. V. 15. P. 147–172. https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9

Hocking A.D. Encyclopedia of food microbiology. 2014. P. 471–481. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384730-0.00315-3

Hogg I.D., Cary C.S., Convey P. et al. Biotic interactions in Antarctic terrestrial ecosystems: are they a factor? Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 3035–3040. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.04.026

Ji X., Abakumov E., Chigray S. et al. Response of carbon and microbial properties to risk elements pollution in arctic soils. J. Hazardous Materials. 2021. V. 408. P. 1–13. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124430

Juan-Ovejeroa R., Brionesa M.J.I., Opikb M. Fungal diversity in peatlands and its contribution to carbon cycling. Appl. Soil Ecol. 2020. V. 146. P. 1–11. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103393

Kaverin D.A., Pastukhov A.V., Lapteva E.M. et al. Morphology and properties of the soils of permafrost peatlands in the southeast of the Bolshezemelskaya tundra. Eurasian Soil Science. 2016. V. 49. P. 498–511. https://doi.org/10.1134/S1064229316050069

Kaverin D.A., Pastukhov A.V., Novakovsky A.B. et al. Landscape and climatic factors impacting the thaw depth in soils of permafrost peat plateaus (on the example of calm r52 site). Kriosfera Zemli. 2019. V. 23. P. 61–71 (in Russ.). https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2019-2(62-71)

Khabibullina F.M., Kuznetsova E.G., Vaseneva I.Z. Micromycetes in podzolic and bog-podzolic soils in the middle taiga subzone of northeastern European Russia. Pochvovedenie. 2014. V. 10. P. 1228–1234 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S1064229314100044

Kim Y.J., Zhao Y., Oh K.-T. et al. Enzymatic deacetylation of chitin by extracellular chitin deacetylase from a newly screened Mortierella sp. DY-52. J. Microbiol. Biotechnol. 2008. V. 18 (4). P. 759–766.

Kirtsideli I.Yu. Microscopic fungi in the soils of Hays Island (Franz Josef Land). Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2015. V. 49. P. 151–160 (in Russ.).

Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Ozerskaya S.M. Structure of mycobiota of permafrost. Mikologiya segodnya. 2011. V. 2. P. 178–184 (in Russ.).

Kochkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E. et al. Fungal diversity in the antarctic active layer. Microbiologiya. 2014. V. 83. P. 236–244 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S002626171402012X

Korneykova M.V. Comparative analysis of number and structure of the complexes of microscopic fungi in tundra and taiga soils in the north of the Kola Peninsula. Eurasian Soil Sci. 2018. V. 51 (1). P. 86–92. https://doi.org/10.1134/S1064229318010106

Kostadinova N., Tosi S., Spassov A.B. Comparison of the oxidative stress response of two Antarctic fungi to different growth temperatures. Polish Polar Research. 2017. V. 38 (3). P. 393–408. https://doi.org/10.1515/popore-2017-0015

Krab E.J., Monteux S., Dorrepaal E. Plant expansion drives bacteria and collembola communities under winter climate change in frost-affected tundra. Soil Biol. Biochem. 2019. V. 138. P. 107569. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107569

Kurakov A.V., Semenova T.A. Species diversity of microfungi in the forest ecosystems of southern taiga in the European part of Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50. P. 367–378 (in Russ.).

Lamit L.J., Romanowicz K.J., Potvin L.R. et al. Patterns and driversity of fungal community depth stratification in *Sphagnum* peat. FEMS Microbiol. Ecol. 2017. V. 93. P. 1–14. https://doi.org/10.1093/femsec/fix082

Lapteva E.M., Kovaleva V.A., Vinogradova Yu.A. et al. Micromycetes in peat soils of palsa mires in the forest-tundra zone. Vestnik Instituta biologii. 2017. V. 3. P. 30–36 (in Russ.).

Lavrinenko I.A. Geobotanical division into districts (regionalization) of the Bolshezemelskaya tundra and surrounding areas. Geobotanicheskoe kartografirovanie. 2013. P. 74–92 (in Russ.). https://doi.org/10.31111/geobotmap/2013.74

Lin X., Green S., Tfaily M.M. et al. Microbial community structure and activity linked to contrasting biogeochemical gradients in bog and fen environments of the glacial lake agassiz peatland. Appl. Envir. Microbiol. 2012. V. 78. P. 7023–7031. https://doi.org/10.1128/AEM.01750-12

Lin X., Tfaily M.M., Steinweg J.M. et al. Microbial community stratification linked to utilization of carbohydrates and phosphorus limitation in a boreal peatland at Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA. Appl. Environ. Microbiol. 2014. V. 80. P. 3518–3530. https://doi.org/10.1128/AEM.00205-14

Magurran E. Ecological diversity and its measurement. Mir, Moscow, 1992. Moskva (in Russ.).

Matyshak G.V., Bogatyrev L.G., Goncharova O.Yu. et al. Specific features of the development of soils of hydromorphic ecosystems in the northern taiga of Western Siberia under conditions of cryogenesis. Eurasian Soil Science. 2017. V. 50 (10). P. 1115–1124. https://doi.org/10.1134/S1064229317100064

Methods of soil microbiology and biochemistry. Izdatelstvo MGU, Moscow, 1991 (in Russ.).

Mitchell E.A.D., Gilbert D., Buttler A. et al. Structure of microbial communities in *Sphagnum* peatlands and effect of atmospheric carbon dioxide enrichment. Microbiol Ecol. 2003. V. 46. P. 187–199. https://doi.org/10071s00248-002-0008-5

Mpamah P.A., Taipale S., Rissanen A.J. et al. The impact of long-term water level draw-down on microbial biomass: A comparative study from two peatland sites with different nutrient status. European J. Soil Biol. 2017. V. 80. P. 59–68. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.04.005

Nikitin D.A., Lysak L.V., Mergelov N.S. et al. Microbial biomass, carbon stocks and CO_2 emission in soils of the Franz Josef Land: High Arctic tundra or polar deserts?

Eurasian Soil Science. 2020. V. 53 (4). P. 467–484. https://doi.org/10.1134/s1064229320040110

Nikitin D.A., Marfenina O.E., Maksimova I.A. Succession approach for the investigations of the species composition of microfungi and fungal biomass in antarctic soils. Mikologiya i fitopatologiya 2017. V. 51 (5). P. 211–219 (in Russ.). https://doi.org/10.3103/S0096392518030124

Nikitin D.A., Semenov M.V., Semikolennykh A.A. et al. Biomass of fungi and species diversity of the cultivated mycobiota of soils and substrates in Northbrook Island (Franz Josef Land). Mikologiya i fitopatologiya. 2019. V. 53 (4). P. 210–222 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S002636481904010X

Novakovskiy A.B. The interaction between Excel and the statistical package R for data processing in ecology.Vestnik Instituta biologii. 2016. V. 3. P. 26–33 (in Russ.).

Ogneva O.A., Matyshak G.V., Goncharova O.Yu. et al. Soils of peat spots of frozen peatlands in the north of West Siberia. Kriosfera Zemli. 2016. V. 20 (2). P. 61–68 (in Russ.).

Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E. et al. Fungi in permafrost. In: *R. Margesin* (ed.). Permafrost soils. Soil biology 16. Springer, Berlin, 2009. P. 85–95.

Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E. et al. The structure of micromycete complexes in permafrost and cryopegs of the arctic. Microbiologiya. 2008. V. 77. P. 542–550 (in Russ.).

Parish F., Sirin A., Charman D. et al. Assessment on peatland, biodiversity and climate change. Main Report. Global Environment Centre, Kuala Lumpur and Wetlands International, Wageningen, 2008.

Pitt J. A laboratory guide to common *Penicillium* species. Commonwealth scientific and industrial research organization, N.S.W., 1991.

Polyanskaya L.M. Microbial succession in the soil. Abstract of Dr. Biol. Sci. thesis ... Moscow, 1996 (in Russ.).

Porazinska D.L., Bueno de Mesquita C.P., Farrer E.C. et al. Nematode community diversity and function across an alpine landscape undergoing plant colonization of previously unvegetated soils. Soil Biol. Biochem. V. 161. P. 108380. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108380

Preston M.D., Smemo K.A., Mclaughlin J.W. et al. Peatland microbial communities and decomposition processes in the James Bay Lowlands. Canada. Front. Microbiology. 2012. V. 3. P. 70. https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00070

Ramirez C. Manual and atlas of the *Penicillia*. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam etc., 1982.

Rice A.V., Currah R.S. Oidiodendron maius: Saprobe in *Sphagnum* peat, mutualist in ericaceous roots? In: *B. Schulz, C. Boyle, T. Sieber* (eds). Microbial root endophytes. Springer, Berlin, 2006, pp. 227–246.

Ruisi S., Barreca D., Selbmann L. et al. Fungi in Antarctica. Rev. Environ. Sci. Biotechnol. 2007. V. 6. P. 127–141. https://doi.org/10.1007/s11157-006-9107-y

Russell N.J. Antarctic microorganisms: coming in from the cold. Culture (Oxoid). 2006. V. 27. P. 1–4. https://doi.org/10.2350/07-05-0277

Seppälä M. Palsa mires in Finland. The Finnish environment. 2006. V. 23. P. 155–162.

Sergeeva M.A., Inisheva L.I. Biochemical processes in oligotrophic peat deposits of the Vasyugan swamp. Vestnik TGPU. 2008. V. 4 (78). P. 57–63 (in Russ.).

Sizonenko T.A., Khabibullina F.M., Zagirova S.V. Soil microbiota of meso-oligotrophic peatland of middle taiga. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50. P. 115–123 (in Russ.).

Sterflinger K., Tesei D., Zakharova K. Fungi in hot and cold deserts with particular reference to microcolonial fungi. Fungal Ecol. 2012. V. 5 (4). P. 453–462. https://doi.org/10.1016/j.funeco.2011.12.007

Thormann M.N. The role of fungi in boreal peatlands. Ecological Studies. 2006. V. 188. P. 101– 123.

Vinogradova Yu.A., Lapteva E.M., Kovaleva V.A. et al. Profile distribution pattern of microfungi in the permafrost-affected peatland of forest-tundra. Mikologiya i fitopatologiya. 2019. V. 53 (6). P. 342–353 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S0026364819060072

Vinogradova Yu.A., Lapteva E.M., Kovaleva V.A. et al. Soil fungi biomass and diversity of soil microfungi in the active layer of south tundra peatlands. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (2). P. 105–118 (in Russ.). https://doi.org/10.31857/S0026364821020100

Vlasov D.Yu., Zelenskaya M.S., Kirtsideli I.Yu. et al. Fungi on the natural and anthropogenic substrates in West Antarctica. Mikologiya i fitopatologiya. 2012. V. 46. P. 20–26 (in Russ.).

Winsborough C., Basiliko N. Fungal and bacterial activity in northern peatlands. Geomicrobiology J. 2010. V. 27. P. 315–320. https://doi.org/10.1080/01490450903424432

Xue D., Liu T., Chen H. et al. Fungi are more sensitive than bacteria to drainage in the peatlands of the Zoige Plateau. Ecological Indicators. 2021. V. 124. P. 1–12. https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2021.107367

Yakushev A.V., Matyshak G.V., Tarhov M.O. et al. Microbiological characteristics of bare Peat Circles on Flat-Topped Peat Mounds in the North of Western Siberia. Eurasian Soil Science. 2019. V. 52 (9). P. 1081–1090. https://doi.org/10.1134/S1064229319090114

Young-Ju K., Zhao Y., Oh K.T. et al. Enzymatic deacetylation of chitin by extracellular chitin deacetylase from a newly screened *Mortierella* sp. DY-52. J. Microbiol. Biotechnol. 2008. V. 18. P. 759–766.

Zucconi L., Selbmann L., Buzzini P. et al. Searching for eukaryotic life preserved in Antarctic permafrost. Polar Biology. 2012. V. 35. P. 749–757. https://doi.org/10.1007/s00300-011-1119-6

Александрова А.В., Великанов Л.Л., Сидорова И.И. (Aleksandrova et al.) Ключ для определения видов рода Trichoderma // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. № 6. С. 457–468.

Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Сусьян Е.А. и др. (Ananyeva et al.) Сравнительная оценка микробной био-

массы почв, определяемой методами прямого микроскопирования и субстратиндуцированного дыхания // Микробиология. 2008. Т. 77. № 3. С. 404–412.

Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Ковалева В.А. и др. (Vinogradova et al.) Распределение микроскопических грибов в многолетнемерзлых торфяниках лесотундры // Микология и фитопатология. 2019. Т. 53. № 6. С. 342–353.

Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Ковалева В.А. и др. (Vinogradova et al.) Биомасса грибов и разнообразие культивируемых микромицетов в сезонноталом слое бугристых торфяников южной тундры // Микология и фитопатология. 2021. Т. 55. № 2. С. 105–118.

Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Кирцидели И.Ю. и др. (Vlasov et al.) Грибы на природных и антропогенных субстратах в Западной Антарктике // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46, вып 1. С. 20–26.

Егорова Л.Н. (Egorova) Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 191 с.

Кирцидели И.Ю. (Kirtsideli) Микроскопические грибы в почвах острова Хейса (Земля Франца-Иосифа) // Новости систематики низших растений. 2015. Т. 49. С. 151–160.

Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Озерская С.М. (Kochkina et al.) Структура микобиоты многолетней мерзлоты // Микология сегодня. Т. 2. Национальная академия микологии. 2011. С. 178–186.

Кочкина Г.А., Озерская С.М., Иванушкина Н.Е. и др. (Kochkina et al.) Разнообразие грибов деятельного слоя Антарктиды // Микробиология. 2014. Т. 83. № 2. С. 236–244.

Кураков А.В. (Kurakov) Методы выделения и характеристика комплексов микроскопических грибов наземных экосистем: Учебное пособие. М.: Макс Пресс, 2001. 92 с.

Кураков А.В., Семенова Т.А. (Kurakov et al.) Видовое разнообразие микроскопических грибов в лесных экосистемах южной тайги европейской части России // Микология и фитопатология 2016. Т. 50. № 6. С. 367–378.

Лавриненко И.А. (Lavrinenko) Геоботаническое районирование Большеземельской тундры и прилегающих территорий // Геоботаническое картографирование. 2013. С. 74–92.

Лаптева Е.М., Ковалева В.А., Виноградова Ю.А. и др. (Lapteva et al.) Микроскопические грибы в мерзлотных торфяных почвах бугристых болот лесотундры // Вестник Института биологии Коми НЦ Уро РАН. 2017. № 3. С. 30–36.

Методы почвенной микробиологии и биохимии (Methods). М.: МГУ, 1991. 304 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение (Magurran). Москва: Мир, 1992. 161 с.

Никитин Д.А., Марфенина О.Е., Максимова И.А. (Nikitin et al.) Использование сукцессионного подхода при изучении видового состава микроскопических грибов и содержания грибной биомассы в антарктических почвах // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 5. С. 211–219.

Новаковский А.Б. (Novakovskiy) Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 3. С. 26–33.

Озерская С.М., Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е. и др. (Ozerskaya et al.) Структура комплексов микромицетов в многолетнемерзлых грунтах и криопэгах Арктики // Микробиология. 2008. Т. 77. № 4. С. 542–550.

Сергеева М.А., Инишева Л.И. (Sergeeva et al.) Биохимические процессы в олиготрофных торфяных залежах Васюганского болота // Вестник ТПГУ. 2008. Вып. 4 (78). С. 57–63.

Сизоненко Т.А., Хабибуллина Ф.М., Загирова С.В. (Sizonenko et al.) Почвенная микробиота мезо-олиготрофного болота средней тайги // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 2. С. 115–123.

Хабибуллина Ф.М., Кузнецова Е.Г., Васенева И.З. (Khabibullina et al.) Микромицеты подзолистых и болотно-подзолистых почв в подзоне средней тайги на северо-востоке европейской части России // Почвоведение. 2014. № 10. С. 1228–1234.

Diversity of Soil Microfungi in Permafrost Peat Soils of the Southern Tundra

Yu. A. Vinogradova[a,#], E. M. Lapteva[a], V. A. Kovaleva[a], and E. M. Perminova[a]

[a] *Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

[#] *e-mail: vinogradova@ib.komisc.ru*

The composition and structure of the biomass of microscopic fungi, the species diversity of cultivated micromycetes in seasonally thawed layers (STLs) and frozen layers of permafrost peatlands of the flat-hummocky swampy complex of the southern tundra (basin of the upper reaches of the Korotaikha River, the Bolshezemelskaya tundra, the Nenets Autonomous Okrug) have been studied. The fungal biomass in STLs of the hummocky peatland varies from 0.44 to 21.46 mg/g a.d.s. The structure of STL biomass is dominated by mycelium with functionally active hyphae (81–100%). In the frozen layers, the fungal biomass normally consists of spores within the range of 0.12 ± 0.02 – 5.90 ± 0.46 mg/g a.d.s. The taxonomic list of cultivated micromycetes includes 58 species (including two forms of sterile mycelium). The *Mucoromycota* division is represented by 15 species (25%) from the *Mucor*, *Mortierella*, and *Umbelopsis* genera. The *Penicillium* genus dominates by the number of species (17 spe-

cies). The *Akanthomyces*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Chaetomium*, *Isaria*, *Pseudogymnoascus*, and *Oidiodendron* genera include single species. By the frequency of occurrence, the structure of the complex of micromycetes of the studied permafrost peat soils usually includes random (40–50%) and rare species (33–45%). The percent of frequent species is 12–19, that of dominant species – 2–5. *Talaromyces funiculosus* (29%) and *Pseudogymnoascus pannorum* (16%) are highly abundant in STLs and *Talaromyces funiculosus* (53%) in permafrost. In STLs, the soils at the peat spot without vegetation cover are highly species-diverse, i.e. 28 species. There are 26 in the soils at the hummock under dwarf shrubs and only 13 species in the soils at the swampy hollow. In the permafrost layers of the peat spot and hummock under dwarf shrubs and mosses, the number of species is 24–25, in the swampy hollow – 13. The complex of micromycetes is dominated by psychrotolerant (45–53%) and mesophilic (44–45%) species. The percent of psychrophiles accounts for only 5–10. The typical psychrophilic species growing at a cultivation temperature of 4°C in active and frozen layers are *Mortierella alliacea*, *M. schmuckeri*, *Mucor* sp., *Penicillium italicum*, *P. lividum*.

Keywords: Arctic, diversity, peatbogs, peatland, permafrost, microfungi, soil microbiology, structure

EDN: GRBZTY
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 171–177

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.284 : 581.95(470.13)

LACTARIUS KAUFFMANII (*RUSSULALES*, *RUSSULACEAE*) – ПЕРВАЯ НАХОДКА В ЕВРОПЕ

© 2022 г. М. А. Паламарчук[1,*], Д. В. Кириллов[1,], Д. М. Шадрин[1,***]**

[1] *Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, 167982 Сыктывкар, Россия*

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

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

****e-mail: shdimas@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.11.2021 г.
После доработки 20.12.2021 г.
Принята к публикации 23.12.2021 г.

Приводятся сведения о первой находке для территории Европы *Lactarius kauffmanii*. Вид был собран в предгорьях западного макросклона Северного Урала. Основной ареал распространения этого вида – Северная Америка, также вид был недавно отмечен в Западной Сибири, в предгорьях Восточного Саяна. Полученные данные значительно расширяют знание о географическом распространении этого вида. В статье дано подробное описание вида, обсуждаются различия *L. kauffmanii* с морфологически сходными таксонами. Была получена последовательность ITS1–5.8S–ITS2 собранного образца. Сравнение последовательности нуклеотидов нашего образца с данными, депонированными в международной базе GenBank, показало 99.9% сходство с образцом *L. kauffmanii* с территории Западной Сибири. Достаточно близкое сходство на уровне 99% отмечено с образцами *L. kauffmanii* из Северной Америки.

Ключевые слова: биоразнообразие, ДНК-штрихкодирование, национальный парк “Югыд ва”, особо охраняемые природные территории, Урал, ITS, *Lactarius*

DOI: 10.31857/S0026364822030084

ВВЕДЕНИЕ

Род *Lactarius* Pers. (*Russulales*, *Russulaceae*) – один из крупнейших родов эктомикоризных грибов в таежной зоне. Представители рода характеризуются спорами с амилоидной орнаментацией, наличием в траме базидиом латицифер (толстостенных гиф, несущих млечный сок) и сфероцист (скопления круглых пузыревидных клеток). В поле виды рода отчетливо идентифицируются по наличию млечного сока, выделяющегося при повреждении базидиомы. На сегодняшний день во всем мире зарегистрировано от 450 (Kirk et al., 2008) до 650 (Verbeken, Nuytinck, 2013) видов и число их постоянно увеличивается (Lee et al., 2019; Paloi et al., 2019; Verma et al., 2021).

В ходе работ по выявлению видового разнообразия грибов на территории Национального парка “Югыд ва” (Республика Коми, Северный Урал) были собраны образцы рода *Lactarius* с коричневой слизистой шляпкой, слизистой ножкой, белым млечным соком, не изменяющимся на воздухе. В определителях, посвященных европейским видам рода *Lactarius*, отсутствуют виды с подобным набором признаков (Heilmann-Clausen et al., 1998). Образцы с такими характеристиками, согласно внутриродовой классификации рода *Lactarius*, предложенной L.R. Hesler и A.H. Smith (1979), относятся к подсекции *Mucidus*, секции *Pseudomyxacium*, подроду *Trister*. В подсекцию *Mucidus* входят несколько довольно сходных между собой видов: *Lactarius caespitosus* Hesler et A.H. Sm., *L. glutigriseus* V.L. Wells et Kempton, *L. kauffmanii* Hesler et A.H. Sm., *L. mucidus* Burl. и *L. pseudomucidus* Hesler et A.H. Sm. Все эти виды встречаются только в Северной Америке, лишь недавно была описана находка *L. kauffmanii* из Восточной Сибири (Красноярский край) (Krom et al., 2019). Морфологический и молекулярно-филогенетический анализ собранных нами образцов показал их принадлежность к *L. kauffmanii*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данной статьи послужили образцы рода *Lactarius*, собранные в предгорьях Северного Урала на территории Национального парка “Югыд ва” в 2017 г. Национальный парк “Югыд ва” (Чистая вода) создан на территории Республики Коми в 1994 г. и расположен на границе Европы и Азии, на западных склонах Приполярного и Северного Урала – наиболее высокой части Уральских гор. Более половины площади 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 Евроазиатской 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). Древостои горных лесов состоят из ели (*Picea obovata* Ledeb.), лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Из лиственных пород наиболее обычным компонентом древесного яруса является береза (*Betula pubescens* Ehrh.) (Degteva, 2016; Dubrovskiy et al., 2019).

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 (5%-й KOH, реактив Мельцера для определения амилоидной и декстриноидной реакции). Размеры всех микроструктур оценивали не менее чем по 10 измерениям с каждого образца (для базидиоспор – не менее 30 измерений). В описании спор коэффициент Q определен как отношение длины споры к ее ширине, звездочкой помечено его среднее значение. Изученные образцы хранятся в коллекции грибов гербария Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKOf).

Тотальную ДНК из образцов высушенных грибов выделяли с помощью набора “DNeasy Plant Mini Kit” (Qiagen, Germany), в соответствии с инструкциями производителя. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в 50 мкл смеси содержащей 10 мкл Screen Mix (Евроген, Россия), 10 мкл каждого праймера (0.3 мкМ) (Евроген, Россия), 18 мкл ddH2O (Ambion, США) и 2 мкл ДНК-матрицы (1–100 нг). Последовательности ITS1–5.8S–ITS2 (ITS) ядерной ДНК амплифицировали со специфичными для грибов праймерами ITS-1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3') и ITS-4B (5'-TCCTCCGCTATGATATGC-3') (Gardes, Bruns, 1993).

Амплификация фрагмента ITS включала предварительную денатурацию в течение 5 мин при температуре 95°C. Далее следовали 35 циклов включающие: денатурацию в течение 60 с при температуре 95°C, отжиг праймеров в течение 30 с при температуре 55°C и элонгацию в течение 40 с при температуре 72°C с окончательной элонгацией в течение 5 мин при температуре 72°C. Продукты реакции амплификации разделяли методом электрофореза в 1.3%-м агарозном геле в 1 × TAE (трисацетатном) буферном растворе, окрашивали бромистым этидием, для визуализации использовали трансиллюминатор UVT-1 (“Биоком”, Москва). В качестве маркера длины фрагментов ДНК использовали 100 bp Ladder DNA marker (100 bp-3000 bp) (“Thermo Scientific”, EC). Для очистки полученного продукта реакции амплификации использовали набор “ColGen” (Синтол, Россия). Концентрацию ДНК и ПЦР продуктов измеряли на флуориметре Qubit 3 (Invitrogen, USA). Секвенирование проводилось с использованием набора реагентов BigDye Terminator v.3.1 на приборе НАНОФОР 05 (Синтол, Россия). Выделение ДНК, ПЦР и секвенирование проводили с использованием оборудования ЦКП “Молекулярная биология” Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью алгоритма ClustalW и редактировали вручную в программном пакете Mega 7.0 (MEGA software development team, США). Филогенетическое дерево было построено в том же пакете программ методом максимального правдоподобия (ML) с использованием модели Tamura-Nei (Tamura, Nei, 1993) с расчетом бутстреп-поддержек узлов ветвления (1000 репликаций). Клады считались достоверно независимыми эволюционными линиями, если bootstrap-значения составляли ≥ 70%. Полученная в результате работ нуклеотидная последовательность была опубликована в международной базе GenBank под номером OL684713. В качестве сравнительного материала были использованы ITS-последовательности близких видов из рода *Lactarius*, взятые из GenBank (дата обращения 06.07.2021) (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Lactarius kauffmanii Hesler et A.H. Sm., North American Species of Lactarius (Ann Arbor): 351, 1979 (рис. 1).

Шляпка 3–7 см в диам., сначала выпуклая с подвернутым краем, затем распростертая, слегка вдавленная в центре с очень незначительным бугорочком. Поверхность гладкая, очень слизистая, коричневая, с возрастом немного выцветает по краю до светло-коричневой, окраска неравномерная, с более темными пятнышками, без выраженных зон. Пластинки приросшие, довольно частые, узкие, беловатые, затем с розовато-коричневатыми, рыжевато-коричневыми пятнами. Ножка 6–7 см длиной, 1–1.2 см толщиной, цилиндрическая, немного утолщенная в средней части, полая. По-

Таблица 1. Список образцов, использованных при филогенетическом анализе

Наименование таксона	Место отбора образца	GenBank ID (nrITS)	Коллектор (гербарный ID)
Lactarius albocarneus	Франция	KF241545	A. Verbeken et al. [AV98-080 (GENT)]
L. caespitosus	Канада: Британская Колумбия	FJ845421	J.M. Kranabetter et al. (SMI246)
“ ”	США: Montana	KX394284	E.G. Barge, C.L. Cripps [EB102-13 (MONT)]
L. caespitosus	США: Montana	KX394285	E.G. Barge, C.L. Cripps [EB121-13 (MONT)]
L. castaneus	Китай: Сычуань	MF508961	X.H. Wang [KUN-HKAS 61976 (XHW2780)]
L. flexuosus	Швеция	KJ742400	K. Das et al. (GENT:Walleyn 2136)
L. kauffmanii	Россия: Красноярский край	MK049913	O.V. Morozova (LE311993)
“ ”	Россия: Республика Коми	**OL684713**	M. Palamarchuk (SYKOf 3554)
“ ”	Канада: Британская Колумбия	KP406573	J.M. Kranabetter et al. (UBC F28471)
“ ”	Канада: Британская Колумбия	JF899562	S.H.A. Guichon et al. (DAVFP:26157)
L. kauffmanii var. *sitchensis*	США: Орегон	NR173207	A.H. Smith (MICH:11163)
“ ”	США: Орегон	MW412395	A.H. Smith (MICH:11163)
L. midlandensis	Канада: Квебек	MN992201	R. Lebeuf (MQ18R140-QFB30656)
L. musteus	Италия	JF908314	R. Tassan (14254)
“ ”	Великобритания: Шотландия	JQ888183	B.J. Pickles et al. (2006 09 12 1)
“ ”	Мексика	JQ753772	L. Villarreal-Ruiz
L. pseudomucidus	Канада	EU486439	M.W. Denis, M.L. Berbee (UBC F16301)
“ ”	США: Вашингтон	MT636949	E. and J. Chandler (MF73088 iNat #34960694)
“ ”	США: Аляска	MT955141	S. Trudell (WTU-F-073144)
“ ”	США: Орегон	NR173209	A.H. Smith (MICH:11205)
“ ”	США: Орегон	MW412397	A.H. Smith (MICH:11205)
L. purpureocastaneus	Китай: Сычуань	MF508965	X.H. Wang [KUN-HKAS 61975 (XHW2779)]
“ ”	Китай: Юннань	MF508964	Y.C. Li [KUN-HKAS 56384 (YCL1544)]
L. vietus	Великобритания: Шотландия	JQ888186	B.J. Pickles et al. (2006 09 12 3)
“ ”	Канада: Квебек	MN992615	R. Lebeuf (MQ17118-QFB29626)

Примечание. Полужирным шрифтом выделен номер новой депонированной последовательности, полученной в рамках данного исследования.

верхность слизистая, беловатая, светло-желтовато-коричневая более старые экземпляры с рыжевато-коричневыми пятнами у основания. Млечный сок белый, не изменяется. Споровый порошок бежевый.

Споры широкоэллипсоидальные, (7)8–10 × × (6.5)7–7.5(8.5) мкм без учета орнаментации (средний размер спор 8.5 × 7.3 мкм), Q = 1.05–1.3 (Q* = 1.2), орнаментация хорошо заметна, выступает на 0.5–1.5 мкм, амилоидная, образует гребни, соединенные в неполную сеть с присутствием отдельных элементов. Базидии 45–60 × 8–13 мкм, цилиндрические, 4-споровые. Плевромакроцистиды 50–95 × 8–13 мкм, многочисленные, веретеновидные с заостренной вершиной. Хейломакроцистиды подобны плевромакроцистидам, но меньшего размера. Пилеипеллис – иксотриходермис.

Изученный образец. Республика Коми, Вуктыльский р-н, Национальный парк “Югыд ва”, бассейн р. Подчерем, окрестности туристической стоянки Орловка, 63.926747°с.ш., 57.905418°в.д., пихтово-еловый сфагново-зеленомошный лес с примесью березы и кедра, на почве, среди сфагнума, группой, собр. М.А. Паламарчук, 19.08.2017 (SYKOf 3554).

L. kauffmanii растет в хвойных лесах, широко распространен в Северной Америке, в основном на тихоокеанском побережье от Калифорнии до Аляски (Hesler, Smith, 1979). В России известна только одна находка на юге Красноярского края, в предгорьях Восточного Саяна. Вид был собран И.Ю. Кромом в Курагинском р-не Красноярского края, в окрестностях пос. Жаровск, в смешанном лесу с преобладанием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и березы (*Betula* sp.), с участием осины (*Populus tremula* L.), сосны кедровой (*Pinus sibirica*) и ели сибирской (*Picea obovata*) (Krom et al., 2019). Наша находка – это первое указание вида для Европы.

Рис. 1. *Lactarius kauffmanii* (SYKOf 3554).

Вид был собран в предгорьях западного макросклона Северного Урала, на территории Национального парка “Югыд ва”, в бассейне р. Подчерем, в хвойном лесу с преобладанием пихты сибирской, ели сибирской с примесью сосны сибирской и березы. В напочвенном покрове преобладали черника и хвощ, зеленые и сфагновые мхи. Базидиомы росли группой во влажном месте среди сфагнума.

Описано две разновидности вида *L. kauffmanii* var. *kauffmanii* и *L. kauffmanii* var. *sitchensis* Hesler et A.H. Sm. (Hesler, Smith, 1979). Основное отличие этих разновидностей между собой – цвет спорового порошка: у типовой вариации он белый, у var. *sitchensis* – желтоватый. Наиболее близкие и схожие морфологически с *L. kauffmanii* виды из подсекции *Mucidus* (*L. caespitosus* Hesler et A.H. Sm., *L. glutigriseus* V.L. Wells et Kempton, *L. mucidus* Burl. и *L. pseudomucidus* Hesler et A.H. Sm.) отличаются отсутствием коричнево-рыжеватых тонов в окраске ножки и пластинок. *L. caespitosus* характеризуется более светлой окраской плодового тела, шляпка желтовато-серая до охристо-коричневой и споры значительно крупнее 9–12 × 7.5–9 мкм (Hesler, Smith, 1979; Barge, Cripps, 2016). У *L. glutigriseus* плодовые тела мелкие, шляпка до 4.5 см в диаметре и ножка не слизистая, а липкая. Край шляпки у *L. mucidus* отчетливо светлее чем диск, млечный сок при высыхании на пластинках становится сизовато-зеленоватым. Шляпка и ножка *L. pseudomucidus* темно-коричневого цвета, пластинки с коричневыми пятнами только у старых плодовых тел. Все эти виды отмечены только в Северной Америке.

Из европейских видов наиболее близок к *L. kauffmanii* (имеет слизистую шляпку и ножку, белый млечный сок) – *L. albocarneus* Britzelm. Од-

Таблица 2. Результаты сравнения ITS последовательности образца *Lactarius kauffmanii* (SYKOf3554) с данными, депонированными в международной базе GenBank (алгоритм сравнения Blast-n)

GenBank ID	Таксон	Общая оценка	Сравниваемая часть сиквенса, %	Сходство сиквенсов, %	Длина сиквенса, bp	Страна
Lactarius kauffmanii (GenBank ID OL684713), длина последовательности – 805 bp, Россия: Коми						
MK049913	*L. kauffmanii*	1447	97	99.87	824	Россия: Красноярский край
FJ845421	*L. caespitosus*	1435	100	98.88	940	Канада: Британская Колумбия
MW412395	*L. kauffmanii*	1423	99	98.75	848	США: Орегон
KY777391	“ ”	1271	88	98.74	746	США: Теннеси
JF899562	“ ”	1397	97	98.73	827	Канада: Британская Колумбия
KP406573	“ ”	1115	100	98.45	747	Канада: Британская Колумбия
NR173207	*L. kauffmanii* var. *sitchensis*	1115	100	98.45	762	США: Орегон
MW412395	“ ”	1115	100	98.45	848	США: Орегон
MZ955886	*L. kauffmanii*	1118	100	98.60	727	Канада: Британская Колумбия

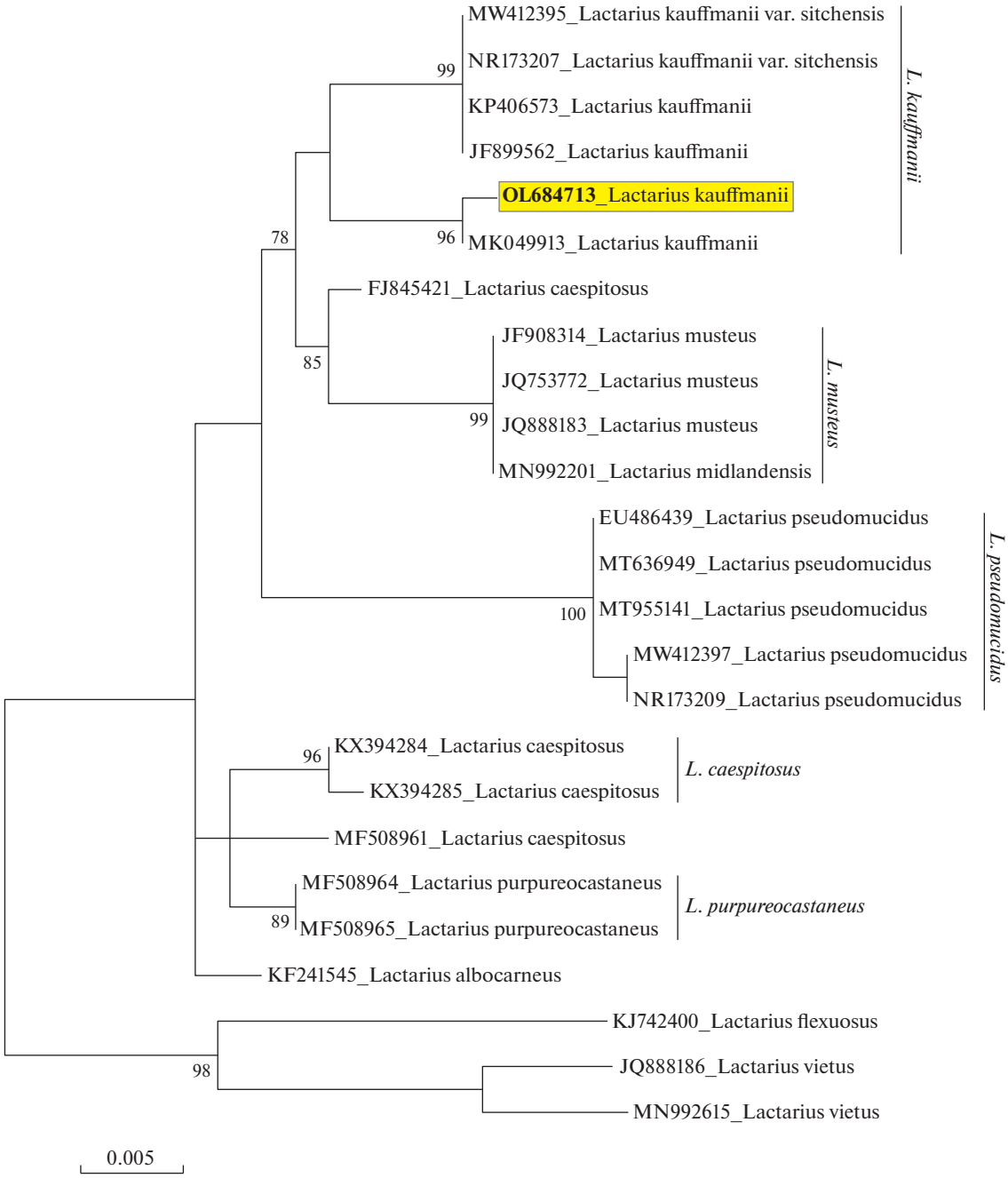

Рис. 2. Филогенетическое дерево для последовательностей ITS, депонированных в GenBank и близких к анализируемому образцу SYKOf 3554 (OL 684713). Значения бутстреп-статистики (BS ≥ 70%) указаны слева от ветвей филограммы, построенное методом максимального правдоподобия.

нако шляпка его значительно более светлая (беловатая, бежевая, кремовая, иногда чуть сероватая) и млечный сок при высыхании становится желтым (Heilmann-Clausen et al., 1998). Некоторое сходство с *L. kauffmanii* имеют *L. vietus* (Fr.) Fr. и *L. pilatii* Z. Schaef. Эти виды легко отличить по сереющему на воздухе млечному соку (Heilmann-Clausen et al., 1998).

Анализ полученной ITS-последовательности для нашего образца *L. kauffmanii* (Genbank ID OL684713) проведенный с помощью алгоритма Blast (Blast-n – standard nucleotide Blast), показал его сходство (99.9%) с образцом *L. kauffmanii* с территории Красноярского края России (MK049913) (Krom et al., 2019). Разница была только в одной паре оснований (табл. 2, рис. 2). Достаточно близкое сходство на уровне 99% отмечено с образцами *L. kauffmanii* из Северной Америки (MW412395, JF899562). Здесь различия были в девяти парах

нуклеотидов, что тоже позволяет оценивать данные образцы как один вид.

Интересен факт достаточно близкого сходства нашего образца с образцом *L. caespitosus* (FJ845421) из Британской Колумбии (Канада), при котором 98.9% сравниваемых оснований идентичны (различие по восьми участкам) (табл. 2, рис. 2). Сходство, вероятно, вызвано погрешностью в видовой идентификации канадского образца по морфологическим признакам, поскольку два других образца *L. caespitosus* (KX394284 и KX394285) из Северной Америки, морфологически отличающиеся от *L. kauffmanii* (Barge, Cripps, 2016), сформировали отдельную кладу.

Таким образом, находка *L. kauffmanii* на Северном Урале значительно расширяет известный ареал данного вида на запад. Как уже показано многими исследованиями, территория Урала и Предуралья является центром пересечения западных и азиатских видов и отличается уникальным составом микобиоты.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН № 1021051101424-8-1.6.11;1.6.19;1.6.20.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Barge E.G., Cripps C.L. New reports, phylogenetic analysis, and a key to *Lactarius* Pers. in the Greater Yellowstone Ecosystem informed by molecular data. MycoKeys. 2016. V. 15. P. 1–58. https://doi.org/10.3897/mycokeys.15.9587

Degteva S.V. (ed.). Flora, licheno- and mycobiota of protected landscapes of the Kosyu and Bolshaya Synya river basins (Subpolar Urals, National Park "Yugyd Va"). KMK Scientific Publishing Partnership, Moscow, 2016 (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. № 1. P. 22–43 (in Russ.). https://doi.org/10.17076/bg883

Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. Molecular Ecology. 1993. V. 2. P. 113–118. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x

Heilmann-Clausen J., Verbeken A., Vesterholt J. The Genus *Lactarius*. In: Fungi of Northern Europe. 1998. V. 2. 287 p.

Hesler L.R., Smith A.H. North American species of *Lactarius*. Michigan, 1979.

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.).

Ivoylov A.V., Bolshakov S.Yu., Silaeva T.B. Study of species diversity of macromycetes. Publisher of the Mordovia State University, Saransk, 2017 (in Russ.).

Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W. et al. (eds.) Ainsworth et Bisby's dictionary of the fungi, 10th edn. CAB International, Wallingford, 2008. https://doi.org/10.1079/9780851998268.0000

Krom I.Y., Ageev D.V., Bulyonkova T.M. et al. New to Russia and little-known species of agaricoid fungi from South Krasnoyarsk Territory (mikrozakaznik Zharovsky, Russia). Turczaninowia. 2019. V. 22 (4). P. 119–127 (in Russ.). https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.13

Lee H., Wissitrassameewong K., Park M.S. et al. Taxonomic revision of the genus *Lactarius* (*Russulales, Basidiomycota*) in Korea. Fungal Diversity. 2019. V. 95. P. 275–335. https://doi.org/10.1007/s13225-019-00425-6

Martynenko V.A., Degteva S.V. Checklist of the Flora of the Yugyd va National Park (Komi Republic). Ekaterinburg, 2003 (in Russ.).

Paloi S., Verbeken M., Acharya K. Lactarius brunneocinnamomeus, a new species of *Lactarius* subgenus *Russularia* from West Bengal, India. September 2019. Phytotaxa. 2019. V. 416 (4). P. 294–300. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.416.4.8

Tamura K., Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. Molec. Biol. Evol. 1993. V. 10. P. 512–526.

Verma K., Mehmood T., Uniyal P. et al. Two new species of genus *Lactarius* (*Russulaceae*) from North-western Himalaya, India. Phytotaxa. 2021. V. 500 (4). P. 253–265. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.500.4.1

Дегтева С.В. (ред.) (Degteva). Флоры, лихено- 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.

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.

Ивойлов А.В., Большаков С.Ю., Силаева Т.Б. (Ivoylov 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. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко Л.: Наука, 1980. С. 10–22.

Кром И.Ю., Агеев Д.В., Бульонкова Т.М. и др. (Krom et al.). Новые для России и малоизвестные виды агарикоидных грибов с юга Красноярского края (микрозаказник "Жаровский") // Turczaninowia. 2019. Т. 22. № 4. С. 119–127.

Мартыненко В.А., Дегтева С.В. (Martynenko, Degteva) Конспект флоры природного национального парка "Югыд-Ва" (Республика Коми). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 93 с.

Lactarius kauffmanii (*Russulales*, *Russulaceae*) – First Record in Europe

M. A. Palamarchuk[a,#], D. V. Kirillov[a,##], and D. M. Shadrin[a,###]

[a] *Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

[#] *e-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru*

[##] *e-mail: kirdimka@mail.ru*

[###] *e-mail: shdimas@yandex.ru*

Here, we present information about the first find of *Lactarius kauffmanii* on the territory of Europe. The species was collected in the foothills of the western macroslope of the Northern Urals. The main distribution area of this species is North America. It was recently noted in Western Siberia, in the foothills of the Eastern Sayan. Our data significantly expand the known species range to the west. The article provides a detailed description of the species, discusses the differences between *L. kauffmanii* and morphologically similar species. The ITS1–5.8S–ITS2 sequences of the collected specimen was obtained. Comparison of the nucleotide sequence of our specimen with the data deposited in the GenBank database showed 99.9% similarity with the *L. kauffmanii* specimen from the territory of Western Siberia. A close similarity at the level of 99% was also noted with the specimens of *L. kauffmanii* from North America.

Keywords: biodiversity, DNA barcoding, ITS, *Lactarius*, protected areas, Ural, Yugyd va National Park

EDN: IWPYAW
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 178–184

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 58.001 : 582.284

ИДЕНТИФИКАЦИОННЫЙ КЛЮЧ К РОДАМ И НЕКОТОРЫМ ВИДАМ ГАСТЕРОМИЦЕТОВ РОССИИ

© 2022 г. Ю. А. Ребриев[1,*]

[1]*Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия*

**e-mail: rebriev@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.01.2022 г.
После доработки 17.02.2022 г.
Принята к публикации 24.02.2022 г.

В статье представлен ключ для идентификации родов и некоторых видов гастеромицетов (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*), нахождение которых на территории России подтверждено гербарными образцами, либо весьма вероятно, исходя из представлений о распространении и экологии этих таксонов. В ключе представлено 48 родов гастероидных базидиомицетов, включая переходные от шляпочных формы с гемиангиокарпным типом плодовых тел. Предположительно, таксономическое разнообразие этой группы на уровне рода выявлено полностью, однако видовое разнообразие изучено недостаточно.

Ключевые слова: биоразнообразие, веселки, гастероидные базидиомицеты, гнездовковые грибы, гипогейные грибы, грибы, дождевики, земляные звезды, макромицеты, систематика

DOI: 10.31857/S0026364822030102

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время гастеромицеты, или гастероидные базидиомицеты (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) рассматриваются не как систематическая группа, а как жизненная форма, или биоморфа (Rebriev, 2017). Основные признаки, характеризующие гастеромицеты – образование замкнутых плодовых тел и пассивное освобождение спор. Сохраняющееся разделение базидиальных макромицетов на биоморфы (гастеромицеты, агарикоидные и афиллофоровые базидиомицеты) оправдано хотя бы практическими соображениями. Идентификация макромицетов ведется по морфологическим признакам плодовых тел, соответственно, определительные ключи необходимо строить на основании морфологии, а не на молекулярных данных. Жизненная форма в значительной мере коррелирует и с экологией вида (афиллофоровые в подавляющем большинстве – ксилосапротрофы и паразиты растений, агарикоидные и гастеромицеты – сапротрофы и микоризообразователи), что также оправдывает сохраняющееся разделение микологов на афиллофорологов, агарикологов, гастеромицетологов.

Гастероидная экобиоморфа распространена преимущественно в аридных травяных (семейства *Agaricaceae*, *Lycoperdaceae*, *Geastraceae*), лесных средиземноморского типа (*Sclerodermataceae*, *Geastraceae*) и тропических (*Nidulariaceae*, *Sclerodermataceae*, *Phallaceae*) биомах. Лесные таксоны с гипогейными плодовыми телами преимущественно являются микоризообразователями, подавляющее же большинство остальных гастеромицетов относится к различным вариантам сапротрофов (гумусовые, подстилочные, ксилосапротрофы).

Гастеромицетация достаточно логично объясняется необходимостью приспособления к ксерофильным условиям травянистых сообществ и лесов средиземноморского типа (Thiers, 1984). В эволюции *Phallales*, напротив, реализовалась возможность максимально быстрого развития зрелого плодового тела после разрыва перидия. Быстрый вынос глебы с уже зрелыми спорами и привлечение насекомых для распространения спор позволяет “втиснуть” процесс спороношения между частыми тропическими ливнями.

На территории бывшего СССР насчитывалось около 250 видов гастеромицетов (Sosin, 1973), такое же количество приводится и для Европы (Demoulin, 1989). В настоящее время для России известно около 220 видов гастеромицетов, но более детальное изучение региональных микобиот и привлечение молекулярно-генетических методов идентификации, безусловно, позволят существенно увеличить это число.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Находки представителей подавляющего большинства приведенных в ключе родов подтверждены гербарными образцами, хранящимися в изученных Микологических гербариях Ботаническо-

го института им. В.Л. Комарова РАН (акроним LE), Всероссийского Института защиты растений (LEP), Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA) и в личной коллекции автора. Многие таксоны с гипогейными плодовыми телами не выявлялись в России со времен публикации Ф.В. Бухгольца (Bucholtz, 1902). Однако изучение гипогейных грибов объективно сильно осложнено и нет причин считать какие-либо роды исчезнувшими на территории России. Лишь немногие, преимущественно пустынные и редко выявляемые таксоны, например, *Chlamydopus meyenianus*, *Dictyocephalos attenuatus*, *Podaxis pistillaris* известны только по литературным данным или по сборам в сопредельных с Россией регионах Казахстана. В то же время виды некоторых родов, таких как *Descolea* и *Hydnangium*, известны в России только по давним находкам в оранжереях Ботанического сада БИН РАН в первой половине прошлого века. Поскольку в последние десятилетия эти таксоны не отмечались и они не являются представителями естественной микобиоты, упоминание их в идентификационном ключе нецелесообразно.

Фотографирование с использованием сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss EVO-40 XVP проводилось на базе Центра коллективного пользования Южного научного центра РАН “Объединенный центр научно-технологического оборудования ЮНЦ РАН (исследование, разработка, апробация)” (N 501994). Микрофотографирование с использованием светового микроскопа AxioImager.A1 проводилось в Центре коллективного пользования научным оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

Терминология, касающаяся специфичных морфологических структур гастеромицетов, подробно рассмотрена в определителе П.Е. Сосина (Сосин, 1973), а также в работах зарубежных авторов (Miller, Miller, 1988; Pegler et al., 1995).

Действующие названия таксонов приводятся согласно ресурсу Index Fungorum (2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ниже приведен ключ для идентификации родов и некоторых видов гастеромицетов, известных к настоящему времени в России. В него вошли и переходные формы с гемиангиокарпными, или не полностью замкнутыми плодовыми телами (*Chlorophyllum agaricoides*, *Montagnea arenaria*, *Russula* spp., *Suillus gastroflavus* и др.). При необходимости в дополнение к используемому названию в скобках указывается часто используемый применимо к гастероидным формам синоним. Согласно недавним исследованиям, семейство *Lycoperdaceae* восстановлено в несколько уменьшенном объеме (Wijayawardene et al., 2020). В приведенном ключе к *Lycoperdaceae* отнесены все роды, традиционно рассматривавшиеся в его пределах (Hawksworth et al., 1995). Несколько родов, монотипных или представленных в России одним видом, объединены с более крупными и морфологически близкими, что соответствует опубликованным ранее идентификационным ключам. Например, род *Calvatia* включает *Gastropila* (Rebriev, 2013), в *Bovista* входит *Bryoperdon* (Rebriev, Dvadnenko, 2017; Rebriev et al., 2020), *Apioperdon* рассматривается в составе *Lycoperdon* (Rebriev, 2016).

Учитывая крайне своеобразную морфологию нидуляриевых, а также неопределенное положение родов на филогенетическом древе, считаю корректным восстановление упраздненного семейства *Nidulariaceae* в настоящем ключе. Состоятельность семейств *Lysuraceae* и *Clathraceae* подтверждается последними молекулярными исследованиями (Melanda et al., 2021).

Ключ для определения родов и некоторых видов гастероидных базидиомицетов России

Глеба в зрелом состоянии не порошащая: цельная, в форме перидиолей или слизистая ..... Секция I

Глеба в зрелом состоянии порошащая ..... Секция II

Секция I

1. Зрелые плодовые тела подземные (или реже полуподземные, выступающие на поверхность верхней частью), округлые, клубневидные.....2

1а. Зрелые плодовые тела надземные, разнообразной формы..... 15

2. Споры гладкие (иногда в световом микроскопе кажутся морщинистыми от покрывающего их эписпория), эллипсоидные..... 3

2а. Споры орнаментированные, разной формы 7

3. Зрелые споры темно-коричневые, в массе почти черные (рис. 1а) .... *Melanogaster* (*Paxillaceae*)

3а. Споры гиалиновые или светло окрашенные 4

4. Споры с коротким “пеньковидным” остатком стеригмы 5

4а. Споры без остатка стеригмы 6

5. Споры часто покрыты тонким эписпорием; перидий отделяется от глебы .... *Hysterangium* (*Hysterangiaceae*)

5а. Споры без эписпория; перидий плотно приросший к глебе ..... *Alpova* (*Paxillaceae*)

6(4). Трама темно-оливковая, дольчато-лопастная, лопасти отходят от хорошо развитой колумеллы ..... *Protubera nipponica*

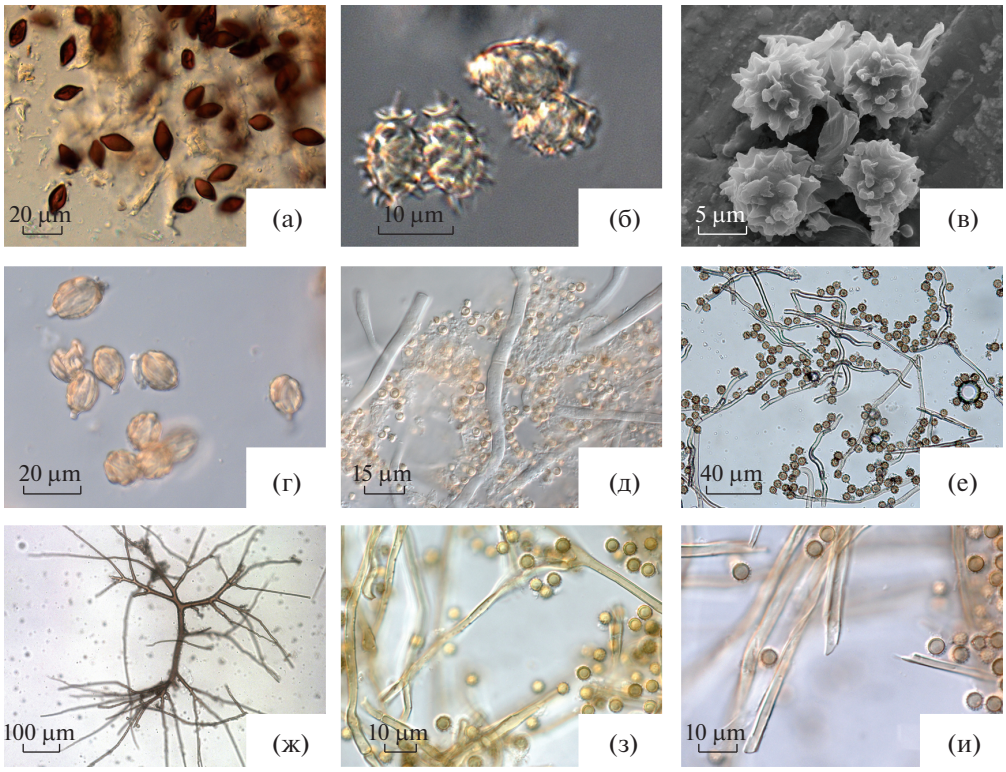

Рис. 1. Микроструктуры гастеромицетов: а – споры *Melanogaster ambiguus* (Vittad.) Tul. et C. Tul.; б – споры *Stephanospora caroticolor* (Berk.) Pat.; в – споры *Octaviania asterosperma* Vittad.; г – споры *Gautieria morchelliformis* Vittad.; д – паракапиллиций и споры *Vascellum pratense* (Pers.) Kreisel; е – капиллиций и споры *Disciseda verrucosa* G. Cunn.; ж – капиллиций *Bovistella* sp.; з – капиллиций и споры *Calvatia candida* (Rostk.) Hollós; и – капиллиций и споры *Lycoperdon excipuliforme* (Scop.) Pers.

Kobayasi [≡ *Kobayasia nipponica* (Kobayasi) S. Imai et A. Kawam.] (*Protophallaceae*)

6а. Трама желтоватая, образует изогнутые соединенные друг с другом камеры. Колумеллы нет или слабо развита. Ассоциирован с хвойными ..... *Rhizopogon* (*Rhizopogonaceae*)

7(2). В основании споры крупный вырост в форме короны (рис. 1б). Свежие плодовые тела ярко-красные ..... *Stephanospora caroticolor* (Berk.) Pat. (*Stephanosporaceae*)

7а. Споры без короновидного выроста 8

8. Споры шаровидные или почти шаровидные до лимоновидных 9

8а. Споры явно эллипсоидные 13

9. Колумеллы нет или рудиментарная, не превышает 1/4 высоты плодового тела 10

9а. Колумелла хорошо развита, часто выступает в нижней части базидиомы в виде рудиментарной ножки 12

10. Споры почти гладкие или тонкобородавчатые, с эписпорием или без него ..... *Hymenogaster* (*Hymenogastraceae*)

10а. Споры сильно орнаментированные, без эписпория 11

11. Споры гиалиновые, субгиалиновые, густо-бородавчатые ..... *Russula pila* (Pat.) Trappe et T.F. Elliott [≡ *Gymnomyces pilus* (Pat.) Trappe, T. Lebel et Castellano] (*Russulaceae*)

11а. Споры светло-желтовато-коричневые, орнаментированные отдельными коническими шипами (рис. 1в) ..... *Octaviania asterosperma* Vittad. (*Boletaceae*)

12(9). Имеются млечные ходы; свежие базидиомы с млечным соком ..... *Lactarius stephensii* (Berk.) Verbeken et Walleyn [≡ *Zelleromyces stephensii* (Berk.) A.H. Sm.] (*Russulaceae*)

12а. Млечных ходов и сока нет ..... *Russula* (*Macowanites*) (*Russulaceae*)

13(8). Споры с 8–16 явными мощными продольными складками (иногда слабо видными из-за покрывающего эписпория), часто анастомозирующими (рис. 1г). Перидий тонкий и обычно быстро исчезает, обнажая глебу .... *Gautieria* (*Gomphaceae*)

13а. Орнаментация спор иная 14

14. Колумелла слабо развита или отсутствует ... . *Hymenogaster* (*Hymenogastraceae*)

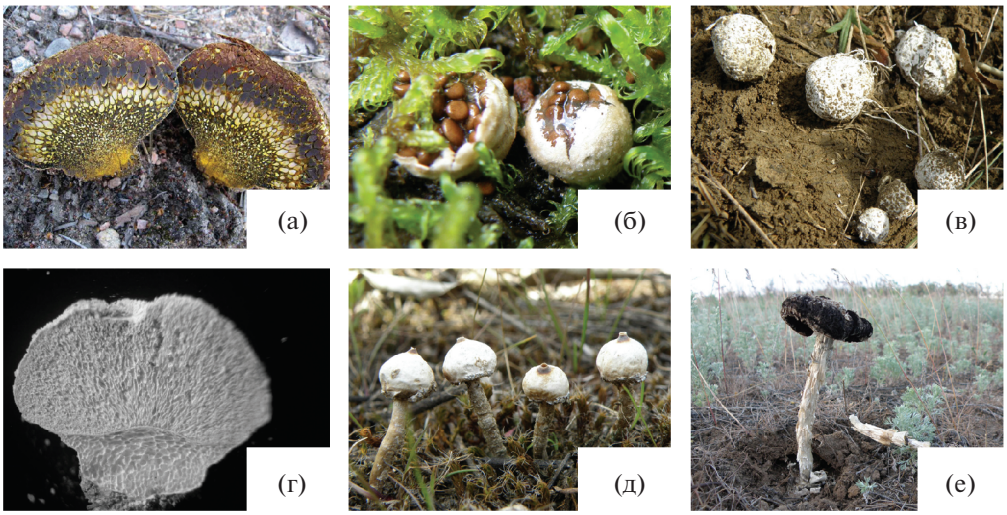

Рис. 2. Плодовые тела гастеромицетов: а – *Pisolithus arhizus* (Scop.) Rauschert; б – *Nidularia farcta* (Roth) Fr.; в – *Gastrosporium simplex* Mattir.; г – *Vascellum pratense* (Pers.) Kreisel; д – *Tulostoma brumale* Pers.; е – *Montagnea arenaria* (DC.) Zeller.

14а. Колумелла хорошо развитая, разветвленная ..... *Gymnoglossum connectens* (Bucholtz) Zeller (*Bolbitiaceae*)

15(1). Глеба распадается на отдельные плотные перидиоли..... 16

15а. Зрелая глеба слизистая, сильно пахнущая (как и все плодовое тело), расположена на поверхности рецептакула 21

16. Плодовые тела мелкие, редко превышают 1.5–2 см выс., округлые либо в виде чаши или кубка. Перидиоли очень плотные 17

16а. Плодовые тела крупнее, округлые или клубневидные, часто с явным ножковидным стерильным основанием. Перидиоли тонкостенные, хрупкие (рис. 2а) ..... *Pisolithus arhizus* (Scop.) Rauschert (*Sclerodermataceae*)

17. В звездовидно раскрывающемся плодовом теле одна шаровидная перидиоль, при созревании активно выбрасывается ..... *Sphaerobolus* (*Geastraceae*)

17а. В плодовом теле одна или несколько линзовидных перидиолей, освобождающихся пассивно при попадании капель воды на плодовое тело или при поедании животными 18

18. Перидиоли с фуникулюсом; базидиомы чаше- или кубковидные 19

18а. Перидиоли без фуникулюса, погружены в слизистую массу; базидиомы округлые 20

19. Перидий многослойный; перидиоли от светло-серых до почти черных ..... *Cyathus* (*Nidulariaceae*)

19а. Перидий однослойный; перидиоли светлые ..... *Crucibulum laeve* (Huds.) Kambly (*Nidulariaceae*)

20(18). Базидиомы 5–7 (10) мм диам.; перидий достаточно толстый, открывается в верхней части, обнажая многочисленные коричневые перидиоли (рис. 2б) ..... *Nidularia farcta* (Roth) Fr. (*Nidulariaceae*)

20а. Базидиомы не превышают 2 мм диам.; перидий тонкий, неправильно растрескивающийся или исчезающий ..... *Mycocalia denudata* (Fr.) J.T. Palmer (*Nidulariaceae*)

21(15). Рецептакул в виде хорошо развитой губчатой ножки 22

21а. Рецептакул разнообразной формы; ножка короткая (не превышает 1/2 плодового тела) или отсутствует; глеба расположена на внутренней стороне лопастей 24

22. Глеба расположена на внутренней стороне лопастей или в разрозненных углублениях решетковидной головки ..... *Lysurus* (*Lysuraceae*)

22а. Глеба распределена равномерно по поверхности рецептакула в верхней его части 23

23. Верхняя несущая глебу часть рецептакула неявно отделена ..... *Mutinus* (*Phallaceae*)

23а. Глеба на ячеистой или складчато-морщинистой шляпке со свободным краем ..... *Phallus* (*Phallaceae*)

24(21). Ножка короткая, до половины плодового тела, разделяется на 3–5 простых соединенных вершинами лопастей, которые с возрастом иногда расходятся ..... *Pseudocolus fusiformis* (E. Fisch.) Lloyd (*Clathraceae*)

24а. Ножка неявная либо отсутствует; рецептакул образует либо цельную решетковидную структуру, либо разделяется на простые, не соединенные на вершине и дуговидно отогнутые лопасти .....*Clathrus* (*Clathraceae*)

Секция II

1. Плодовые тела в зрелом состоянии раскрываются звездовидно 2

1а. Плодовые тела в зрелом состоянии другой формы 6

2. Глеба свободно лежит в плодовом теле и со временем выдувается ветром, оставляя пустой перидий 3

2а. Глеба окружена плотной оболочкой – эндоперидием или, если эндоперидий тонкий и исчезающий ко времени открытия плодового тела, то глеба расположена на ножке 4

3. Капиллиция нет, в разной степени развит паракапиллиций ..... *Scleroderma* (*Sclerodermataceae*)

3а. Капиллиций хорошо развит, с короткими шиповидными выростами ..... *Mycenastrum corium* (Guers.) Desv. (*Lycoperdaceae*)

4(2). Капиллиция нет, развит паракапиллиций ..... *Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morgan (*Diplocystidiaceae*)

4а. Капиллиций хорошо развит, паракапиллиция нет 5

5. Эндоперидий открывается одним апикальным отверстием, либо плотно срастается с экзоперидием и остается на его внутренних стенках при раскрывании плодового тела, так что глеба оказывается полностью открытой ..... *Geastraceae* (*Geastrum*)

5а. Эндоперидий открывается многочисленными отверстиями ..... *Geastraceae* (*Myriostoma*)

6(1). Плодовые тела шаровидные, клубневидные, булавовидные, без настоящей ножки; иногда развито стерильное ножковидное основание (ложная ножка) 7

6а. Плодовые тела с развитой настоящей ножкой, иногда очень короткой 20

7. Капиллиция нет, развит только паракапиллиций 8

7а. Капиллиций развитый в той или иной степени (если развит только паракапиллиций, то имеется субглеба, споры светлые, мелкие, до 6 мкм) 11

8. Плодовые тела наземные, открываются правильным апикальным отверстием, окруженным утолщенными, нередко окрашенными, выростами ..... *Calostoma* (*Calostomataceae*)

8а. Плодовые тела открываются путем растрескивания перидия, без правильного апикального отверстия 9

9. В травянистых сообществах с участием дерновинных злаков. Плодовые тела с белым ломким экзоперидием и часто с длинными белыми ризоморфами (рис. 2в) ..... *Gastrosporium simplex* Mattir. (*Gastrosporiaceae*)

9а. В лесных сообществах 10

10. Глеба распадается на тонкостенные перидиоли, при созревании разрушающиеся. Перидий тонкий, отпадает кусками ..... *Pisolithus arhizus* (*Sclerodermataceae*)

10а. Перидиоли не образуются. Перидий толстый, жесткий ..... *Scleroderma* (*Sclerodermataceae*)

11(7). Плодовые тела подземные; колумелла хорошо развита. В лесных сообществах ..... *Geastrum taylorii* (Lloyd) Jeppson et E. Larss. [≡ *Radiigera taylorii* (Lloyd) Zeller] (*Geastraceae*)

11а. Признаки другие 12

12. Плодовые тела крупные, эндоперидий толстый, пробковидный. Капиллиций с короткими шиповидными выростами ..... *Mycenastrum corium* (*Lycoperdaceae*)

12а. Признаки другие 13

13. Капиллиций отсутствует или слабо развит. Паракапиллиций обилен (рис. 1д) 14

13а. Имеется только капиллиций, или паракапиллиций слабо развит 15

14. Глеба отделена от субглебы диафрагмой (рис. 2г). На почве ..... *Lycoperdon* sect. *Vascellum* (*Lycoperdaceae*)

14а. Диафрагмы нет. На гниющей древесине или лесной подстилке ..... *Morganella* (*Lycoperdaceae*)

15(13). Капиллиций извилистый, очень ломкий. Экзоперидий инкрустирован частицами почвы и обычно долго сохраняется в основании зрелого плодового тела. Ксерофильные теплолюбивые виды 16

15а. Нити капиллиция не извилистые. Экзоперидий обычно не инкрустирован 17

16. Плодовые тела открываются правильным округлым отверстием (иногда несколькими). Споры меньше 10 мкм, от почти гладких до бородавчатых или шиповатых (рис. 1е) ..... *Disciseda* (*Lycoperdaceae*)

16а. Плодовые тела открываются неправильным щелевидным отверстием. Споры крупнее 10 мкм, ячеистые ..... *Abstoma* (*Lycoperdaceae*)

17(15). Глеба отделена от мощной ячеистой субглебы диафрагмой. Капиллиций с мощным главным стволом (*Bovista*-type) (рис. 1ж) .... *Bovistella* (*Lycoperdaceae*)

17а. Признаки другие 18

18. Эндоперидий при созревании растрескивается и опадает кусками, обнажая глебу. Капиллиций септированный и легко распадается по септам (рис. 1з) ..... *Calvatia* s.l. (incl. *Gastropila*) (*Lycoperdaceae*)

18а. Плодовые тела открываются правильным отверстием либо (если эндоперидий опадает,

обнажая глебу) капиллиций разламывается по частым щелевидным порам (рис. 1и) 19

19. Субглеба отсутствует либо компактная, без видимых ячеек ..... *Bovista* (incl. *Bryoperdon*) (*Lycoperdaceae*)

19а. Субглеба хорошо развита или реже рудиментарная, ячеистая ..... *Lycoperdon* (incl. *Apioperdon*) (*Lycoperdaceae*)

20(6). Глеба находится в округлой верхней части плодового тела. Эндоперидий раскрывается правильным отверстием, либо щелевидно, либо разрушается начиная с апикальной части 21

20а. Споры находятся на нижней стороне шляпки, часто сильно прижатой краями к ножке 26

21. Экзоперидий при созревании плодового тела разрывается экваториально: нижняя часть остается в виде вольвы в основании ножки, верхняя выносится наверх и прикрывает глебу, но вскоре сдувается ветром. Наряду с капиллицием присутствуют элатеры ..... *Battarrea phalloides* (Dicks.) Pers. (*Agaricaceae*)

21а. Признаки другие 22

22. Плодовые тела открываются правильным округлым отверстием (иногда несколькими), либо щелевидно. Капиллиций хорошо развит 23

22а. Перидий при созревании растрескивается и опадает кусками, обнажая глебу. Капиллиций не развит (иногда в препарате присутствуют обломки гиф внешнего слоя глебы и перидия) 25

23. Ножка кверху расширенная и не входит в углубление эндоперидия ..... *Chlamydopus meyenianus* (Klotzsch) Lloyd (*Agaricaceae*)

23а. Ножка верхней частью входит в углубление эндоперидия 24

24. Плодовые тела открываются трубчатым (рис. 2д), бахромчато-зубчатым или реже неправильно-округлым отверстием ..... *Tulostoma* (*Agaricaceae*)

24а. Плодовые тела открываются щелевидно ... . *Schizostoma* (*Agaricaceae*)

25(22). Ножка ровная, плавно переходящая в спороносную часть; плодовые тела булавовидные ..... *Phellorinia herculeana* (Pers.) Kreisel (*Agaricaceae*)

25а. Ножка длинная, деревянистая, дуговидно изогнутая, резко переходящая в относительно небольшую головчатую спороносную часть ..... *Dictyocephalos attenuatus* (Peck) Long et Plunkett (*Agaricaceae*)

26(20). Шляпка распростертая, почти ровная или округлая, не прижата краями к ножке 27

26а. Шляпка коническая, плотно прижата краями к ножке 28

27. Ножка без кольца; мякоть распростертой шляпки тонкая, к краю исчезающая, обнажающая крупные черные пластинки (рис. 2е) .... *Montagnea arenaria* (DC.) Zeller (*Agaricaceae*)

27а. Ножка с кольцом; шляпка достаточно мясистая, округлая ..... *Gyrophragmium delilei* Mont. (*Agaricaceae*)

28(26). Пластинки быстро разрушаются, в глебе развит капиллиций. Плодовые тела по внешнему виду напоминают *Coprinus comatus* ..... *Podaxis pistillaris* (L.) Fr. (*Agaricaceae*)

28а. Капиллиций не развит. Габитус плодовых тел иной 29

29. Ножка тонкая, длинная. Шляпка коническая с заостренной вершиной, веретеновидная или цилиндрическая. Споры эллипсоидные .... *Panaeolus* (*Galeropsis*) (*Bolbitiaceae*)

29а. Ножка короткая, толстая, почти полностью прикрыта шляпкой. Шляпка ширококоническая до округлой 30

30. Споры почти шаровидные. В сухих открытых сообществах ..... *Chlorophyllum agaricoides* (Czern.) Vellinga (*Agaricaceae*)

30а. Споры эллипсоидные до яйцевидных. В лесных сообществах с участием лиственницы ..... *Suillus gastroflavus* Zvyagina, Rebriev, Sazanova et E.F. Malysheva (*Suillaceae*)

ОБСУЖДЕНИЕ

Идентификационный ключ содержит 48 родов гастеромицетов, принимая условное объединение *Gastropila* с родом *Calvatia*, *Bryoperdon* с *Bovista* и *Apioperdon* с *Lycoperdon*. Предположительно, таксономическое разнообразие этой группы базидиомицетов на уровне рода выявлено в России практически полностью. В то же время регулярные находки новых для страны и для науки видов свидетельствуют о необходимости дальнейших интенсивных исследований.

Публикация подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН “Роль природных и антропогенных факторов в формировании и динамике равнинных биогеоценозов”, № 122020100332-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Bucholtz F.V. Materials for the morphology and systematics of hypogeous fungi (*Tuberaceae* and *Gasteromycetes* pr. p.). Riga, 1902 (in Russ.).

Demoulin V. Establishing a check-list of macromycetes: The European gasteromycetes. Anales del Jardin Botanico de Madrid. 1989. V. 41 (1). P. 155–160.

Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C. et al. Ainsworth and Bisby’s Dictionary of the Fungi. CAB International, Wallingfoord, 1995.

Index Fungorum. CABI Bioscience, 2022. http://www.indexfungorum.org. Accessed 30.01.2022.

Melanda G.C.S., Silva-Filho A.G.S., Lenz A.R. et al. An overview of 24 years of molecular phylogenetic studies

in *Phallales* (*Basidiomycota*) with notes on systematics, geographic distribution, lifestyle, and edibility. Front. Microbiol. 2021. V. 12. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.689374

Miller O.K., Miller H.H. Gasteromycetes. Morphological and development features with keys to the orders, families, and genera. Mad River Press, Eureka, 1988.

Pegler D.N., Laessøe T., Spooner B.M. British puffballs, earthstars end stinkhorns. An account of the British gasteroid fungi. Royal Botanic Gardens, Kew, 1995.

Rebriev Yu.A. Gasteromycetes of the genus *Calvatia* in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2013. V. 47 (4). P. 231–239 (in Russ.).

Rebriev Yu.A. Gasteromycetes of the genus *Lycoperdon* in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50 (5). P. 302–312 (in Russ.).

Rebriev Yu.A. Gasteromycetes – from taxon to biomorph. In: Species concepts in fungi: a new view on the old problem. Moscow, 2017. P. 65–71 (in Russ.).

Rebriev Yu.A., Dvadnenko K.V. Gasteromycetes of the genus *Bovista* in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2017. V. 51 (6). P. 365–374 (in Russ.).

Rebriev Yu.A., Ge Z.-W., Voronina E.Yu. et al. An annotated key to the *Bovista* (*Lycoperdaceae, Basidiomycota*) species in Russia. Phytotaxa. 2020. V. 464 (1). P. 1–28. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.464.1.1

Sosin P.E. A guide to the Gasteromycetes of the USSR. Nauka, Leningrad, 1973 (in Russ.).

Thiers H.D. The secotioid syndrome. Mycologia. 1984. V. 76. P. 1–8.

Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T. et al. Outline of fungi and fungus-like taxa. Mycosphere. 2020. V. 11 (1). P. 1060–1456. https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8

Бухгольц Ф.В. (*Bucholtz*) Материалы к морфологии и систематике подземных грибов (Tuberaceae и Gasteromycetes pr. p.). Рига, 1902. 196 с.

Ребриев Ю.А. (Rebriev) Гастеромицеты рода Calvatia в России // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. № 4. С. 231–239.

Ребриев Ю.А. (Rebriev) Гастеромицеты рода Lycoperdon в России // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 5. С. 302–312.

Ребриев Ю.А. (Rebriev) Гастеромицеты – от таксона к биоморфе // Материалы VIII Всероссийской микологической школы-конференции с международным участием “Концепции вида у грибов – новый взгляд на старые проблемы” (под ред. А.В. Куракова). М., 2017. С. 65–71.

Ребриев Ю.А., Дваднeнко К.В. (Rebriev, Dvadnenko) Гастеромицеты рода Bovista в России // Микология и фитопатология, 2017. Т. 51. № 6. С. 365–374.

Сосин П.Е. (Sosin) Определитель гастеромицетов СССР. Л.: Наука, 1973. 164 с.

An Identification Key for Gasteroid Basidiomycete (Gasteromycetes) Genera and Some Species in Russia

Yu. A. Rebriev[a,#]

[a] *Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russia*

[#] *e-mail: rebriev@yandex.ru*

The paper presents an identification key for the gasteroid basidiomycete genera and some species known from the territory of Russia according to herbarium specimens, or very likely to be revealed based on the distribution and ecology of these taxa. The key contains data on 48 genera of gasteroid basidiomycetes, including transitional from agaricoid forms with hemiangiocarpous basidiomes. Presumably, the taxonomic diversity of this group at the genus level has been fully revealed, but the species diversity has not been sufficiently studied yet.

Keywords: biodiversity, bird’s nest fungi, earthstars, fungi, gasteroid basidiomycetes, hypogeous fungi, macromycetes, puffballs, stinkhorns, systematics

EDN: ZDGTJP
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 185–193

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

УДК 579.22 : 577.151

ДЕЙСТВИЕ БИОЦИДОВ НА АКТИВНОСТЬ РЯДА ЭКСТРАЦЕЛЛЮЛЯРНЫХ ФЕРМЕНТОВ ГРИБОВ-ДЕСТРУКТОРОВ ТЕХНИЧЕСКИХ ИЗДЕЛИЙ, ЭКСПЛУАТИРУЕМЫХ В УСЛОВИЯХ ТРОПИЧЕСКОГО КЛИМАТА (ВЬЕТНАМ)

© 2022 г.
В. А. Карпов[1,*], В. Ф. Смирнов[2,], О. Н. Смирнова[2,***], Н. А. Аникина[2,****], Е. А. Захарова[2,*****], А. Ю. Шишкин[2,******], А. Е. Иванова[1,3,*******], Т. А. Семенова[1,********]**

[1]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071 Москва, Россия*
[2]*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 603950 Нижний Новгород, Россия*
[3]*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991 Москва, Россия*
**e-mail: wtc-karpov@rambler.ru*
***e-mail: biodeg@mail.ru*
****e-mail: protectfun@mail.ru*
*****e-mail: undinaf@gmail.com*
******e-mail: zaharova64ea@mail.ru*
*******e-mail: uadshi@yandex.ru*
********e-mail: ivanovaane@gmail.com*
*********e-mail: tashino@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.02.2022 г.
После доработки 21.02.2022 г.
Принята к публикации 24.02.2022 г.

Исследована активность экстрацеллюлярных ферментов 20 штаммов микроскопических грибов, участвующих в биодеградации технических изделий, эксплуатируемых в условиях тропического климата (Вьетнам). У 19 штаммов обнаружена активность каталазы, у 18 штаммов активность фенолоксидазы и у 8 штаммов протеазная активность. Исследовано влияние промышленных биоцидов на активность данных ферментов. Установлено, что биоциды Биор-1, Bioneutral A 10, Bioneutral A 101 в разной степени способны подавлять активность различных энзимов. Все биоциды ингибировали активность внеклеточной каталазы большинства исследованных штаммов грибов. Исследованные нами биоциды в меньшей степени подавляли фенолоксидазную и протеазную активность исследованных тест-культур по сравнению с каталазной активностью. Различие ответной реакции на воздействие биоцидов проявлялось на штаммовом уровне, показатели значительно различались даже внутри одного вида. Отмечено, что в ряде случаев под воздействием биоцидов происходит увеличение активности ферментов.

Ключевые слова: активность ферментов, биодеградация, биоциды, микроскопические грибы, экстрацеллюлярные гидролазы, экстрацеллюлярные оксидоредуктазы

DOI: 10.31857/S0026364822030047

ВВЕДЕНИЕ

Благодаря пластичности метаболических процессов микроскопические грибы способны использовать в качестве источников питания не только природные, но и различные синтетические материалы и изделия из них. Для таких грибов часто используется термин “технофилы” (Alyokhova et al., 2005). Вне всякого сомнения, обмен веществ у технофильных грибов отличается от обмена почвенных микроорганизмов, питающихся классическими субстратами. Технофильные грибы способны быстро адаптироваться к постоянно появляющимся современным материалам и средствам их защиты. Особенно быстро процессы адаптации происходят в регионах с теплым и влажным климатом.

В связи с этим возникает потребность в изучении особенностей метаболизма микроскопических грибов, участвующих в процессах биоповреждений промышленных материалов и изделий из них.

Известно, что основными экзометаболитами грибов, принимающих участие в процессе биодеградации полимерных материалов, являются экстрацеллюлярные ферменты, главным образом, оксидоредуктазы и гидролазы (Sukharevich et al.,

2009; Covino et al., 2016). Оксидоредуктазы (каталазы, пероксидазы, фенолоксидазы) участвуют в биодеградации промышленных материалов на основе лигноцеллюлоз и ряда пластиков (Couto, Toca-Herrera, 2006; Zamocky et al., 2009; Cázares-García et al., 2013; Makarov et al., 2019). Среди гидролаз в последнее время значительное внимание уделяется протеолитическим ферментам грибов. Это связано с тем, что кроме природных промышленных материалов (кожа, шелк, шерсть и др.) данные энзимы способны участвовать в биодеградации ряда синтетических полимеров, содержащих амидные связи: полиамиды, полимочевины и др. (Shah, 2008; Parvinzadeh et al., 2009; Parvinzadeh et al., 2013; Covino et al., 2016; Shamraychuk et al., 2020). Кроме того, известно, что микробные протеазы обладают эстеролитической и амидазной активностью, что расширяет круг промышленных материалов, в деградации которых они могут участвовать (Rao et al., 1998; Pavlyukova et al., 1998; Sanket et al., 2017).

Выявление экзоферментов у грибов-деструкторов, а также количественная оценка их активности позволит прогнозировать возможные механизмы биодеградации материалов и изделий при их эксплуатации, а также целенаправленно и эффективно осуществлять подбор средств защиты (биоцидных препаратов) изделий от биоповреждений, вызываемых микроскопическими грибами (Tsymbal et al., 2013; Zalepkina et al., 2018). Как в России, так и за рубежом арсенал биоцидных средств постоянно претерпевает изменения. Это происходит по ряду причин: экономических (высокая цена, нерентабельность производства, закрытие производства), биологических (появление штаммов микроорганизмов, устойчивых к биоцидным препаратам) и санитарно-гигиенических (негативное влияние на окружающую среду, трансформация биоцидов до высокотоксичных в отношении человека соединений в процессе эксплуатации защищаемых изделий под влиянием климатических факторов).

Необходимо знать механизм ингибирующего действия фунгицидов, что позволит более эффективно осуществлять их подбор и целенаправленное применение, т.к. необходимо в поражаемый грибами материал вводить тот биоцид, который в наибольшей степени подавляет метаболиты грибов, участвующих в биодеструкционных процессах (Tsymbal et al., 2013; Eswayah et al., 2016; Makarov et al., 2019). В наибольшей степени процесс биоповреждений материалов и изделий происходит в условиях тропиков и субтропиков, где наиболее благоприятные условия для роста и развития грибов (Smirnov et al., 2020).

В связи с вышеизложенным, целью настоящей работы было изучение активности некоторых экзоферментов грибов, участвующих в биоповреждении технических изделий в условиях тропического климата (Вьетнам), а также исследование действия ряда биоцидов на активность данных энзимов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Активность ферментов определяли у 20 штаммов мицелиальных грибов, выделенных из участков биоповреждений технических изделий, эксплуатируемых в условиях тропического климата (Вьетнам). В основном грибы выделяли с поврежденных синтетических материалов, используемых для защиты технических изделий – это лакокрасочные покрытия, пластиковые оплетки проводов и пр. Выделение микроскопических грибов проводили общепринятыми методами с рассевом на агаризованные питательные среды. Полученные чистые культуры грибов проверяли на способность к росту на различных материалах (лакокрасочные покрытия, резины, герметики). Для этого на поверхность испытуемых материалов наносили водную суспензию спор грибов (концентрация спор 10^6/мл) и экспонировали при температуре 29°C и влажности 95% в течение 28 суток. По окончании экспозиции оценивали степень зарастания, наличие спороношения. Было проверено 92 штамма грибов, 20 наиболее активных штаммов были отобраны для данного исследования.

Идентификация чистых культур грибов до вида осуществлялась на основе культурально-морфологических и физиологических признаков микромицетов с использованием соответствующих определителей, а также с помощью генно-молекулярных методов по анализу участков ITS1, ITS2 ДНК. Для некоторых культур дополнительно секвенировали участки регионов ДНК, кодирующих гены кальмодулина (*CaM*) и бета-тубулина (*BenA*), и рекомендуемых в качестве вспомогательных видовых маркеров при идентификации и филогении. Секвенирование ДНК проводили с помощью набора реактивов Big Dye Terminator V3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, USA) с последующим анализом продуктов реакции на секвенаторе Applied Biosystems 31301 Genetic Analyzer в Научно-производственной компании ЗАО “Синтол” (Москва). Современное таксономическое положение видов проверяли по базам данных www.indexfungorum.org и http://www.mycobank.org. Данные грибы были депонированы во всероссийской коллекции микроорганизмов (ВКМ) (табл. 1).

Культивирование микроскопических грибов проводили на полной питательной среде Чапека–Докса следующего состава (г/л): K_2HPO_4 – 0.3; KH_2PO_4 – 0.7; $NaNO_3$ – 2.0; KCl – 0.5; $MgSO_4$ – 0.5; $FeSO_4$ – 0.01; сахароза – 20.0. В колбы Эрленмейера емкостью 500 мл вносили по 250 мл среды указанного состава и осуществляли посев микромицетов. Колбы помещали на качалки АПУ-4м

(120 об./мин). Грибы культивировали в темноте при температуре 27 ± 2°C в течение 7 суток.

В качестве биоцидных средств использовали ряд препаратов, применяемых для биозащиты технических изделий: Биор-1 (производное полигексаметиленгуанидина), Bioneutral A 10 (производное изотиазола), Bioneutral A 101 (производное изотиазола и бронапола).

Фунгицидную активность химических соединений определяли экспериментально и рассчитывали по формуле Эббота (Andreeva, 1984). Концентрации биоцидов подбирались экспериментально и составляли: 0.01% для Биор-1; 0.005% и 0.0025% для Bioneutral A 101 и Bioneutral A 10, соответственно. Биоциды вводили в среду культивирования на четвертые сутки.

Активность оксидоредуктаз определяли в культуральной жидкости (КЖ) гриба спектрофотометрически (UV mini-1240 – Shimadzu, Япония): каталазную – по убыли пероксида водорода (H_2O_2) при $\lambda = 240$ нм (Li et al., 2007), фенолоксидазную активность по окислению *п*-фенилендиамина ($\lambda = 535$ нм) в присутствии H_2O_2 (Flukey et al., 2016). Активность данных ферментов выражали в условных единицах. За единицу активности (ед.) каждого из перечисленных ферментов принимали изменение оптической плотности реакционной смеси за 1 мин в пересчете на 1 мг белка.

Определение протеолитической активности грибов проводили по методу Ансона (Bilay, 1982). Метод основан на способности белков и продуктов их ферментативного расщепления поглощать свет в УФ-области спектра (при $\lambda = 275–280$ нм). Удельную активность выражали в мкМ тирозина/(мг белка × ч).

Таблица 1. Штаммы исследуемых грибов

Вид	Штамм
Alternaria alternata (Fr.) Keissl.	BKM F-4817D
Aspergillus pseudonomiae Varga, Samson et Frisvad	BKM F-4818D
A. japonicus Saito	BKM F-4819D
“ ”	BKM F-4820D
A. tubingensis Mosseray	BKM F-4821D
“ ”	BKM F-4822D
“ ”	BKM F-4823D
A. niger Tieghem	BKM F-4824D
“ ”	BKM F-4825D
A. terreus Thom	BKM F-4826D
“ ”	BKM F-4827D
Aureobasidium melanogenum (Hermanides-Nijhof) Zalar, Gostincar et Gunde-Cim	BKM F-4828D
Cladosporium halotolerans Zalar, de Hoog et Gunde-Cim	BKM F-4829D
C. subuliforme Bensch, Crous et U. Braun	BKM F-4831D
C. tenuissimum Cooke	BKM F-4832D
Curvularia lunata (Wakker) Boedijn	BKM F-4833D
Fusarium oxysporum Schltdl.	BKM F-4834D
Nigrospora oryzae (Berk. et Broome) Petch	BKM F-4836D
Penicillium sclerotiorum J.F.H. Beyma	BKM F-4837D
Zasmidium citri-griseum (F.E. Fisher) U. Braun et Crous	BKM F-4830D

РЕЗУЛЬТАТЫ

Экзооксидоредуктазы мицелиальных грибов (каталаза и фенолоксидаза) способны принимать участие в биодеструкции полимерных материалов и изделий из них (Kasatova et al., 2017; Smirnov et al., 2020). В табл. 2 представлены результаты исследования активности каталазы и фенолоксидазы грибов, выделенных с поврежденных технических изделий.

Известно, что основным механизмом действия каталазы является разрушение пероксида водорода до воды и кислорода. Многие полимерные композиции в качестве ингредиентов содержат неорганические и органические перекиси, кроме того, пероксид водорода является одним из вторичных метаболитов грибов, который выделяется ими во внешнюю среду. Образующийся в результате действия каталазы кислород чрезвычайно реакционноактивен и способен окислять как органические соединения, так и металлы. Все это приводит к существенным изменениям структуры и состава материалов, т.е. к процессу их биодеградации (Shah, 2008; Anikina et al., 2016). Активность каталазы была обнаружена у 19 штаммов грибов из 20. Каталазная активность отсутствовала у гриба *Aspergillus pseudonomiae* BKM F-4818D. Максимальная каталазная активность была отмечена для грибов *Fusarium oxysporum* BKM F-4834D, *Aspergillus terreus* BKM F-4827D, *Aureobasidium melanogenum* BKM F-4828D и *Cladosporium subuliforme* BKM F-4831D.

Фенолоксидаза грибов играет важную роль в разрушении материалов на основе фенольных, фенолформальдегидных смол, фенопластов, материалов на основе древесины и др. Активность фенолоксидазы была обнаружена у 18 штаммов грибов из 20. У грибов *Fusarium oxysporum* BKM F-4834D и *Aureobasidium melanogenum* BKM F-4828D фенолоксидазная активность отсутствовала. Максимальная фенолоксидазная активность была отмечена для грибов *Cladosporium tenuissimum* BKM F-4832D и *Zasmidium citri-griseum* BKM F-4830D.

Как уже отмечалось выше, важная роль в биоповреждении многих полимерных материалов

Таблица 2. Активность каталазы и фенолоксидазы штаммов грибов, участвующих в биоповреждении технических изделий

Штаммы грибов	Активность каталазы, у.е.	Активность фенолоксидазы, у.е.
Alternaria alternata F-4817D	105.04	21.69
Aspergillus pseudonomiae F-4818D	0	23.75
A. japonicus F-4819D	123.14	39.27
A. japonicus F-4820D	198.02	25.46
A. tubingensis F-4821D	44.07	13.08
A. tubingensis F-4822D	61.97	18.33
A. tubingensis F-4823D	57.18	24.88
A. niger F-4824D	99.83	20.59
A. niger F-4825D	73.18	18.41
A. terreus F-4826D	153.84	22.20
A. terreus F-4827D	250.45	14.01
Aureobasidium melanogenum F-4828D	254.28	0
Cladosporium halotolerans F-4829D	38.95	15.12
C. subuliforme F-4831D	271.79	28.52
C. tenuissimum F-4832D	61.08	101.88
Curvularia lunata F-4833D	25.06	40.54
Fusarium oxysporum F-4834D	364.97	0
Nigrospora oryzae F-4836D	42.29	36.24
Penicillium sclerotiorum F-4837D	55.73	15.46
Zasmidium citri-griseum F-4830D	151.15	61.05

микромицетами принадлежит микробным экзопротеазам. Обладая широкой субстратной специфичностью, данные энзимы способны участвовать не только в деструкции материалов, содержащих амидную (пептидную) связь, но и в деструкции полиакриламидов и полиэфиров (Parvinzadeh et al., 2009; Parvinzadeh et al., 2013; Sanket et al., 2017). В работах подробно рассматривается механизм биодеструкции ряда полиамидов микробными протеазами. Авторами отмечается, что протеазы предпочтительно атакуют полиамидные связи в середине полимерных цепей и последовательно продуцируют концевые группы аминов и карбоновых кислот. Действие протеаз не ограничивается только поверхностью полимеров, они способны проникать внутрь волокна, вызывая потерю веса.

Таблица 3. Активность протеаз штаммов грибов, участвующих в биоповреждении технических изделий

Штаммы грибов	Активность протеазы, у.е.	
	щелочные протеазы	кислые протеазы
Alternaria alternata F-4817D	3.90	0
Aspergillus tubingensis F-4822D	0	9.70
Aureobasidium melanogenum F-4828D	0	22.35
Cladosporium subuliforme F-4831D	0	9.18
C. tenuissimum F-4832D	26.12	0
Curvularia lunata F-4833D	7.29	0
Fusarium oxysporum F-4834D	10.55	0
Zasmidium citri-griseum F-4830D	29.26	0

В табл. 3 представлены результаты исследований протеазной активности выделенных нами штаммов грибов-деструкторов.

Активность протеаз обнаружена у 8 штаммов из 20 исследованных грибов, из которых у 3 штаммов: *Aspergillus tubingensis* BKM F-4822D, *Aureobasidium melanogenum* BKM F-4828D, *Cladosporium subuliforme* BKM F-4831D обнаружены только кислые протеазы, у 5 штаммов – щелочные протеазы: *Alternaria alternata* BKM F-4817D, *Zasmidium citri-griseum* BKM F-4830D, *Cladosporium tenuissimum* BKM F-4832D, *Curvularia lunata* BKM F-4833D и *Fusarium oxysporum* BKM F-4834D.

Максимальная активность щелочных протеаз была отмечена у грибов *Zasmidium citri-griseum* штамм BKM F-4830D и *Cladosporium tenuissimum* BKM F-4832D, максимальная активность кислой протеазы у гриба *Aureobasidium melanogenum* BKM F-4828D.

Таблица 4. Действие биоцидов на каталазную активность грибов-деструкторов технических изделий

Штаммы грибов	Активность каталазы, у.е. (% к контролю)		
	Биор 1	Bioneutral A 101	Bioneutral A 10
Alternaria alternata F-4817D	22.49 (21.42)	76.47 (72.81)	10.77 (10.26)
Aspergillus pseudonomiae F-4818D	0	0	13.02
A. japonicus F-4819D	18.66 (15.15)	14.55 (11.81)	97.62 (79.27)
A. japonicus F-4820D	39.13 (19.76)	63.03 (31.83)	101.16 (51.08)
A. tubingensis F-4821D	9.60 (21.78)	27.47 (62.33)	50.24 (114.01)
A. tubingensis F-4822D	20.10 (32.43)	39.38 (63.55)	44.98 (72.59)
A. tubingensis F-4823D	12.61 (22.05)	72.20 (126.27)	55.13 (96.41)
A. niger F-4824D	0	7.26 (7.27)	35.25 (35.30)
A. niger F-4825D	10.36 (14.15)	0	27.54 (37.63)
A. terreus F-4826D	13.24 (8.61)	199.70 (129.81)	187.57 (121.93)
A. terreus F-4827D	30.39 (12.14)	217.17 (86.71)	228.31 (91.16)
Aureobasidium melanogenum F-4828D	5.38 (2.12)	41.08 (16.15)	123.57 (48.60)
Cladosporium halotolerans F-4829D	0	16.95 (43.51)	0
C. subuliforme F-4831D	1.49 (2.44)	0	11.98 (19.62)
C. tenuissimum F-4832D	0	90.32 (33.23)	24.27 (8.93)
Curvularia lunata F-4833D	0.91 (3.64)	0.52 (2.08)	8.33 (33.23)
Fusarium oxysporum F-4834D	6.16 (1.69)	218.34 (59.82)	186.94 (51.22)
Nigrospora oryzae F-4836D	6.48 (15.32)	0	0
Penicillium sclerotiorum F-4837D	12.48 (22.39)	19.40 (34.82)	18.32 (32.87)
Zasmidium citri-griseum F-4830D	0	0	5.69 (3.76)

Таким образом, наличие протеазной активности у исследуемых штаммов грибов позволяет считать их потенциально опасными для материалов и изделий из них, содержащих амидную связь.

Следует также отметить, что у всех грибов, у которых была обнаружена протеазная активность, также в определенной степени проявлялась и активность оксидоредуктаз, что позволяет предположить участие данных грибов в биодеструкции более широкого круга материалов, используемых в технических изделиях. В наших экспериментах, исходя из поставленной цели исследования, мы изучали общую активность вышеуказанных ферментов. Это весьма важно с точки зрения прикладной биохимии и микробиологии в плане оценки деструктивной активности микромицетов, рост которых обнаружен на технических изделиях в условиях Вьетнама.

Анализ биохимических экспериментов по оценке активности ферментов показывает, что каждый из штаммов грибов, выделенных с технических изделий, обладает своим, отличным от других, метаболизмом. Исходя из этого, можно предположить, что процессы биодеструкции конкретных материалов и изделий из них в определенной степени зависят и от состава микромицетов-деструкторов. Следовательно, и подбор средств защиты конкретных материалов должен осуществляться на основе учета особенностей метаболизма грибов – активных биодеструкторов.

Влияние ряда биоцидов на активность исследованных нами экзоферментов грибов (каталазы, фенолоксидазы, протеазы) было изучено в серии экспериментальных исследований. Использовали биоциды Биор-1, Bioneutral A10 и Bioneutral A101, широко применяющиеся как для внешней защиты изделий, так и входящие в состав различных материалов и технических изделий.

Результаты воздействия исследуемых биоцидов на активность каталазы и фенолоксидазы тест-культур грибов представлены в табл. 4 и 5. Контролем служил вариант экспериментов на среде без биоцидов (табл. 2). Процент активности фермента по отношению к контролю при введении в среду культивирования грибов того или иного биоцида указан в таблицах в скобках.

Результаты биохимических исследований показали, что все биоциды являются ингибиторами активности внеклеточной каталазы большинства штаммов грибов, выделенных с технических изделий. Для двух штаммов (*Aspergillus tubingensis* BKM F-4823D и *A. terreus* BKM F-4826D) отмечено повышение активности каталазы при воздействии биоцидов Bioneutral A10 и Bioneutral A101. Отдельно стоит отметить гриб *A. pseudonomiae* BKM F-4818D.

Таблица 5. Действие биоцидов на фенолоксидазную активность грибов-деструкторов технических изделий

Штаммы грибов	Активность фенолоксидазы, у.е. (% к контролю)		
	Биор-1	Bioneutral A101	Bioneutral A10
Alternaria alternata F-4817D	19.07 (87.91)	15.43 (71.13)	12.88 (59.35)
Aspergillus pseudonomiae F-4818D	20.88 (87.93)	14.40 (60.63)	15.11 (63.65)
A. japonicus F-4819D	25.83 (65.79)	20.79 (52.94)	30.03 (76.47)
A. japonicus F-4820D	6.19 (24.30)	8.91 (34.99)	7.03 (27.60)
A. tubingensis F-4821D	18.61 (142.24)	11.69 (89.33)	10.67 (81.57)
A. tubingensis F-4822D	24.95 (136.06)	19.69 (107.40)	17.25 (94.08)
A. tubingensis F-4823D	0.66 (2.67)	5.66 (22.75)	7.28 (29.26)
A. niger F-4824D	13.62 (66.12)	10.48 (50.91)	4.91 (23.86)
A. niger F-4825D	9.51 (51.64)	2.01 (10.91)	0.96 (5.22)
A. terreus F-4826D	9.38 (42.26)	3.21 (14.48)	11.18 (50.38)
A. terreus F-4827D	26.46 (188.86)	8.98 (64.06)	9.02 (64.36)
Aureobasidium melanogenum F-4828D	0	15.24 (100)	0
Cladosporium halotolerans F-4829D	4.46 (29.50)	9.07 (59.96)	9.13 (60.34)
C. subuliforme F-4831D	9.60 (33.66)	17.37 (60.89)	10.29 (36.06)
C. tenuissimum F-4832D	27.21 (26.70)	40.90 (40.15)	49.32 (48.41)
Curvularia lunata F-4833D	10.11 (24.95)	25.50 (62.90)	29.14 (71.89)
Fusarium oxysporum F-4834D	0	0	0
Nigrospora oryzae F-4836D	14.86 (41.00)	14.64 (40.40)	13.54 (37.37)
Penicillium sclerotiorum F-4837D	15.88 (102.76)	10.64 (68.84)	17.49 (113.17)
Zasmidium citri-griseum F-4830D	56.07 (91.83)	35.77 (58.60)	23.28 (38.14)

У данного штамма не была обнаружена каталазная активность в условиях контрольного эксперимента, однако, при введении биоцида Bioneutral A 10, этот фермент был обнаружен в культуральной среде и его активность составила 13.02 у.е.

Различия ответной реакции на воздействие биоцидов проявлялось на штаммовом уровне, показатели значительно различались даже внутри одного вида. Это еще раз подтверждает тот факт, что каждый из имеющихся грибов отличается своей спецификой метаболизма. В плане подавления каталазной активности грибов наиболее эффективным показал себя биоцид Биор-1. Данный препарат вызывал ингибирование каталазной активности ≥90% у 9 грибов из 20 исследованных.

Исследованные нами биоциды в меньшей степени подавляли фенолоксидазную активность исследованных тест-культур по сравнению с каталазной активностью (табл. 5).

Отмечено, что препарат Bioneutral A 101 увеличивал активность фенолоксидазы *Aspergillus tubingensis* BKM F-4822D, Bioneutral A 10 – *Penicillium sclerotiorum* BKM F-482237. Кроме того, показано, что *Aureobasidium melanogenum* BKM F-4828D, не обладающий фенолоксидазной активностью в контрольных условиях, проявил ее под воздействием Bioneutral A 101.

В табл. 6 представлены результаты исследования действия биоцидов Биор-1, Bioneutral A 101, Bioneutral A 10 на активность кислой и щелочной протеаз грибов. Контролем служил вариант экспериментов на среде без биоцидов (табл. 3).

Анализ экспериментальных данных показал, что все биоцидные препараты ингибировали кислые и щелочные протеазы. Исключение составляет действие препарата Биор-1 на ферментативную активность гриба *Aspergillus tubingensis* BKM F-4822D, которое привело к повышению активности кислой протеазы на 36.7%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что снижение ферментативной активности может происходить как в результате изменения структуры фермента, так и вследствие нарушения его синтеза (Bezborodov et al., 2008). На активность экстрацеллюлярных ферментов также могут повлиять изменения скорости их транспорта к местам секреции (Kasatova et al., 2017). В данной статье мы не рассматривали конкретные механизмы изменения ферментативной активности грибов. В задачи наших исследований входило обнаружение у грибов-деструкторов, выделенных в условиях Вьетнама, наличия оксидоредуктаз и гидролаз, способных участвовать в де-

Таблица 6. Действие биоцидов на протеазную активность грибов-деструкторов технических изделий

Штаммы грибов	Протеаза	Активность протеазы, у.е. (% к контролю)		
		Биор 1	Bioneutral A 101	Bioneutral A 10
Alternaria alternata F-4817D	щелочная	1.2 (30.77)	1.44 (36.92)	1.42 (36.41)
Aspergillus tubingensis F-4822D	кислая	13.26 (136.70)	7.32 (75.46)	6.71 (69.18)
Aureobasidium melanogenum F-4828D	кислая	15.06 (67.38)	8.73 (39.06)	3.64 (16.29)
Cladosporium subuliforme F-4831D	щелочная	5.11 (19.56)	7.04 (26.95)	4.89 (18.72)
C. tenuissimum F-4832D	щелочная	5.49 (59.80)	6.09 (66.34)	8.01 (82.25)
Curvularia lunata F-4833D	щелочная	2.93 (40.19)	3.44 (47.19)	4.32 (59.26)
Fusarium oxysporum F-4834D	щелочная	6.59 (62.46)	7.42 (70.33)	5.33 (50.52)
Zasmidium citri-griseum F-4830D	кислая	6.58 (22.49)	8.21 (28.06)	8.64 (29.79)

струкции материалов и изделий с последующим подбором ингибиторов активности данных энзимов для предотвращения процессов биоповреждений.

Механизм ингибирующего действия большинства соединений, исследуемых в качестве средств защиты материалов и изделий от микробиологических повреждений, недостаточно исследованы. Относительно данных биоцидов известно, что препарат Биор-1 – четвертичное аммониевое соединение и основной механизм его действия связан с нарушением проницаемости цитоплазматической мембраны в результате ее дезинтеграции, а именно с расслоением белково-липидного слоя. Тогда как производные тиазола, к которым относятся препараты Bioneutral A 10 и Bioneutral A 101, обладают электрофильной активностью и вступают в реакцию с белками микроорганизмов, содержащих тиольные группы, прерывая, таким образом, ряд метаболических процессов. Антимикробная активность бронопола, входящего в состав Bioneutral A 101, в основном обусловлена наличием в молекулах электронодефицитных атомов брома, которые проявляют окислительные свойства. Механизм антимикробного действия бронопола состоит из сшивания сульфогидрильных групп ферментов дегидрогеназ, в частности дегидрогеназ ЦТК.

Таким образом, полученные нами результаты расширили имеющиеся на сегодня представления о механизмах ингибирующего действия препаратов Биор-1, Bioneutral A 101, Bioneutral A 10 в плане возможности этих соединений подавлять экстрацеллюлярную каталазу, фенолоксидазу и протеазы микромицетов – активных деструкторов материалов и изделий, что, несомненно, имеет практическую значимость при разработке средств для целенаправленной и планомерной защиты материалов и изделий от биоповреждений.

Следует обратить внимание на отмеченный нами факт, что под действием ряда биоцидных соединений имело место не снижение, а увеличение активности экзоферментов (см. табл. 4, 5 и 6). Это также необходимо учитывать при защите материалов и изделий с помощью биоцидов. При недостаточной концентрации биоцида, не приводящей к полной гибели грибов-деструкторов, могут остаться наиболее устойчивые штаммы и стимулироваться активность экзоферментов. В результате такого неправильного подбора увеличение синтеза и активности агрессивных метаболитов грибов, участвующих в деструктивном процессе, может усугубить процесс биоповреждения материала этими микромицетами.

Результаты биохимических исследований, приведенные в данной статье, подтверждают сформулированное нами положение, что подбор биоцидных препаратов (средств защиты технических изделий от биоповреждений) должен носить индивидуальный характер, т.е. подавлять именно те агрессивные метаболиты, которые участвуют в биодеструкции конкретных материалов и изделий. В этом случае гриб не будет способен использовать в качестве источника питания определенный полимерный материал. Это обеспечит не только быстрый поиск и эффективность биозащиты, но и снизит экологическую нагрузку биоцидов на окружающую среду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Alyokhova T.A., Alexandrova A.A., Novozhilova T.B. et al. Monitoring of microorganisms-destructors on manned orbital complexes. Appl. Biochem. Microbiol. 2005. V. 41 (4). P. 435–443 (in Russ.).

Andreeva E.I. Methodical tests to determine the fungicidal activity of new compounds. Cherkassy, 1984 (in Russ.).

Anikina N.A., Smirnov V.F., Smirnova O.N. et al. Biological damages of paint coating systems caused by microfungus. Ecology and Industry of Russia. 2016. V. 20 (6). P. 26–29 (in Russ.). https://doi.org/10.18412/1816-0395-2016-6-26-29

Bezborodov A.M., Zagustina N.A., Popov V.O. Enzymatic processes in biotechnology. Nauka, Moscow, 2008 (in Russ.).

Bilay V.I. Methods of experimental mycology. Naukova Dumka, Kyiv, 1982 (in Russ.).

Cázares-García S.V., Vázquez-Garcidueñas M.S., Vázquez-Marrufo G. Structural and phylogenetic analysis of laccases from *Trichoderma*: A bioinformatic approach. PLoS One. 2013. V. 8 (1). e55295. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055295

Couto S.R., Toca-Herrera J.L. Industrial and biotechnological applications of laccases: a review. Biotechnol Adv. 2006. V. 5 (24). P. 500–513. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2006.04.003

Covino S., Stella N., Cajthaml T. Mycoremediation of organic pollutans: opportunities, and pitfalls. Fungal applications in sustainable environmental biotechnology. 2016. P. 185–213. https://doi.org/10.1007/978-3-319-42852-9_8

Eswayah A.S., Smith T.J., Gardiner P.H.E. Microbial transformations of selenium species of relevance to bioremediation. Appl. Environ. Microbiol. 2016. V. 82 (16). P. 4848–4859. https://doi.org/10.1128/AEM.00877-16

Flukey W.H., Ratcliff B., Lopez L. et al. Differentiation of fungal tyrosinases and laccasess using selective inhibitors and substrates. Appl. Environ. Microbiol. 2016. V. 82 (16). P. 4848–4859. https://doi.org/10.1021/bk-1995-0600.ch006

Kasatova E.S., Struchkova I.V., Anikina N.A. et al. The effect of a weak low-frequency electromagnetic field on the activity of extracellular oxidoreductases of *Trichoderma virens*. Mikologiya i fitopatologiya. 2017. V. 51. P. 99–103 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S0026365619010063

Li Y., Shellhorn H.E. New developments and novel therapeutic perspectives for vitamin C. J. Biomol. Tech. 2007. V. 18 (4). P. 185–187. https://doi.org/10.1093/jn/137.10.2171

Makarov I.O., Klyuev D.A., Smirnov V.F. et al. The effect of a low-frequency pulsed magnetic field and low-intensity laser radiation on the activity of oxidoreductases and the growth of micromycetes – active destructors of polymer materials. Microbiology. 2019. V. 88 (1). P. 83–90 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S0026365619010063

Parvinzadeh M., Assefipour R., Kiumarsi A. Biohydrolysis of nylon 6,6 fiber with different proteolytic enzymes. Polymer Degradation and Stability. 2009. V. 94 (8). P. 1197–1205. https://doi.org/10.1016/j.polymdegradstab.2009.04.017

Parvinzadeh M., Assefipour R., Kiumarsi A. et al. Enzymatic surface hydrolysis of polyamide 6,6 with mixtures of proteolytic and lipolytic enzymes. Preparative Biochemistry and Biotechnology. 2013. V. 43. P. 798–814. https://doi.org/10.1080/10826068.2013.805623

Pavlyukova E.B., Belozersky M.A., Dunaevsky Ya.E. Extracellular proteolytic enzymes of mycelial fungi (Review). Biochemistry. 1998. V. 63 (8). P. 1059–1089 (in Russ.).

Rao M.B., Tanksale A.M., Ghatge M.S. et al. Molecular and biotechnological aspects of microbial proteases. Microbiol. Mol. Biol. Rev. 1998. V. 62. P. 597–635.

Sanket J.J., Raeid M.M.A. Biodegradation of polyacrylamide and its derivatives. Environ. Process. 2017. V. 4. P. 463–476. https://doi.org/10.1007/s40710-017-0224-0

Shah A.A. Biological degradation of plastics: A comprehensive review. Biotechnol. Adv. 2008. V. 26. P. 246–265. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2007.12.005

Shamraychuk I.L., Belyakova G.A., Eremina I.M. et al. Proteolytic enzymes of fungi and their inhibitors as promising biocidal agents of antifungal action. Vestnik Moskovskogo universiteta Seriya 16. Biologiya. 2020. V. 75 (3). P. 123–130 (in Russ.).

Smirnov V.F., Smirnova O.N., Anikina N.A. et al. The effect of biocides on the content of organic acids in fungi – destructors of technical products operated in a tropical climate (Vietnam). Corrosion: materials, protection. 2020. V. 6. P. 39–48 (in Russ.). https://doi.org/10.31044/1813-7016-2020-0-6-39-48

Sukharevich V.I., Kuzikova I.L., Medvedeva N.G. Protection from bio-damage caused by fungi. SPb., 2009 (in Russ.).

Tsymbal O.A., Pankratov A.N., Tsivileva O.M. et al. On the question of the methodology for assessing the potential of fungicidal activity of edible fungi during the introduction of organic selenides. Uspekhi meditsinskoy mikologii. 2013. V. 11. P. 310–313 (in Russ.).

Zalepkina S.A., Smirnov V.F., Smirnova O.N. et al. Funigicidal effect of 2-selenyl-1-pyridine-1-oxide and its derivatives and their effect on the activity of oxidoreductases and the growth of Aspergillus oryzae. Mikologiya i fitopatologiya. 2018. V. 52 (4). P. 267–276 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S0026364818040050

Zamocky M., Furtmuller P., Obinger Ch. Two distinct groups of fungal catalase/peroxidases. Biochem. Soc. Trans. 2009. V. 37 (4). P. 772–777. https://doi.org/10.1042/BST0370772

Алехова Т.А., Александрова А.А., Новожилова Т.Б. и др. (Alekhova et al.) Мониторинг микроорганизмов-деструкторов на пилотируемых орбитальных комплексах // Прикладная биохимия и микробиология. 2005. Т. 41. № 4. С. 435–443.

Андреева Е.И. (Andreeva) Методические испытания по определению фунгицидной активности новых соединений. Черкассы: НИИТЭХИМ, 1984. 34 с.

Аникина Н.А., Смирнов В.Ф., Смирнова О.Н. и др. (Anikina et al.) Биоповреждение систем лакокрасочных покрытий, вызываемых микроскопическими грибами // Экология и промышленность России. 2016. Т. 20. № 6. С. 26–29.

Безбородов А.М., Загустина Н.А., Попов В.О. (Bezborodov et al.) Ферментативные процессы в биотехнологии. М.: Наука, 2008. 335 с.

Билай В.И. (Bilay) Методы экспериментальной микологии. Справочник под ред. *В.И. Билай*. Киев: Наукова думка, 1982. 552 с.

Залепкина С.А., Смирнов В.Ф., Смирнова О.Н. и др. (Zalepkina et al.) Фунигицидный эффект 2-селенил-1-пиридин-1-оксида и его производных и их действие на активность оксидоредуктаз и рост Aspergillus oryzae // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 4. С. 267–276.

Касатова Е.С., Стручкова И.В., Аникина Н.А. и др. (Kasatova et al.) Действие слабого низкочастотного электромагнитного поля на активность экстрацеллюлярных оксидоредуктаз Trichoderma virens // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. С. 99–103.

Макаров И.О., Клюев Д.А., Смирнов В.Ф. и др. (Makarov et al.) Действие низкочастотного импульсного маг-

нитного поля и низкоинтенсивного лазерного излучения на активность оксидоредуктаз и рост микромицетов – активных деструкторов полимерных материалов // Микробиология. 2019. Т. 88. № 1. С. 83–90.

Павлюкова Е.Б., Белозерский М.А., Дунаевский Я.Е. (Pavlyukova et al.) Внеклеточные протеолитические ферменты мицелиальных грибов (Обзор) // Биохимия. 1998. Т. 63. № 8. С. 1059–1089.

Смирнов В.Ф., Смирнова О.Н., Аникина Н.А. и др. (Smirnov et al.) Действие биоцидов на содержание органических кислот у грибов – деструкторов технических изделий, эксплуатируемых в условиях тропического климата (Вьетнам) // Коррозия: материалы, защита. 2020. № 6. С. 39–48.

Сухаревич В.И., Кузикова И.Л., Медведева Н.Г. (Sukharevich et al.) Защита от биоповреждений, вызываемых грибами. СПб.: ЭЛБИ-СПБ, 2009. 207 с.

Цымбал О.А., Панкратов А.Н., Цивилева О.М. и др. (Tsymbal et al.) К вопросу о методике оценки потенциала фунгицидной активности съедобных грибов при интродукции органических селенидов // Успехи медицинской микологии. 2013. Т. 11. С. 310–313.

Шамрайчук И.Л., Белякова Г.А., Еремина И.М. и др. (Shamraychuk et al.) Протеолитические ферменты грибов и их ингибиторы как перспективные биоцидные средства антифунгального действия // Вестн. Моск. ун-та. сер. 16. Биология. 2020. Т. 75. № 3. С. 123–130.

The Action of Biocides on the Activity of Some Extracellular Enzymes of Fungal Destructors of Technical Products Exploited under a Tropical Climate (Vietnam)

V. A. Karpov[a,#], V. F. Smirnov[b,##], O. N. Smirnova[b,###], N. A. Anikina[b,####], E. A. Zakharova[b,#####], A. Yu. Shishkin[b,######], A. E. Ivanova[a,c,#######], and T. A. Semenova[a,########]

[a]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[b]*Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia*

[c]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

[#]*e-mail: wtc-karpov@rambler.ru*

[##]*e-mail: biodeg@mail.ru*

[###]*e-mail: protectfun@mail.ru*

[####]*e-mail: undinaf@gmail.com*

[#####]*e-mail: zaharova64ea@mail.ru*

[######]*e-mail: uadshi@yandex.ru*

[#######]*e-mail: ivanovaane@gmail.com*

[########]*e-mail: tashino@mail.ru*

The activity of extracellular enzymes of 20 strains of microscopic fungi involved in the biodegradation of technical products exploited in a tropical climate (Vietnam) was studied. Catalase activity was detected in 19 strains, phenol oxidase activity in 18 strains and protease activity in 8 strains. The effect of industrial biocides on the activity of these enzymes has been studied. It has been established that the biocides Bior-1, Bioneutral A 10, Bioneutral A 101 are able to suppress the activity of various enzymes to varying degrees. All biocides inhibited the activity of extracellular catalase of most of the studied strains of fungi. The biocides studied by us suppressed the phenol oxidase and protease activity of the test cultures studied to a lesser extent compared with the catalase activity. The difference in the response to the effects of biocides was manifested at the strain level, the indicators differed significantly even within the same species. It is noted that in some cases, under the influence of biocides, an increase in the activity of enzymes occurs.

Keywords: biodegradation, biocides, enzyme activity, extracellular hydrolases, extracellular oxidoreductases, microscopic fungi

EDN: DOHXYT
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 194–206

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 633.1: 632.4

РАЗНООБРАЗИЕ ГРИБОВ РОДА *FUSARIUM* И ИХ МИКОТОКСИНОВ В ЗЕРНЕ ИЗ АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2022 г. О. П. Гаврилова[1,*], Т. Ю. Гагкаева[1,], А. С. Орина[1,***], Н. Н. Гогина[2,****]**

[1]*Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Санкт-Петербург, Россия*
[2]*Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт птицеводства, 141311 Сергиев Посад, Россия*
**e-mail: olgavrilova1@yandex.ru*
***e-mail: t.gagkaeva@mail.ru*
****e-mail: orina-alex@yandex.ru*
*****e-mail: n.n.gogina@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.01.2022 г.
После доработки 05.02.2022 г.
Принята к публикации 24.02.2022 г.

Приведена актуальная информация о встречаемости грибов рода *Fusarium* и содержании микотоксинов в зерне пшеницы, ячменя и овса, выращенных в Уральском и Сибирском федеральных округах в 2018–2019 гг. Микологический анализ зерна и видовая идентификация грибов выявили в микобиоте зерна не менее 16 видов рода *Fusarium*, среди которых наиболее часто встречались *Fusarium sporotrichioides*, *F. avenaceum*, *F. poae* и *F. anguioides*: их доли в составе фузариевых грибов составляли 31, 20, 19 и 13% соответственно. Установлена массовая встречаемость *F. graminearum*, продуцирующего микотоксин дезоксиниваленол в зерне как из Уральского, так и из Сибирского федеральных округов. Выявлены новые географические точки редких для азиатской территории России видов *F. langsethiae* (Курганская обл.), *F. sibiricum* (Кемеровская обл.), которые являются активными продуцентами трихотеценовых микотоксинов группы А, а также *F. globosum* (Алтайский край, Омская обл.) – продуцента фумонизинов. Установлено, что разнообразие видов рода *Fusarium*, встречающихся в зерне пшеницы и ячменя, было выше, чем в зерне овса. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии в сочетании с масс-спектрометрией проанализировали содержание в образцах зерна 19 микотоксинов, продуцируемых видами рода *Fusarium*. Наибольшее разнообразие фузариотоксинов выявлено в пшенице (максимально 12 микотоксинов) по сравнению с овсом (9) и ячменем (8). Частота встречаемости Т-2 и НТ-2 токсинов, дезоксиниваленола, ниваленола, монилиформина и боверицина по сравнению с другими микотоксинами в образцах зерна была выше, но их содержание значительно варьировало в зависимости от погодных условий вегетационного периода и вида зерновой культуры. Среднее содержание дезоксиниваленола (максимум – 375 мкг/кг) в зерне пшеницы в 5 раз превышало его среднее содержание в зерне ячменя, а в зерне овса этот микотоксин не обнаружен. Типичным для образцов зерна ячменя и овса являлось их загрязнение Т-2 и НТ-токсинами (максимумы – 2652 мкг/кг и 481 мкг/кг), а также боверицином (максимум – 49 мкг/кг). Содержание монилиформина (максимум – 50 мкг/кг) в зерне трех культур было сходным.

Ключевые слова: зерновые культуры, распространение, Сибирь, Урал, фузариотоксины, *Fusarium*
DOI: 10.31857/S0026364822030035

ВВЕДЕНИЕ

Грибы рода *Fusarium* Link – это многочисленная группа чрезвычайно разнообразных организмов, одни из которых широко распространены, а другие являются эндемичными и выявлены только в узколокальных местообитаниях (O'Donnell et al., 2015). Идентификация грибов рода *Fusarium* представляет значительную сложность из-за широкой вариабельности их морфологических признаков и отсутствия четких границ между видами. В России на зерновых культурах встречаются десятки видов грибов рода *Fusarium*, характеризующихся широким диапазоном свойств (от эндофитов до патогенов), которые способны продуцировать как биологически активные вещества, защищающие растения, так и микотоксины, опасные для организмов (Gagkaeva et al., 2014).

Токсинообразование у грибов рода *Fusarium* имеет четко выраженный видоспецифичный характер (Thrane et al., 2004), что позволяет прогнозировать, какие именно микотоксины могут накапливаться в зерне при его колонизации грибами. Грибы рода *Fusarium* образуют разнообразные токсичные вторичные метаболиты, среди которых наиболее известны трихотеценовые микотоксины. Среди них, Т-2 и НТ-2 токсины, Т-2 триол, неосо-

ланиол (НЕО), диацетоксисцирпенол (ДАС) относятся к трихотеценовым микотоксинам группы А, а дезоксиниваленол (ДОН), его ацетилированные производные 3-ацетил-ДОН (3-АцДОН), 15-ацетил-ДОН (15-АцДОН), ДОН-3-глюкозид (ДОН-3-гл), ниваленол (НИВ) и его ацетилированное производное фузаренон-Х – к трихотеценовым микотоксинам группы Б. Зеараленон (ЗЕН) и его производные (α- и β-зеараленолы), фумонизины, монилиформин (МОН) и боверицин (БОВ) также являются микотоксинами, продуцируемыми фузариевыми грибами. Негативный эффект воздействия большинства микотоксинов при их попадании в организм человека или животного, регуляция их синтеза, токсичность, взаимодействие и способы детоксикации постоянно изучаются (McCormick et al., 2011; Berthiller et al., 2013; Karlovsky et al., 2016; Foroud et al., 2019; Fremy et al., 2019).

Мониторинговые исследования контаминации зерна грибами и микотоксинами обычно проводятся по проценту зараженных зерновок тем или иным таксоном и, реже по содержанию в зерне официально регламентируемых нормативными документами фузариотоксинов. Разнообразие и частота встречаемости видов грибов в значительной степени зависят от эколого-климатических особенностей региона и меняются при изменении факторов среды обитания организмов. Предыдущие исследования зараженности зерновых культур, выращенных в Уральском и Сибирском федеральных округах (ФО), выявили высокую встречаемость грибов рода *Fusarium* в микобиоте зерна, среди которых наиболее распространенными являлись виды *Fusarium sporotrichioides* Sherb., *F. avenaceum* (Fr.) Sacc., а также *F. poae* (Peck) Wollenw. (Ivashchenko et al., 2000; Ivashchenko, Shipilova, 2004; Gagkaeva et al., 2009; Gorobey, Ashmarina, 2009; Urazbakhtina, Khairullin, 2012; Piryazeva et al., 2016; Litovka, 2017; Toropova et al., 2019; Gagkaeva et al., 2019a; Gavrilova et al., 2020). Анализ содержания фузариотоксинов в образцах зерна пшеницы, ячменя и овса, выращенных в разных областях Уральского и Сибирского ФО (Kononenko, Burkin, 2009; Kononenko et al., 2018, 2020; Gagkaeva et al., 2019a; Gavrilova et al., 2020; Kiseleva et al., 2021), показал, что их количество, в том числе Т-2 токсина и ДОН, могло многократно превышать максимально допустимые уровни.

Несмотря на генетически детерминированную способность организма продуцировать тот или иной микотоксин, ее реализация также в большой степени зависит от конкретных условий среды. Наблюдаемое в последние годы изменение климата оказывает непосредственное влияние на распространение и видовой состав фитопатогенных грибов, в том числе токсинопродуцирующих (Levitin, 2015; Juroszek et al., 2020; Perrone et al., 2020). В определенном регионе в микобиоте зерновых культур может происходить как смена доминирующих, так и появление ранее нетипичных видов грибов.

Цель исследования – выявление видового состава грибов рода *Fusarium* и продуцируемых ими микотоксинов в зерне пшеницы, ячменя и овса, выращенных на азиатской территории России, а также определение факторов, влияющих на контаминацию зерна грибами и микотоксинами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализировали 137 средних образцов зерна урожая 2018–2019 гг., собранных в разных областях Сибирского ФО (76 образцов из Алтайского края, Кемеровской, Новосибирской и Омской обл.) и Уральского ФО (61 образец из Курганской, Свердловской, Тюменской и Челябинской обл.), включая 74 образца пшеницы, 47 – ячменя и 16 – овса.

Для оценки зараженности зерна грибами и выявления видового состава микромицетов из каждого образца отбирали 100–200 зерен. Поверхность зерен стерилизовали 5%-м раствором гипохлорита натрия в течение 3 мин, после их отмывали стерильной водой. В ламинарном боксе зерна раскладывали в чашки Петри на поверхность картофельно-сахарозной агаризованной среды (КСА), в которую предварительно вносили растворы антибиотиков и детергента Triton X-100.

Через 7–14 суток инкубирования чашек Петри в темноте при 24°С проводили учет числа колоний грибов, выросших из зерен. Видовую принадлежность устанавливали по сумме макро- и микроморфологических признаков с использованием специализированной литературы (Gerlach, Nirenberg, 1982; Aoki, Nirenberg, 1999; Torp, Nirenberg, 2004; Yli-Mattila et al., 2011).

Зараженность зерна определенным таксоном рассчитывали как число зерен, из которых были выделены грибы данного таксона, к общему числу анализируемых зерен, выраженное в процентах. Долю конкретного вида выражали как процентное отношение числа изолятов данного таксона ко всем выделенным грибам рода.

Зерно из каждого образца (20 г) гомогенизировали в стерильных контейнерах на мельнице Tube Mill Control (IKA, Германия) и замораживали при –20°С до последующей экстракции микотоксинов.

Экстракцию вторичных метаболитов проводили раствором ацетонитрил : вода : уксусная кислота (79 : 20 : 1). К 5 г навески зерновой муки добавляли 20 мл раствора и встряхивали на роторном шейкере PSU-20 (Biosan, Латвия) в течение 90 мин. Затем экстракт центрифугировали 2 мин при 3000 об/мин на центрифуге ЦЛн-16 (Поликом, Россия). Без какой-либо очистки 500 мкл полученного экстракта переносили в стеклянные виалы и разводили смесью ацетонитрил : вода : уксус-

Таблица 1. Параметры ВЭЖХ-МС/МС метода анализа содержания фузариотоксинов в зерне

Микотоксин	Время удерживания в колонке, мин	Погрешность метода (±), %	Диапазон пределов количественного обнаружения, мкг/кг	Предел детекции*, мкг/кг
Т-2 токсин	10.3	5.0	5.23–193.6	3.3
НТ-2 токсин	9.8	8.2	3.48–129.2	2.7
Т-2 триол	10.0	7.4	7.26–268.8	3.2
Неосоланиол	7.55	5.8	2.36–88.0	2.0
Диацетоксисцирпенол	9.00	7.4	2.9–107.8	1.9
Ниваленол	5.4	6.0	8.7–323.4	7.5
Фузаренон Х	6.2	6.4	9.7–325.0	8.6
Дезоксиниваленол	5.8	5.0	5.8–215.2	4.9
3-ацетил-дезоксиниваленол	6.7	6.4	11.8–437.4	10.0
15-ацетил-дезоксиниваленол	8.26	5.6	34.9–1293.0	29.8
Дезоксиниваленол-3-глюкозид	5.83	9.8	4.84–162.0	4.0
Зеараленон	9.4	5.0	1.1–40.8	0.8
α-зеараленол	9.2	6.9	2.43–90.0	1.9
β-зеараленол	8.7	6.9	2.43–90.0	1.8
Боверицин	15.8	7.7	3.55–131.6	1.9
Монилиформин	3.84	7.7	6.50–240.2	3.1
Фумонизин В1	9.2	5.0	9.76–361.4	8.7
Фумонизин В2	10.5	7.9	5.95–220.2	3.2
Фумонизин В3	9.8	6.8	5.85–216.4	3.2

Примечание. *В “чистом” растворе ацетонитрил : вода : уксусная кислота (49.5 : 49.5 : 1).

ная кислота (20 : 79 : 1) в соотношении 1 : 1. Затем виалы запечатывали и встряхивали в течение 30 с на Vortex Genius3 (IKA, Германия). Отбор 5 мкл экстракта для анализа проводили автоматическим автосамплером Agilent (Agilent Technologies, Германия).

Детектирование и количественное определение микотоксинов выполняли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии в сочетании с масс-спектрометрией (ВЭЖХ-МС/МС) на комплексе оборудования, состоящего из масс-спектрометра AB SCIEX Triple Quad™ 5500 (Applied Biosystems, США), оснащенном источником ионизации с электрораспылением TurboV (ESI) и системой ВЭЖХ 1290 Agilent Infinity (Agilent Technologies, Германия). Хроматографическое разделение проводили при 25°С на колонке Gemini® C18, 150 × 4.6 мм (Phenomenex, США). Валидацию методики для изучения восстановления аналитов при анализе различных матриц (пшеница, ячмень, овес) и количественный анализ содержания микотоксинов проводили согласно общепринятым руководствам (Sulyok et al., 2006; Malachová et al., 2014). В экстрактах анализировали содержание 19 микотоксинов, образуемых грибами рода *Fusarium*: Т-2 и НТ-2 токсинов, Т-2 триола, НЕО, ДАС, ДОН, 3-АцДОН, 15-АцДОН, ДОН-3-гл, НИВ, фузаренон-Х, ЗЕН, α- и β-зеараленолов, МОН, БОВ и фумонизинов В1, В2 и В3 (табл. 1). Степень извлечения микотоксинов составляла от 79 до 105%.

Статистическую обработку результатов (расчет средних значений и доверительных интервалов при уровне значимости $p < 0.05$) проводили в программе Microsoft Excel 2010. Проверка статистической значимости разницы между средними анализированных показателей с помощью дисперсионного анализа (различия считали достоверными при $p < 0.05$), корреляционный анализ связей между количественными признаками [расчет коэффициента Пирсона (r)] и многофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) были выполнены в программе Statistica 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зараженность зерна грибами рода *Fusarium*, их видовой состав. Микологический анализ зерна выявил наличие грибов рода *Fusarium* в 80% образцов урожая 2018 г. и 71% образцов урожая 2019 г. из Уральского ФО. В образцах зерна из Сибирского ФО эти грибы встречались чаще – в 87% образцов в 2018 г. и 91% образцов в 2019 г.

Средняя зараженность фузариевыми грибами была невысокой и составила для образцов зерна из Уральского ФО 8.3% в 2018 г. и 3.6% в 2019 г.,

а для образцов зерна из Сибирского ФО – 6.8% в 2018 г. и 5.1% в 2019 г. Максимальная зараженность зерна в 2018 г. достигала 47% (ячмень, Свердловская обл.), а в 2019 г. – 19% (пшеница, Кемеровская обл.).

Всего из проанализированных образцов зерна за два года исследований выделено 899 изолятов грибов рода *Fusarium*. Их идентификация по сумме морфолого-культуральных признаков позволила установить присутствие в зерне не менее 16 видов фузариевых грибов: *F. acuminatum* Ellis et Everh., *F. anguioides* Sherb., *F. avenaceum*, *F. chlamydosporum* Wollenw. et Reinking, *F. equiseti* (Corda) Sacc., *F. globosum* Rheeder, Marasas et P.E. Nelson, *F. graminearum* Schwabe, *F. heterosporum* Nees et T. Nees, *F. incarnatum* (Desm.) Sacc., *F. langsethiae* Torp et Nirenberg, *F. oxysporum* Schltdl., *F. poae*, *F. sibiricum* Gagkaeva, Burkin, Kononenko, Gavrilova, O'Donnell, T. Aoki et Yli-Mattila, *F. sporotrichioides*, *F. torulosum* (Berk. et M.A. Curtis) Nirenberg и *F. tricinctum* (Corda) Sacc. Видовую принадлежность 32 изолятов по морфологическим характеристикам определить не удалось.

Число видов фузариевых грибов, выделенных из образцов зерна, полученных из двух анализированных ФО в 2018 г., оказалось одинаковым – 10. В 2019 г. разнообразие видов в образцах зерна из Сибирского ФО было существенно выше (12 видов), чем из Уральского ФО (7 видов). Шесть видов грибов *Fusarium* – *F. anguioides*, *F. avenaceum*, *F. poae*, *F. incarnatum*, *F. sporotrichioides* и *F. tricinctum* – ежегодно встречались в зерне из обоих регионов. Высокоагрессивный патоген *F. graminearum* встречался существенно реже. Особый интерес представляют массовое выявление *F. langsethiae* в составе микобиоты образцов зерна из Уральского ФО (впервые в 2018 г. этот гриб найден в зерне пшеницы и овса из Свердловской обл., а в 2019 г. – в зерне овса из Курганской обл.), а также единичное обнаружение в образцах из Сибирского ФО *F. globosum* (впервые в 2018 г. в зерне пшеницы из Алтайского края и в 2019 г. в зерне ячменя из Омской обл.) и *F. sibiricum* (впервые в 2019 г. в зерне овса из Кемеровской обл.).

Разнообразие видов грибов *Fusarium* в зерне пшеницы и ячменя было выше, чем в овсе (табл. 2). В микобиоте зерна пшеницы и ячменя превалировали виды *F. anguioides* (доля вида в составе *Fusarium* spp. составила 18–41%), *F. avenaceum* (17–37%) и *F. sporotrichioides* (16–55%). Доминирующими видами в микобиоте зерна овса, как правило, являлись *F. poae* (доля вида в составе *Fusarium* spp. составила 35–70%) и *F. sporotrichioides* (17–41%). Однако в 2019 г. в образцах из Уральского ФО также часто встречался *F. langsethiae* (24–27%).

Содержание фузариотоксинов в зерне. Доля образцов, не содержащих в зерне ни одного из 19 изученных фузариотоксинов, составляла 23% в 2018 г. и 29% в 2019 г. Большинство образцов урожая 2018 г. (63%) содержали в зерне от одного до трех микотоксинов, в зерне остальных 14% образцов выявлена совместная встречаемость четырех – шести микотоксинов. В 2019 г. ситуация была сходной: 58% образов зерна были загрязнены одним–тремя микотоксинами, 9% – четырьмя. Пять микотоксинов выявлены в одном образце зерна пшеницы (Кемеровская обл.) и 7 микотоксинов в образце зерна овса (Тюменская обл.).

В анализированных образцах зерна не выявлены микотоксины: 3-АцДОН, фумонизины B1, B2 и B3, α- и β-зеараленолы, фузаренон-X. Микотоксины Т-2 триол, НЕО, ДАС, 15-АцДОН, ДОН-3-гл и ЗЕН, как правило, встречались в зерне в единичных или редких случаях (не более 10% образцов выборки). Частота обнаружения в зерне Т-2 и НТ-2 токсинов, ДОН, НИВ, МОН и БОВ варьировала, в зависимости от географического происхождения образцов, погодных условий вегетационного периода и вида зерновой культуры (табл. 3, 4).

Одновременное присутствие в зерне НТ-2 токсина и БОВ установлено чаще остальных комбинаций микотоксинов (в 51% образцов зерна, загрязненных двумя и более микотоксинами). Микотоксин ДОН-3-гл встречался только в тех образцах, где был выявлен исходный метаболит ДОН, а в ситуации с НТ-2 токсином – производным Т-2 токсина, – такой четкой связи не наблюдалось. Только в 19% анализированных образцов зерна обнаружено совместное присутствие этих двух микотоксинов, в то же время, еще в 40% образцов выявлен только НТ-2 токсин, а еще в двух образцах только Т-2 токсин.

По спектру обнаруженных в зерне фузариотоксинов образцы зерна из Уральского и Сибирского ФО были сходными. Из трех исследованных зерновых культур наибольшее разнообразие фузариотоксинов выявлено в пшенице (максимально 12 микотоксинов), по сравнению с овсом (9) и ячменем (8).

Выявление связей между зараженностью зерна грибами рода *Fusarium* и содержанием микотоксинов. Специфический характер токсинообразования для разных видов грибов рода *Fusarium* еще раз продемонстрирован с помощью результатов корреляционного анализа. Ожидаемо высокая достоверная положительная связь между содержанием ДОН и его производным (ДОН-3-гл) и зараженностью зерна выявлена только в случае *F. graminearum* ($r = 0.60$ и $r = 0.31$, $p < 0.001$). Основным продуцентом МОН в зерне являлся *F. avenaceum* ($r = 0.31$, $p < 0.001$), в то время как связи между зараженностью зерна близкородственными ему видами *F. anguioides* и *F. tricinctum* и содержанием МОН не выявлено, несмотря на их способность продуцировать этот микотоксин. Положительная связь между зараженностью зерна *F. poae* и содержанием его основного микотоксина НИВ в зерне также была достоверной – $r = 0.32$, $p < 0.001$.

Таблица 2. Зараженность грибами рода *Fusarium* зерна пшеницы, ячменя и овса из Уральского и Сибирского федеральных округов

Федеральный округ	Год урожая	Пшеница		Ячмень		Овес	
		Средняя зараженность зерна (диапазон), %	Число выявленных видов* (доли доминирующих)	Средняя зараженность зерна (диапазон), %	Число выявленных видов (доли доминирующих)	Средняя зараженность зерна (диапазон), %	Число выявленных видов (доли доминирующих)
Уральский	2018	7.1 (0–31)	10 (*Fusarium sporotrichioides* – 27%, *F. poae* – 26%, *F. anguioides* – 19%)	10.7 (0–47)	8 (*F. sporotrichioides* – 55%, *F. avenaceum* – 17%)	10.4 (2–27)	6 (*F. poae* – 56%, *F. sporotrichioides* – 21%)
	2019	2.9 (0–13)	6 (*F. anguioides* – 41%, *F. sporotrichioides* – 24%, *F. poae* – 21%)	2.4 (0–8)	4 (*F. langsethiae* – 24%, *F. poae* – 18%, *F. sporotrichioides* – 18%)	7.5 (3–11)	3 (*F. poae* – 70%, *F. langsethiae* – 27%)
Сибирский	2018	7.6 (0–23)	10 (*F. avenaceum* – 32%, *F. sporotrichioides* – 26%, *F. anguioides* – 18%)	8.1 (0–30)	8 (*F. sporotrichioides* – 49%, *F. avenaceum* – 20%)	3.4 (0–11)	6 (*F. sporotrichioides* – 41%, *F. poae* – 35%)
	2019	4.6 (0–19)	8 (*F. avenaceum* – 37%, *F. sporotrichioides* – 16%, *F. poae* – 15%)	5.2 (0–10)	10 (*F. poae* – 28%, *F. avenaceum* – 26%, *F. sporotrichioides* – 13%)	9.0 (7; 11)	5 (*F. poae* – 67%, *F. sporotrichioides* –17%)

Примечание. *Без учета неидентифицированных изолятов *Fusarium* spp.

Таблица 3. Встречаемость выявленных фузариотоксинов в зерне из Уральского и Сибирского федеральных округов

Федеральный округ	Год урожая (число образцов)	Частота встречаемости микотоксинов грибов рода *Fusarium* в зерне		
		единично (количество, мкг/кг)	редко	массово
			(процент загрязненных образцов; диапазон количества, мкг/кг)	
Уральский	2018 (40)	ДАС (5), 15-АцДОН (21), ЗЕН (2)	НЕО (8%; 3–15); ДОН-3-гл (5%; 21 и 34)	НТ-2 (57.5%; 6–481), БОВ (40%; 4–49), Т-2 (27.5%; 6–2652), ДОН (20%; 7–39), НИВ (20%; 10–194), Т-2 триол (12.5%; 11–60), МОН (10%; 7–50)
	2019 (21)	Т-2 триол (8), ДАС (3), НЕО (13), ЗЕН (12)	ДОН (9.5%; 137 и 235); ДОН-3-гл (7%; 11 и 31)	НТ-2 (38%; 9–131), НИВ (33.3%; 9–72), БОВ (28.6%; 4–15), МОН (19%; 7–39), Т-2 (19%; 5–108)
Сибирский	2018 (42)	Т-2 триол (15)	ДОН-3-гл (7%; 8–27); МОН (5%; 30 и 32)	НТ-2 (51%; 5–146), БОВ (44%; 4–21), ДОН (34%; 10–375), Т-2 (19.5%; 5–29), НИВ (12.2%; 15–176)
	2019 (34)	–	ДОН (6%; 14 и 46); ДОН-3-гл (6%; 15 и 25)	НТ-2 (41%; 7–32), МОН (29.4%; 5–50), Т-2 (14.7%; 4–15), НИВ (14.7%; 9–15), БОВ (14.7%; 4–37)

Таблица 4. Контаминация фузариотоксинами зерна пшеницы, ячменя и овса из Уральского и Сибирского федеральных округов

Федеральный округ	Зерновая культура	Год урожая (число образцов)	Процент загрязненных образцов; максимальное выявленное количество микотоксина, мкг/кг					
			Т-2 токсин	НТ-2 токсин	ДОН	НИВ	МОН	БОВ
Уральский	пшеница	2018 (20)	10%; 19	45%; 148	25%; 309	15%; 120	5%; 23	30%; 49
		2019 (10)	10%; 6	40%; 43	20%; 235	20%; 17	30%; 39	0
	ячмень	2018 (15)	40%; 2652	60%; 481	20%; 44	27%; 194	13%; 50	47%; 31
		2019 (7)	14%; 12	29%; 34	0	29%; 72	14%; 16	29%; 10
	овес	2018 (5)	60%; 63	100%; 109	0	40%; 111	20%; 17	60%; 36
		2019 (4)	50%; 108	50%; 131	0	75%; 14	0	100%; 15
Сибирский	пшеница	2018 (21)	0	38%; 40	19%; 375	5%; 20	5%; 32	38%; 11
		2019 (23)	0	26%; 24	9%; 46	13%; 13	30%; 33	4%; 4
	ячмень	2018 (16)	44%; 29	81%; 146	63%; 82	13%; 40	0	50%; 21
		2019 (9)	33%; 15	78%; 32	0	11%; 15	33%; 50	22%; 5
	овес	2018 (5)	20%; 11	0	0	40%; 176	20%; 30	40%; 17
		2019 (2)	100%; 14	50%; 9	0	50%; 9	0	100%; 37

Поиск связей между содержанием Т-2 токсина и родственных ему метаболитов с зараженностью грибами *F. sporotrichioides* и *F. langsethiae*, которые были массово выявлены в образцах зерна, показал наличие достоверной положительной связи между зараженностью зерна *F. langsethiae* и содержанием НТ-2 токсина ($r = 0.26$, $p = 0.002$) и НЕО ($r = 0.62$, $p < 0.001$), а также зараженностью зерна *F. sporotrichioides* и Т-2 триолом ($r = 0.27$, $p = 0.002$).

Интересно, что содержание редко анализируемого микотоксина БОВ достоверно, но в разной степени коррелировало с зараженностью зерна разными видами фузариевых грибов – *F. langsethiae* ($r = 0.27$, $p = 0.002$), *F. poae* ($r = 0.73$, $p < 0.001$), *F. sporotrichioides* ($r = 0.25$, $p = 0.003$) и *F. tricinctum* ($r = 0.38$, $p < 0.001$).

Влияние географического происхождения образцов, погодных условий вегетационного периода и вида зерновой культуры на контаминацию зерна грибами и микотоксинами. Результаты многофакторного дисперсионного анализа показали, что географическое происхождение образцов зерна не оказывало существенного влияния ни на его зараженность доминирующими в составе микобиоты

видами грибов рода *Fusarium*, ни на содержание выявленных в зерне фузариотоксинов. Два других фактора – погодные условия вегетационного периода и вид зерновой культуры – оказались в разной степени значимыми для выявленных показателей фузариоза зерна.

Установлено, что погодные условия вегетационного периода, сложившиеся в годы сбора образцов, влияли на зараженность зерна видами *F. graminearum* ($p = 0.013$) и *F. sporotrichioides* ($p = 0.003$). В оба года сбора образцов средняя температура в летний период была сходной как в Уральском ФО (17.5 в 2018 г. и 17.5°C в 2019 г.), так и в Сибирском ФО (18.1 и 18.6°C), но при этом количество осадков в этих регионах в 2019 г. было существенно выше – в среднем на 11–17 мм по сравнению с показателями предыдущего года. В 2018 г. *F. graminearum* выявлен в 18% изученных образцов (максимальная зараженность зерна составила 5%) в отличие от единичной находки этого патогена в 2019 г. в зерне пшеницы из Кемеровской обл. Частота встречаемости *F. sporotrichioides* в 2019 г. также была в 7 раз ниже по сравнению с 2018 г.

Кроме того, вид зерновой культуры оказывал существенное влияние на зараженность зерна *F. sporotrichioides* ($p < 0.001$), *F. avenaceum* ($p = 0.0018$) и близкородственными ему *F. anguioides* ($p < 0.001$) и *F. tricinctum* ($p = 0.0015$). Зараженность зерна пшеницы *F. sporotrichioides* превышала этот показатель для овса и ячменя в 2.5 раза. В то же время установлено, что зерно ячменя было в 2 раза выше заражено *F. tricinctum* по сравнению с пшеницей и овсом. Зерно овса характеризовалось наименьшей зараженностью зерна *F. avenaceum* (в два раза) и *F. anguioides* (в 5.8–8.6 раза), по сравнению с зараженностью этими видами зерна двух других культур. Несмотря на то, что средняя зараженность зерна овса *F. poae* превышала этот показатель для пшеницы и ячменя в 5 раз, статистически достоверных различий между культурами не выявлено.

В отношении содержания микотоксинов, продуцируемых фузариевыми грибами, достоверное влияние погодных условий в годы сбора образцов выявлено только для МОН ($p = 0.04$) и БОВ ($p = 0.048$), в отличие от других часто выявляемых в зерне вторичных метаболитов. В 2018 г. МОН выявлен в 7% образцов зерна, что существенно ниже показателя 2019 г. – 25% загрязненных образцов. Ситуация с БОВ была противоположной: в 2019 г. число образцов, где выявлен этот микотоксин составило 20%, что в два раза меньше по сравнению с 2018 г. (41%).

Вид зерновой культуры оказывал существенное влияние на содержание микотоксинов в зерне ($p = 0.0018–0.017$). Зерно пшеницы было значительно реже контаминировано Т-2 токсином (4% образцов за два года), НТ-2 токсином (35%), НИВ (11%) и БОВ (20%), и их содержание было ниже по сравнению с другими культурами. В то же время в зерне 18% образцов пшеницы, как и 28% образцов ячменя, выявлен ДОН, но его среднее содержание в пшенице составило 124 ± 34 мкг/кг, что в 5 раз выше его среднего содержания в ячмене. Другой трихотеценовый микотоксин группы Б – НИВ в 3–5 раз чаще встречался в образцах овса (50%) по сравнению с ячменем и пшеницей; его средние количества в зерне разных культур составляли от 30 ± 13 до 65 ± 22 мкг/кг. Наиболее типичной контаминацией зерна образцов ячменя и овса являлось их загрязнение Т-2 токсином (среднее содержание в 50% образцах овса – 28 ± 13 мкг/кг, в 36% образцов ячменя – 14 ± 2 мкг/кг) и НТ-токсином (среднее содержание в 50% образцах овса – 40 ± 17 мкг/кг, в 66% образцов ячменя – 46 ± 16 мкг/кг), а также БОВ (среднее содержание в 69% образцов овса – 18 ± 3 мкг/кг, в 40% образцов ячменя – 8 ± 2 мкг/кг). Встречаемость и содержание МОН в зерне трех культур были сходными. Этот микотоксин был обнаружен в 15% образцов пшеницы (среднее количество из выявленных составило 19 ± ± 4 мкг/кг), и в 13% образцов как ячменя (25 ± ± 8 мкг/кг), так и овса (23 ± 6 мкг/кг).

ОБСУЖДЕНИЕ

Микологический анализ зерна выявил наличие грибов рода *Fusarium* в 84% образцов зерна, собранных в Уральском и Сибирском ФО в 2018–2019 гг. В составе микобиоты зерна идентифицировано не менее 16 видов грибов рода *Fusarium*, из которых доминирующими видами являлись три: *F. sporotrichioides*, *F. avenaceum* и *F. poae*. В ранее опубликованных данных мониторинга заражения фузариевыми грибами зерновых культур в азиатской части России (Ivashchenko et al., 2000; Ivashchenko, Shipilova, 2004; Piryazeva et al., 2016; Litovka, 2017; Toropova et al., 2019) также отмечали превалирование именно этих видов. Кроме них, в зерне пшеницы часто встречался *F. anguioides* морфологически сходный с *F. avenaceum* (Gerlach, Nirenberg, 1982; Yli-Mattila et al., 2018), а в зерне ячменя и овса – *F. langsethiae*, появление которого на азиатской территории России отмечено недавно (Yli-Mattila et al., 2015; Gavrilova et al., 2020).

Представители видов *F. sporotrichioides*, *F. langsethiae* и *F. sibiricum* образуют трихотеценовые микотоксины группы А, из которых первостепенное значение имеют Т-2 и НТ-2 токсины (Thrane et al., 2004; Kokkonen et al., 2010; Yli-Mattila et al., 2011; Lattanzio et al., 2013). Т-2 токсин быстро метаболизируется в НТ-2 токсин и токсичность этих двух метаболитов считается сходной. Эти микотоксины являются иммуносупрессорами, способны оказывать токсическое действие на репродуктивную и нервную системы, а в высоких дозах ингибировать синтез РНК и ДНК, вызывать апоптоз клеток (Schuhmacher-Wolz et al., 2010). В нашем

исследовании также выявлена связь между содержанием НТ-2 токсина в зерне с его зараженностью *F. langsethiae*, а не с широко распространенным *F. sporotrichioides*. В настоящее время неоднократно показано, что содержание Т-2 и НТ-2 токсинов, особенно в зерне овса, в большей степени связано с присутствием в зерне *F. langsethiae*, в то время как *F. sporotrichioides* является минорным продуцентом этих микотоксинов (Fredlund et al., 2010; Edwards et al., 2012; Hofgaard et al., 2016; Schöneberg et al., 2018). Образец зерна овса из Тюменской обл. 2019 г., где был выявлен максимальный процент зараженного зерна *F. langsethiae* (7%) и не обнаружен *F. sporotrichioides*, характеризовался не только наибольшим разнообразием трихотеценовых микотоксинов группы А (Т-2 и НТ-2 токсины, НЕО, Т-2 триол, ДАС), но и максимальными количествами Т-2 токсина (108 мкг/кг) и НТ-2 токсина (131 мкг/кг). Образцы с меньшей зараженностью зерна *F. langsethiae* (1–3%), даже при сопутствующей инфекции *F. sporotrichioides* (1–7%), содержали в зерне меньшие количества Т-2 и НТ-2 токсинов – соответственно 0–63 мкг/кг и 0–109 мкг/кг. Таким образом, *F. langsethiae* за прошедшее десятилетие занял устойчивую нишу в микобиоте зерновых культур, возделываемых в Уральском ФО, и оказывает негативное влияние на качество зерна овса и ячменя, возделываемых в этом регионе.

Из-за высокой схожести морфолого-культуральных признаков *F. anguioides* и *F. avenaceum*, зачастую, их численность не учитывают отдельно, а относят к *F. avenaceum*, который характеризуется высокой генетической изменчивостью (Kulik et al., 2011; Stakheev et al., 2016). В настоящее время *F. avenaceum*, *F. tricinctum* и еще ряд близкородственных видов объединены в комплекс видов *F. tricinctum* (FTSC), включающий в том числе несколько не охарактеризованных филогенетических линий (Senatore et al., 2021; Laraba et al., 2022). Ранее проведенная нами сравнительная характеристика свойств штаммов, морфологически идентифицированных как *F. avenaceum* и *F. anguioides*, выявила их достоверные различия не только по молекулярно-генетическим признакам, но также по патогенности к проросткам пшеницы (Yli-Mattila et al., 2018). В дальнейшем более подробный филогенетических анализ выделенных штаммов поможет уточнить разнообразие видов грибов FTSC, встречающихся на зерновых культурах в России.

Известно, что *F. avenaceum*, как и близкородственные ему виды *F. tricinctum*, *F. torulosum* и др., образуют преимущественно МОН, энниатины и БОВ (Jestoi et al., 2008; Vogelgsang et al., 2008; Senatore et al., 2021; Laraba et al., 2022). В нашем исследовании установлено, что основным продуцентом МОН в зерне являлся *F. avenaceum*, а содержание БОВ было достоверно связано с зараженностью зерна *F. tricinctum*. Эти микотоксины относят к группе остроактуальных вторичных метаболитов грибов рода *Fusarium* (Fraeyman et al., 2017; Fremy et al., 2019), но для них нет широкодоступных методов анализа и регламентов регулирования их содержания в зерне. Как следствие, информация о встречаемости этих микотоксинов в зерне достаточно ограничена. Выявленные максимальные количества МОН и БОВ согласуются с обобщенными данными, представленными в работе Fraeyman et al. (2017), где отмечали содержание этих микотоксинов не выше 100 мкг/кг как наиболее типичное для зерна пшеницы, ячменя и овса.

Обильно присутствующий в зерне изученных образцов *F. poae* является основным продуцентом микотоксинов ДАС, НИВ, а также БОВ (Thrane et al., 2004; Jestoi et al., 2008; Vogelgsang et al., 2008; Somma et al., 2010), которые также относятся к группе остроактуальных, но редко анализируемых микотоксинов. Этот вид особенно часто выделяют из зерна овса (Gagkaeva et al., 2014; Gavrilova et al., 2020; Schöneberg et al., 2018; Islam et al., 2021), что проявляется в характерном спектре микотоксинов, часто обнаруживаемых в зерне этой культуры. Не случайно в нашем исследовании доля *F. poae* среди фузариевых грибов, выделенных из овса (58%), была в 4 и 5 раз выше, чем доля изолятов этого вида, выделенных из зерна пшеницы и ячменя, соответственно. Как следствие, именно зерно овса оказалось наиболее загрязненным НИВ и БОВ. Наибольшие количества НИВ выявлены в зерне овса из Алтайского края (176 мкг/кг) и зерне ячменя из Челябинской обл. (194 мкг/кг).

Один из наиболее агрессивных патогенов среди фузариевых грибов – *F. graminearum* выявлен только в 12% изученных образцов (максимальная зараженность зерна составила 5%), полученных из Кемеровской, Курганской, Свердловской, Челябинской областей и Алтайского края. Это подтверждает ранее полученные данные о массовом присутствии *F. graminearum* (Gagkaeva et al., 2019a; Gavrilova et al., 2020) и загрязненности зерна продуцируемыми этим грибом микотоксинами – ДОН, его производными, а также ЗЕН (Gagkaeva et al., 2019a; Kononenko et al., 2020; Kiseleva et al., 2021) на территории Уральского и Сибирского ФО. Максимальное количество ДОН составило 375 мкг/кг, что является половиной от нижнего предела допустимого содержания для зерна пшеницы. Другой известный продуцент ДОН и ЗЕН – *F. culmorum* (Wm.G. Sm.) Sacc. – не обнаружен ни в одном из образцов за два года исследований, несмотря на его неоднократное выявление в составе микобиоты зерна пшеницы и ячменя в предыдущие годы (Litovka, 2017; Toropova et al., 2019). Долгое время полагали, что *F. graminearum* доминирует в регионах с теплым и влажным климатом, а *F. culmorum* – с прохладным и влажным (Xu et al., 2008). Вероятно, повышение средних значений температур и количества осадков в летние периоды 2018–

2019 гг. способствовали активному расселению *F. graminearum* и вытеснению *F. culmorum* на территории Уральского и Сибирского ФО. Многими исследователями высказывается предположение, что изменение климата в сторону потепления является лишь одной из причин повсеместного замещения *F. culmorum* на *F. graminearum* в составе микобиоты зерна, также этому способствуют изменение методов обработки почвы, расширение посевов кукурузы и использование широкого ассортимента фунгицидов (Waalwijk et al., 2003; West et al., 2012; Chrpová et al., 2016; Goral et al., 2021). Кроме того, вероятно, за счет более высокой скорости роста, чем у *F. culmorum*, повышается конкурентоспособность *F. graminearum* при колонизации зерна пшеницы, несмотря на одинаковую оптимальную температуру 25°C для роста грибов обоих видов и продуцирования ими ДОН (Hope et al., 2005; Brennan et al., 2005).

Еще одним интересным фактом стало обнаружение в зерне *F. globosum*, который впервые на территории России был найден в 2017 г. в зерне ячменя из Западной Сибири (Gagkaeva et al., 2019b). Его дальнейшее выявление в разных географических точках позволяет говорить о присутствии *F. globosum* в микобиоте зерновых культур на всей территории России. До настоящего времени на территории Уральского и Сибирского ФО штаммы морфологически сходные с представителями комплекса видов *F. fujikuroi* (FFSC), к которому относится *F. globosum*, отмечались редко и с незначительной частотой (Ivashchenko, Shipilova, 2004; Litovka, 2017; Toropova et al., 2019). Способность штаммов *F. globosum*, наряду с другими видами FFSC, продуцировать высокие количества ФУМ – группу микотоксинов, обладающих канцерогенными свойствами (Sydenham et al., 1997), повышает риски загрязнения зерна этими микотоксинами.

Благодаря способности грибов одновременно продуцировать различные вторичные метаболиты, не только совместное присутствие разных видов в зерне, но даже наличие одного вида, может представлять угрозу загрязнения его широким спектром микотоксинов. Одновременное присутствие нескольких микотоксинов в зерне представляет собой скорее правило, чем исключение. В нашем исследовании 46% проанализированных образцов были загрязнены более чем одним микотоксином. Из выявленных комбинаций, состоящих из 2–7 микотоксинов одновременно, чаще в зерне встречалось сочетание НТ-2 токсина с БОВ, что логично связано с доминированием грибов, продуцирующих эти вторичные метаболиты.

Продуцирование вторичных метаболитов позволяет грибам адаптироваться в окружающей среде при взаимоотношении с растениями и другими конкурентами за колонизируемый субстрат. Однако в некоторых случаях высокая зараженность грибами не приводит к значительному количеству микотоксинов, выявляемых в зерне. Например, в нашем исследовании зараженность *F. sporotrichioides* зерна ячменя из Челябинской обл. с максимальным содержанием Т-2 и НТ-2 токсинов – суммарно 3133 мкг/кг составила всего 2%. Общая зараженность фузариевыми грибами этого образца была 7%, и кроме *F. sporotrichioides* других продуцентов Т-2 и НТ-2 токсинов в зерне не выявили. В то же время, в образце зерна с максимальной зараженностью *F. sporotrichioides* 35% общее количество всех трихотеценовых микотоксинов группы А составило всего 13 мкг/кг. Такие несоответствия могут быть связаны с генетическими особенностями грибов и растений, условиями окружающей среды, а также взаимовлиянием друг на друга организмов, совместно обитающих в зерне.

Показано, что на формирование состава микобиоты и конечное содержание микотоксинов в зерне достоверное влияние оказывают погодные условия вегетационного периода, из которых температура и влажность во время цветения зерновых культур являются ключевыми (Xu et al. 2008; Van Der Fels-Klerx et al., 2012; Hietaniemi et al., 2016; Hjelkrem et al., 2018). Например, *F. poae* или *F. avenaceum* получают преимущества в засушливые годы, когда из-за малого количества осадков во время цветения злаков условия для *F. graminearum* оказываются неблагоприятными (Xu et al. 2008; Chrpová et al., 2016; Beccari et al., 2018; Goral et al., 2021; Islam et al., 2021). Кроме того, недавно показано, что при первичном заражении пшеницы *F. poae*, повышается экспрессия генов, кодирующих ферменты, отвечающие за раннюю индукцию защитных функций растений, связанных с салициловой и жасмоновой кислотами, что в дальнейшем препятствует заражению пшеницы *F. graminearum* (Tan et al., 2020). Наиболее благоприятный период для заражения овса *F. langsethiae*, вероятно, наступает раньше, а не во время цветения, как для большинства других возбудителей фузариоза зерна. Влажные и умеренно теплые условия перед цветением приводили к повышенному накоплению Т-2 и НТ-2 токсинов в зерне, тогда как при низких или более высоких температурах воздуха в этот же период наблюдали снижение их содержания (Hjelkrem et al., 2018). В лабораторных условиях также было отмечено, что количества Т-2 и НТ-2 токсинов, продуцируемых штаммами *F. langsethiae* на зерновых субстратах, было выше при 25°C, чем при 30°C (Verheecke-Vaessen et al., 2019), а оптимальной для токсинообразования являлась температура 15°C (Kokkonen et al., 2010; Nazari et al., 2014).

Наряду с погодными условиями и присутствием микроорганизмов-конкурентов, вид зерновой культуры также может обуславливать разнообразие грибов рода *Fusarium* и микотоксинов, встречающихся в зерне. В нашем исследовании образцы пшеницы характеризовались бóльшим числом

видов фузариевых грибов и разнообразием микотоксинов, чем образцы зерна ячменя и овса. Соотношения доминирующих видов, выделенных из зерна, также существенно различались: *F. avenaceum*, *F. anguioides* и *F. sporotrichioides* превалировали в микобиоте зерна пшеницы и ячменя, а *F. poae*, *F. sporotrichioides* и *F. langsethiae* – овса. Проведенный нами анализ содержания фузариотоксинов в образцах выявил, что HT-2 токсин и НИВ чаще встречались в зерне овса и ячменя, а ДОН – в зерне пшеницы. Влияние вида зернового субстрата на токсинопродуцирующую способность разных видов грибов рода *Fusarium* в лабораторных условиях показано неоднократно (Vogelgsang et al., 2008; Shi et al., 2017; Mateo et al., 2018). Наиболее высокие количества T-2 и HT-2 токсинов штаммы *F. langsethiae* продуцировали при их выращивании на зерне овса при 25°C, по сравнению с зерном ячменя, пшеницы, кукурузы, сорго, ржи и риса (Mateo et al., 2018). Ранее нами также показано, что при культивировании на среде из муки овса и кукурузы при 24°C штаммы *F. sporotrichioides* и *F. langsethiae* продуцировали более высокие количества T-2 токсина, чем на среде из муки пшеницы (Gagkaeva, Gavrilova, 2013). Таким образом, овес следует рассматривать как культуру, зерно которой наиболее подвержено загрязнению высокотоксичными трихотеценовыми микотоксинами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наличие проблемы фузариоза зерновых культур ведет к необходимости обязательного проведения мониторинга зараженности грибами и соответствующей токсикологической оценке получаемого зерна. В составе микобиоты образцов зерна из Уральского и Сибирского ФО, полученных в 2018–2019 гг., выявлено, как минимум, 16 видов рода Fusarium, среди которых доминировали *F. sporotrichioides*, *F. avenaceum*, *F. poae* и *F. anguioides*. Важно отметить массовую встречаемость *F. graminearum*, продуцирующего ДОН, в зерне из обоих ФО, а также новые точки обнаружения редких для азиатской территории России *F. langsethiae* и *F. sibiricum*, активно продуцирующих T-2 и HT-2 токсины, а также *F. globosum* – продуцента фумонизинов. Результаты ВЭЖХ-МС/МС показали, что из 19 исследованных фузариотоксинов чаще остальных в образцах зерна встречались T-2 и HT-2 токсины, ДОН, НИВ, МОН и БОВ, но их содержание значительно варьировало, в зависимости от погодных условий вегетационного периода и вида зерновой культуры. Разнообразие видов грибов рода *Fusarium* и микотоксинов, встречающихся в образцах зерна пшеницы было выше, чем ячменя и овса. Регулярно проводимый анализ микобиоты зерновых культур позволяет уточнять границы ареалов грибов, выявлять факторы, влияющие на их распространение в новых условиях, и обобщать информацию о происходящих изменениях в региональном и временном аспектах.

Авторы благодарят сотрудников компании ООО “Сингента” и АО “Байер” за предоставленные образцы зерна. Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 19-76-30005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Aoki T., Nirenberg H. Fusarium globosum from subtropical Japan and the effect of different light conditions on its conidiogenesis. Mycoscience. 1999. V. 40. P. 1–9. https://doi.org/10.1007/BF02465667

Beccari G., Colasante V., Tini F. et al. Causal agents of Fusarium head blight of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) in central Italy and their in vitro biosynthesis of secondary metabolites. Food Microbiol. 2018. V. 70. P. 17–27. https://doi.org/10.1016/j.fm.2017.08.016

Berthiller F., Crews C., Dall'Asta C. et al. Masked mycotoxins: a review. Mol. Nutr. Food Res. 2013. V. 57 (1). P. 165–186. https://doi.org/10.1002/mnfr.201100764

Brennan J.M., Egan D., Cooke B.M. et al. Effect of temperature on head blight of wheat caused by *Fusarium culmorum* and *F. graminearum*. Plant Pathol. 2005. V. 54. P. 156–160. https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2005.01157.x

Chrpová J., Šíp V., Sumíková T. et al. Occurrence of *Fusarium* species and mycotoxins in wheat grain collected in the Czech Republic. World Mycotoxin J. 2016. V. 9 (2). P. 317–327 https://doi.org/10.3920/WMJ2015.1917

Edwards S.G., Imathiu S.M., Ray R.V. Molecular studies to identify the *Fusarium* species responsible for HT-2 and T-2 mycotoxins in UK oats. Int. J. Food Microbiol. 2012. V. 156 (2). P. 168–175. https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2012.03.020

Foroud N.A., Baines D., Gagkaeva T.Y. et al. Trichothecenes in cereal grains – an update. Toxins. 2019. V. 11. 634. https://doi.org/10.3390/toxins11110634

Fraeyman S., Croubels S., Devreese M. et al. Emerging *Fusarium* and *Alternaria* mycotoxins: occurrence, toxicity and toxicokinetics. Toxins. 2017. V. 9. P. 228. https://doi.org/10.3390/toxins9070228

Fredlund E., Gidlund A., Pettersson H. et al. Real-time PCR detection of *Fusarium* species in Swedish oats and correlation to T-2 and HT-2 toxin content. World Mycotoxin J. 2010. V. 3 (1). P. 77–88. https://doi.org/10.3920/WMJ2009.1179

Fremy J.-M., Alassane-Kpembi I., Oswald I.P. et al. A review on combined effects of moniliformin and co-occurring *Fusarium* toxins in farm animals. World Mycotoxin J. 2019. V. 12 (3). P. 281–291. https://doi.org/10.3920/WMJ2018.2405

Gagkaeva T., Gavrilova O., Orina A. et al. Analysis of toxigenic *Fusarium* species associated with wheat grain from three regions of Russia: Volga, Ural, and West Siberia. Toxins. 2019a. V. 11 (5). 252. https://doi.org/10.3390/toxins11050252

Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P. Production of T-2 toxin and diacetoxyscirpenol by *Fusarium* fungi on different nutrient media. Agrokhimiya. 2013. № 8. P. 84–89 (in Russ.).

Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P., Levitin M.M. Biodiversity and distribution of the main toxigenic *Fusarium* fungi. Biosfera. 2014. V. 6 (1). P. 36–45 (in Russ.).

Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P., Orina A.S. First detection of *Fusarium globosum* in small grain cereals on Ural and Siberian territory. Novosti zashchity rasteniy. 2019b. № 1. P. 10–18 (in Russ.).
http://www.doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1(99)-10-18

Gagkaeva T.Yu., Levitin M.M., Sanin S.S. et al. *Fusarium* head blight of small cereals and causal organisms associated with this disease on the territory of Russia during 2004–2006. Agro XXI. 2009. № 4–6. P. 3–5 (in Russ.).

Gavrilova O.P., Orina A.S., Gogina N.N. et al. The problem of *Fusarium* head blight in the Trans-Urals region: the history and current situation. Agrarnyy vestnik Urala. 2020. № 7. P. 29–40 (in Russ.).
https://doi.org/10.32417/1997-4868-2020-198-7-29-40

Gerlach W., Nirenberg H.I. The genus *Fusarium* – a pictorial atlas. Dahlem, Berlin, 1982.

Góral T., Ochodzki P., Nielsen L.K. et al. Species of the genus *Fusarium* and *Fusarium* toxins in the grain of winter and spring wheat in Poland. Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin. 2021. № 296. P. 25–42.
https://doi.org/10.37317/biul-2021-0011

Gorobey I.M., Ashmarina L.F. Seed infections of legume and grain crops with toxinogen fungus in conditions of Western Siberia. Agrarnyy vestnik Yugo-Vostoka. 2009. № 3. P. 55–56 (in Russ.).

Hietaniemi V., Rämö S., Yli-Mattila T. et al. Updated survey of *Fusarium* species and toxins in Finnish cereal grains. Food Addit. Contam. Part A. 2016. V. 33 (5). P. 831–848.
https://doi.org/10.1080/19440049.2016.1162112

Hjelkrem A.G.R., Aamot H.U., Brodal G. et al. HT-2 and T-2 toxins in Norwegian oat grains related to weather conditions at different growth stages. Eur. J. Plant Pathol. 2018. V. 151. P. 501–514.
https://doi.org/10.1007/s10658-017-1394-3

Hofgaard I.S., Aamot H.U., Torp T. et al. Associations between *Fusarium* species and mycotoxins in oats and spring wheat from farmers' fields in Norway over a six-year period. World Mycotoxin J. 2016. V. 9 (3). P. 365–378.
https://doi.org/10.3920/WMJ2015.2003

Hope R., Aldred D., Magan N. Comparison of environmental profiles for growth and deoxynivalenol production by *Fusarium culmorum* and *F. graminearum* on wheat grain. Lett. Appl. Microbiol. 2005. V. 40 (4). P. 295–300.
https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2005.01674.x

Islam M.N., Tabassum M., Banik M. et al. Naturally occurring *Fusarium* species and mycotoxins in oat grains from Manitoba, Canada. Toxins. 2021. V. 13. P. 670.
https://doi.org/10.3390/toxins13090670

Ivashchenko V.G., Shipilova N.P. *Fusarium* fungi on cereal seeds in the main grain regions of Russia (habitats, frequency of occurrence, ratio). VIZR, St. Petersburg, 2004 (in Russ.).

Ivashchenko V.G., Shipilova N.P., Levitin M.M. Species composition of *Fusarium* fungi on cereals in the Asian part of Russia. Mycology and Phytopathology. 2000. V. 34 (4). P. 54–68 (in Russ.).

Jestoi M.N., Paavanen-Huhtala S., Parikka P. et al. In vitro and in vivo mycotoxin production of *Fusarium* species isolated from Finnish grains. Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz. 2008. V. 41 (8). P. 545–558.
https://doi.org/10.1080/03235400600881547

Juroszek P., Racca P., Link S. et al. Overview on the review articles published during the past 30 years relating to the potential climate change effects on plant pathogens and crop disease risks. Plant Pathol. 2020. V. 69. P. 179–193.
https://doi.org/10.1111/ppa.13119

Karlovsky P., Suman M., Berthiller F. et al. Impact of food processing and detoxification treatments on mycotoxin contamination. Mycotoxin Res. 2016. V. 32 (4). P. 179–205.
https://doi.org/10.1007/s12550-016-0257-7

Kiseleva M.G., Sedova I.B., Chalyy Z.A. et al. Multi-mycotoxin screening of food grain produced in Russia in 2018. Selskokhozyaistvennaya biologiya. 2021. V. 56 (3). P. 559–577.
https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.3.559eng

Kokkonen M., Ojala L., Parikka P. et al. Mycotoxin production of selected *Fusarium* species at different culture conditions. Int. J. Food Microbiol. 2010. V. 143 (1–2). P. 17–25.
https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2010.07.015

Kononenko G.P., Burkin A.A. About fusariotoxins contamination of cereals used for fodder. Selskokhozyaistvennaya Biologiya. 2009. № 4. P. 81–88.

Kononenko G.P., Burkin A.A., Zotova E.V. et al. Features of wheat and barley grain contamination with fusariotoxins. Russian Agricultural Sciences. 2018. V. 44. (2) P. 137–141.
https://doi.org/10.3103/S106836741802009X

Kononenko G.P., Burkin A.A., Zotova Ye.V. Mycotoxilogical monitoring. Part 2. Wheat, barley, oat and maize grain. Veterinary Microbiology. 2020. № 2. P. 139–145.
https://doi.org/10.29326/2304-196X-2020-2-33-139-145

Kulik T., Pszczółkowska A., Łojko M. Multilocus phylogenetics show high intraspecific variability within *Fusarium avenaceum*. Int. J. Mol. Sci. 2011. V. 12 (9). P. 5626–5640.
https://doi.org/10.3390/ijms12095626

Laraba I., Busman M., Geiser D.M. et al. Phylogenetic diversity and mycotoxin potential of emergent phytopathogens within the *Fusarium tricinctum* species complex. Phytopathology. 2022.
https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-21-0394-R

Lattanzio V.M., Ciasca B., Haidukowski M. et al. Mycotoxin profile of *Fusarium langsethiae* isolated from wheat in Italy: production of type-A trichothecenes and relevant glucosyl derivatives. J. Mass Spectrom. 2013. V. 48 (12). P. 291–298.
https://doi.org/10.1002/jms.3289

Levitin M.M. Microorganisms and global climate change. Selskokhozyaistvennaya biologiya. 2015. V. 50 (5). P. 641–647.
https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.5.641eng

Litovka Yu.A. Specific structure and representation of fungi of the sort *Fusarium* on the grain crops (wheat and barley) grown up in the conditions of Central Siberia. Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2017. № 6. P. 140–149 (in Russ.).

Malachová A., Sulyok M., Beltrán E. et al. Optimization and validation of a quantitative liquid chromatography-tandem mass spectrometric method covering 295 bacterial and fungal metabolites including all regulated mycotoxins in four model food matrices. J. Chromatogr. A. 2014. V. 1362. P. 145–156.
https://doi.org/10.1016/j.chroma.2014.08.037

Mateo E.M., Gómez J.V., Romera D. et al. Comparative Study of different cereals as substrates for T-2 and HT-2 pro-

duction by *Fusarium langsethiae*. Int. J. Food Eng. 2018. V. 4 (1). P. 40–45.
https://doi.org/10.18178/ijfe.4.1.40-45

McCormick S.P., Stanley A.M., Stover N.A. et al. Trichothecenes: from simple to complex mycotoxins. Toxins. 2011. V. 3 (7). P. 802–814.
https://doi.org/10.3390/toxins3070802

Nazari L., Pattori E., Terzi V. et al. Influence of temperature on infection, growth, and mycotoxin production by *Fusarium langsethiae* and *F. sporotrichioides* in durum wheat. Food Microbiol. 2014. V. 39. P. 19–26.
https://doi.org/10.1016/j.fm.2013.10.009

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

Perrone G., Ferrara M., Medina A. et al. Toxigenic fungi and mycotoxins in a climate change scenario: ecology, genomics, distribution, prediction and prevention of the risk. Microorganisms. 2020. V. 8 (10). 1496.
https://doi.org/10.3390/microorganisms8101496

Piryazeva E.A., Kononenko G.P., Burkin A.A. Affection of coarse fodders by toxigenic *Fusarium* fungi. Selskokhozyaistvennaya biologiya. 2016. V. 51 (6). P. 937–945.
https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.6.937eng

Shi W., Tan Y., Wang S. et al. Mycotoxigenic potentials of *Fusarium* species in various culture matrices revealed by mycotoxin profiling. Toxins. 2017. V. 9 (1). 6.
https://doi.org/10.3390/toxins9010006

Schöneberg T., Jenny E., Wettstein F.E. et al. Occurrence of *Fusarium* species and mycotoxins in Swiss oats – impact of cropping factors. Eur. J. Agronomy. 2018. V. 92. P. 123–132.
https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.09.004

Schuhmacher-Wolz U., Heine K., Schneider K. Report on toxicity data on trichothecene mycotoxins HT-2 and T-2 toxins. EFSA Supporting Publications. 2010. V. 7 (7). EN-65.
https://doi.org/10.2903/sp.efsa.2010.EN-65

Senatore M.T., Ward T.J., Cappelletti E. et al. Species diversity and mycotoxin production by members of the *Fusarium tricinctum* species complex associated with Fusarium head blight of wheat and barley in Italy. Int. J. Food Microbiol. 2021. V. 358. 109298.
https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2021.109298

Somma S., Alvarez C., Ricci V. et al. Trichothecene and beauvericin mycotoxin production and genetic variability in *Fusarium poae* isolated from wheat kernels from northern Italy. Food Addit. Contam. Part A. 2010. V. 27 (5). P. 729–737.
https://doi.org/10.1080/19440040903571788

Stakheev A.A., Khairulina D.R., Zavriev S.K. Four-locus phylogeny of *Fusarium avenaceum* and related species and their species-specific identification based on partial phosphate permease gene sequences. Int. J. Food Microbiol. 2016. V. 225. P. 27–37.
https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2016.02.012

Sulyok M., Berthiller F., Krska R. et al. Development and validation of a liquid chromatography/tandem mass spectrometric method for the determination of 39 mycotoxins in wheat and maize. Rapid Commun. Mass Spectrom. 2006. V. 20. P. 2649–2659.
https://doi.org/10.1002/rcm.2640

Sydenham E.W., Shephard G.S., Stockenstrom S. et al. Production of fumonisin analogues and related compounds by *Fusarium globosum*, a newly described species from corn. J. Agric. Food Chem. 1997. V. 45. P. 4004–4010.
https://doi.org/10.1021/jf9607066

Tan J., Ameye M., Landschoot S. et al. At the scene of the crime: new insights into the role of weakly pathogenic members of the fusarium head blight disease complex. Mol. Plant Pathol. 2020. V. 21. P. 1559–1572.
https://doi.org/10.1111/mpp.12996

Thrane U., Adler A., Clasen P.E. et al. Diversity in metabolite production by *Fusarium langsethiae, Fusarium poae*, and *Fusarium sporotrichioides*. Int. J. Food Microbiol. 2004. V. 95 (3). P. 257–266.
https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2003.12.005

Toropova E.Yu., Vorobyeva I.G., Mustafina M.A. et al. Fusarium Link fungi on the wheat grains in Western Siberia. Agrokhimiya. 2019. № 5. P. 76–82 (in Russ.).
https://doi.org/10.1134/S0002188119050119

Torp M., Nirenberg H.I. Fusarium langsethiae sp. nov. on cereals in Europe. Int. J. Food Microbiol. 2004. V. 95. P. 247–256.
https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2003.12.014

Urazbakhtina D., Khayrullin R. The spreading of *Fusarium* species in winter ryes' seeds in the South Urals. Vestnik Bashkirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2012. № 3. С. 14–16 (in Russ.).

Van Der Fels-Klerx H.J., Klemsdal S., Hietaniemi V. et al. Mycotoxin contamination of cereal grain commodities in relation to climate in North West Europe. Food Addit. Contam. Part A. 2012. V. 29 (10). P. 1581–1592.
https://doi.org/10.1080/19440049.2012.689996

Verheecke-Vaessen C., Diez-Gutierrez L., Renaud J. et al. Interacting climate change environmental factors effects on *Fusarium langsethiae* growth, expression of *Tri* genes and T-2/HT-2 mycotoxin production on oat-based media and in stored oats. Fungal Biol. 2019. V. 123 (8). P. 618–624.
https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.04.008

Vogelgsang S., Sulyok M., Banziger I. et al. Effect of fungal strain and cereal substrate on in vitro mycotoxin production by *Fusarium poae* and *Fusarium avenaceum*. Food Addit. Contam. Part A. 2008. V. 25 (6). P. 745–757.
https://doi.org/10.1080/02652030701768461

Waalwijk C., Kastelein P., de Vries I. et al. Major changes in *Fusarium* spp. in wheat in the Netherlands. Eur. J. Plant Pathol. 2003. V. 109. P. 743–754.
https://doi.org/10.1023/A:1026086510156

West J.S., Holdgate S., Townsend J.A. et al. Impacts of changing climate and agronomic factors on Fusarium ear blight of wheat in the UK. Fungal Ecol. 2012. V. 5 (1). P. 53–61.
https://doi.org/10.1016/j.funeco.2011.03.003

Xu X.-M., Nicholson P., Thomsett M.A. et al. Relationship between the fungal complex causing Fusarium head blight of wheat and environmental conditions. Phytopathology. 2008. V. 98. P. 69–78.
https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-1-0069

Yli-Mattila T., Ward T.J., O'Donnell K. et al. Fusarium sibiricum sp. nov., a novel type A trichothecene-producing *Fusarium* from northern Asia closely related to *F. sporotrichioides* and *F. langsethiae*. Int. J. Food Microbiol. 2011. V. 147 (1). P. 58–68.
https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2011.03.007

Yli-Mattila T., Gavrilova O., Hussien T. et al. Identification of the first *Fusarium sibiricum* isolate in Iran and *Fusarium langsethiae* isolate in Siberia by morphology and species-specific primers. J. Plant Pathol. 2015. V. 97 (1). P. 183–187. https://doi.org/10.4454/JPP.V97I1.017

Yli-Mattila T., Hussien T., Gavrilova O. et al. Morphological and molecular variation between *Fusarium avenaceum, Fusarium arthrosporioides* and *Fusarium anguioides* strains. Pathogens. 2018. V. 7 (4). P. 94. https://doi.org/10.3390/pathogens7040094

Гаврилова О.П., Орина А.С., Гогина Н.Н. и др. (Gavrilova et al.) Проблема фузариоза зерна в Зауралье: ретроспектива исследований и современная ситуация // Аграрный вестник Урала. 2020. № 7. С. 29–40.

Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П. (Gagkaeva, Gavrilova) Образование Т-2 токсина и диацетоксисцирпенола грибами рода Fusarium на различных питательных средах // Агрохимия. 2013. № 8. С. 84–89.

Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М. (Gagkaeva et al.) Биоразнообразие и ареалы основных токсинопродуцирующих грибов рода Fusarium // Биосфера. 2014. Т. 6. № 1. С. 36–45.

Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Орина А.С. (Gagkaeva et al.) Первое обнаружение гриба Fusarium globosum в микобиоте зерновых культур на территории Урала и Сибири // Вестник защиты растений. 2019. № 1. С. 10–18.

Гагкаева Т.Ю., Левитин М.М., Санин С.С. и др. (Gagkaeva et al.) Зараженность зерна и видовой состав грибов рода *Fusarium* на территории РФ в 2004–2006 годах // Агро XXI. 2009. № 4–6. С. 3–5.

Горобей И.М., Ашмарина Л.Ф. (Gorobey, Ashmarina) Зараженность зерна бобовых и зернофуражных культур токсиногенными грибами в условиях Западной Сибири // Аграрный вестник Юго-Востока. 2009. № 3. С. 55–56.

Иващенко В.Г., Шипилова Н.П. (Ivashchenko, Shipilova) Грибы рода Fusarium на семенах хлебных злаков в основных зерновых регионах России (ареалы, частота встречаемости, соотношение). СПб., 2004. 20 с.

Иващенко В.Г., Шипилова Н.П., Левитин М.М. (Ivashchenko et al.) Видовой состав грибов рода Fusarium на злаках в азиатской части России // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. № 4. С. 54–68.

Литовка Ю.А. (Litovka) Видовой состав и представленность грибов рода Fusarium на зерновых культурах (пшеница и ячмень), выращиваемых в условиях средней Сибири // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2017. № 6. С. 140–149.

Торопова Е.Ю., Воробьева И.Г., Мустафина М.А. и др. (Toropova et al.) Мониторинг грибов рода Fusarium Link. и их микотоксинов на зерне пшеницы в Западной Сибири // Агрохимия. 2019. № 5. С. 76–82.

Уразбахтина Д.Р., Хайруллин Р.М. (Urazbakhtina, Khayrullin) Распространенность грибов рода Fusarium в зерне озимой ржи на Южном Урале // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2012. № 3. С. 14–16.

Diversity of *Fusarium* Species and Their Mycotoxins in Cereals Grain from the Asian Territory of Russia

O. P. Gavrilova[a,#], T. Yu. Gagkaeva[a,##], A. S. Orina[a,###], and N. N. Gogina[b,####]

[a] *All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia*

[b] *All-Russian Research and Technological Poultry Institute, Sergiev Posad, Russia*

[#]*e-mail: olgavrilova1@yandex.ru*

[##]*e-mail: t.gagkaeva@mail.ru*

[###]*e-mail: orina-alex@yandex.ru*

[####]*e-mail: n.n.gogina@mail.ru*

Up-to-date information on the occurrence of *Fusarium* fungi and their mycotoxins in wheat, barley and oat grains grown in the Urals and West Siberia in 2018–2019 is presented. Mycological analysis of grain revealed at least 16 species of *Fusarium* fungi. The *Fusarium sporotrichioides*, *F. avenaceum*, *F. poae*, and *F. anguioides* prevailed, and the proportions of these fungi among all *Fusarium* fungi occurred in grain were 31, 20, 19, and 13%, respectively. *F. graminearum* and mycotoxin deoxynivalenol (DON) are often occurred in mycobiota of cereals grain on the territory of both the Urals and West Siberia. New records of fungal species that are rare in the Asian territory of Russia were detected: *F. langsethiae* and *F. sibiricum*, which are active producers of group A trichothecene mycotoxins, were found in the Kurgan and Kemerovo Regions, respectively. In addition, *F. globosum* that characterized as able to produce fumonisins was detected in Altai Kray and Omsk Region. The diversity of *Fusarium* species was higher in wheat and barley grain samples, than in oats. The HPLC–MS/MS method was used to analyze the content of 19 mycotoxins produced by *Fusarium* fungi. The highest diversity of mycotoxins was found in wheat (maximum 12), compared with oats (9) and barley (8). The T-2 and HT-2 toxins, DON, nivalenol, moniliformin (MON) and beauvericin (BEA) occurred more often in grain samples, compared with other mycotoxins, but their amounts varied significantly, depending on the weather conditions in vegetation season and species of cereal. The average content of DON (maximum amount was 375 μg/kg) in wheat grain was 5 times higher than its average content in barley grain, and this mycotoxin was not detected in oat grain. The contamination with T-2 and HT-toxins (maximum amounts were 2652 μg/kg and 481 μg/kg, respectively), as well as with BEA (maximum amount was 49 μg/kg) was typical for barley and oat grain samples. The content of MON (maximum amount was 50 μg/kg) in the grain of three different cereals was similar.

Keywords: distribution, fungi, *Fusarium*, mycotoxins, small grain cereals, the Urals, West Siberia

EDN: LBYZLB
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 207–213

ХРОНИКА

УДК 582.28(092)

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ЕЛИСЕЕВИЧА КОВАЛЕНКО (1953–2021)
In memoriam. Aleksandr Eliseevich Kovalenko (1953–2021)

DOI: 10.31857/S0026364822030060

10 декабря 2021 г. ушел из жизни Александр Елисеевич Коваленко, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук, много лет заведовавший лабораторией систематики и географии грибов, занимавший должность заместителя директора по науке Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН), человек, сыгравший большую роль в развитии микологии в России как ученый и организатор науки.

А.Е. Коваленко родился в г. Новочеркасске Ростовской обл. в семье биологов. Затем семья переехала в Ставрополь, а позднее – в Краснодар. Отец, Елисей Илларионович, был доцентом кафедры ботаники Кубанского университета, а мать, Неонила Никаноровна, – доцентом кафедры физиологии и биохимии растений Кубанского сельскохозяйственного института. В соавторстве с ними была написана первая научная публикация Александра Елисеевича “Съедобные и ядовитые грибы Кубани” (1978). В 1975 г. он с отличием окончил биологический факультет Кубанского государственного университета, в котором проработал лаборантом кафедры ботаники еще некоторое время после окончания, обучаясь одновременно в аспирантуре Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН под руководством Бориса Павловича Василькова. С тех пор судьба А.Е. Коваленко была неразрывно связана с Ботаническим институтом: в 1979 г. он окончательно переехал в г. Ленинград, а в 1981 г. защитил кандидатскую диссертацию по теме “Грибы порядка *Agaricales* s.l. горных лесов центральной части Северо-Западного Кавказа”.

Круг научных интересов Александра Елисеевича Коваленко был широк и охватывал не только разнообразие, систематику, экологию, эволюцию, филогению агарикоидных и болетоидных грибов, представлявших основной круг его деятельности, но и различные аспекты изучения микоризы, биотехнологии выращивания и охраны грибов. Им были инициированы и поддержаны новые направления микологических исследований в России, связанные с филогеографией, молекулярной филогенией грибов, а также тропической микологией. Еще в начале своей научной деятельности, сразу по окончании аспирантуры в 1981 г., Александр Елисеевич принял участие в пятимесячном рейсе на научно-исследовательском судне “Академик Вернадский” в страны бассейна Индийского океана, а в 1984 г. – в трехмесячной поездке на Кубу. В 2000 г. он получил грант Университета штата Теннесси “Hesler Endowment Fund” для четырехмесячной работы в двух крупных микологических лабораториях США – лаборатории Рональда Петерсена в отделе ботаники Tennessee University и лаборатории Ритаса Вилгалиса в Duke University штата Северная Каролина. Работа в Америке дала возможность Александру Елисеевичу освоить современные методы молекулярного анализа, что сыграло большую роль в его дальнейшей научной деятельности и дало толчок развитию молекулярных исследований грибов и грибоподобных организмов в России. За его плечами множество плодотворных экспедиций, связанных с изучением микобиоты как Европейской части страны, так и отдаленных регионов Сибири и Дальнего Востока, многими из которых он руководил лично. Отдельного внимания заслуживает вклад Александра Елисеевича в изучение таксономического и экологического разнообразия грибов в тропических экосистемах Вьетнама. В 2010 г. в рамках научной программы Эколан Э-1.2 российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра им был

инициирован проект, в котором он был руководителем, организатором и непосредственным участником многочисленных экспедиций, а также автором соответствующих научных публикаций.

В 2006 г. А.Е. Коваленко защитил докторскую диссертацию "Гигрофоровые грибы (порядок *Hygrophorales*, *Basidiomycota*): видовой состав в России, филогенез, система". Среди более 130 опубликованных им работ особое место занимают посвященные этой группе монографии – том "Порядок *Hygrophorales*" серии "Определитель грибов СССР" ("Определитель грибов России") и раздел, посвященный гигрофоровым грибам в фундаментальном издании "Funga Nordica", широко известные отечественным и зарубежным специалистам. Результаты исследований гигрофоровых внесли существенный вклад в развитие российской микологии и расширили наши представления о разнообразии и филогении этой сложной группы агарикоидных грибов. А.Е. Коваленко является автором новых для науки таксонов грибов – двух родов, одной секции, четырех видов, пяти разновидностей, пяти форм, и 64 номенклатурных комбинаций.

В 2007 г. под председательством Александра Елисеевича впервые в России был организован и успешно проведен Конгресс европейских микологов (XV Congress of European Mycologists), собравший со всего мира более 300 участников, специалистов в различных областях микологии.

Научную работу А.Е. Коваленко всегда совмещал с активной общественной деятельностью. Еще в годы обучения в аспирантуре проявились его организаторские качества – он возглавлял комсомольскую организацию института, входил в Совет молодых специалистов, был ответственным редактором институтской газеты "За советскую ботанику". Неслучайно в 1986 г., еще будучи совсем молодым человеком, он был выбран заведующим лабораторией систематики и географии грибов, которой руководил более 30 лет. Большое внимание Александр Елисеевич всегда уделял освоению передовых методов исследований, расширению тематики проводимых работ, привлечению в ряды лаборатории молодых специалистов. В 2005 г. сбылись мечты Александра Елисеевича и лаборатория переехала в новое современное здание, построенное и оборудованное под его непосредственным руководством с учетом самых современных требований, в т.ч. оснащенное современными средствами хранения гербарных коллекций (много лет он был куратором Микологического гербария БИН РАН), а также специальными помещениями и оборудованием для проведения молекулярно-генетических исследований. Во многом благодаря его стратегическим подходам и усилиям лаборатория систематики и географии грибов продолжает занимать передовые позиции в рейтинге лабораторий БИН РАН, а также входит в число ведущих микологических коллективов России и мира.

В сложное для института время, в 2002 г. А.Е. Коваленко взял на себя непростые обязанности заместителя директора института по научной работе, участвуя в реорганизации многих аспектов деятельности института. А.Е. Коваленко в течение многих лет являлся членом Ученого Совета БИН РАН, членом диссертационных советов по защите докторских диссертаций при БИН РАН и ВИЗР РАСХН. Кроме того, он был заместителем председателя экспертной группы по грибам Красной книги России и СНГ, руководил Центром коллективного пользования научным оборудованием ОБН РАН при БИН РАН, являлся заместителем научного руководителя научно-образовательного центра БИН РАН, соруководителем учебно-научного комплекса "Биология растений и грибов" (БИН РАН – СПбГУ), координатором от БИН РАН научно-образовательного центра "Науки о жизни" (СПбГУ – БИН РАН, ЗИН РАН, ИНЦ РАН, ИЭФБ РАН). Под его руководством выполнялась работа по выполнению многих грантов, а также отечественных и совместных с зарубежными коллегами научных программ.

Проводимая им большая общественная работа связана также с участием и членством во многих научных организациях. Александр Елисеевич был членом совета Русского ботанического общества (РБО), председателем Комиссии по изучению макромицетов микологической секции РБО, сопредседателем Секции экологии грибов Национальной академии микологии, официальным представителем от России и членом исполнительного комитета Европейского Совета по охране грибов.

А.Е. Коваленко долгие годы был сначала заместителем, а затем главным редактором журнала РАН "Микология и фитопатология". Он был также членом редколлегий ряда международных научных журналов, таких как "Mycological Progress" (Германия), "Nature Conservation Research – Заповедная наука", "Acta mycologica" (Польша), а также членом редколлегий нескольких книжных серий и ответственным редактором ряда монографий.

А.Е. Коваленко оставил о себе память и как прекрасный педагог. Под его руководством успешно защищено 10 кандидатских диссертаций. Молодые ученые со всех концов России приезжали к нему стажироваться. Не одно поколение микологов благодарно ему за создание в 1985 г. Комиссии по изучению и использованию шляпочных грибов ВБО (ныне Комиссии по изучению макромицетов РБО), основным видом деятельности которой стало проведение полевых школ по определению макромицетов в различных уголках нашей страны. За заслуги в педагогической деятельности 11 сентября 2009 г. Александру Елисее-

вичу было присвоено ученое звание профессора по специальности “Микология”.

Важной обязанностью ученого Александр Елисеевич считал популяризацию науки, отзываясь на просьбы средств массовой информации, участвуя в специальных программах и телепередачах. В январе 2011 г. он инициировал создание первого в России общественного объединения профессиональных микологов, любителей, грибников, натуралистов – Санкт-Петербургского микологического общества (СПбМикО), которое он возглавлял в качестве одного из сопредседателей. Под его руководством в 2012 г. был основан научно-популярный журнал “Планета грибов”, а также началось проведение регулярных сезонных выставок грибов, которые уже более 10 лет неизменно привлекают большое число посетителей и вносят вклад в популяризацию микологии.

За многолетний добросовестный труд на благо отечественной науки, практический вклад в развитие фундаментальных и прикладных исследований 14 марта 2013 г. А.Е. Коваленко был награжден Почетной грамотой РАН и Профсоюза работников РАН. В октябре 2017 г. А.Е. Коваленко был избран членом-корреспондентом РАН.

В микологическом сообществе А.Е. Коваленко пользовался глубоким уважением и большим авторитетом, объединяя вокруг себя микологов из разных уголков России. Его качества руководителя сочетались с интеллигентностью и широтой кругозора, благодаря которым он мыслил масштабно и принимал перспективные решения. Неизменно опираясь на классиков науки, Александр Елисеевич всегда стремился быть на ее переднем рубеже. Одним из первых в России, в Лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН, он организовал использование персональных компьютеров и гербарных баз данных в микологических исследованиях, изучение микоризного симбиоза. Им были заложены основы молекулярных филогенетических исследований грибов и миксомицетов, успешно организована и налажена материально-техническая база для этих работ, которые продолжаются и развиваются в наше время.

Среди человеческих качеств Александра Елисеевича особой оценки заслуживают его неравнодушие ко всему происходящему вокруг, его заинтересованность и внимание к людям, восприятие чужих бед и проблем как своих, готовность всегда прийти на помощь. Он всегда высоко ценил и всегда стремился подчеркнуть все хорошее в друзьях, коллегах, учениках, стимулировал и поддерживал их инициативу, и люди всегда тянулись к нему – сотрудники института, студенты, аспиранты, любители грибной охоты и люди самых разных интересов, не имеющие подчас никакого отношения к микологии.

Общественное и научное признание А.Е. Коваленко нашло отражение в названиях пяти видов грибов разных систематических групп: *Baorangia alexandri* Svetash., Simonini et Vizzini; *Conocybe alkovii* E.F. Malysheva; *Entoloma kovalenkoi* O.V. Morozova, E.S. Popov et A.V. Alexandrova; *Minutoexcipula kovalenkoi* Zhurb. et Diederich; *Pluteus kovalenkoi* E.F. Malysheva.

Все эти годы Александра Елисеевича поддерживала его семья: жена Галина Васильевна – преподаватель русского языка и литературы, две дочери – Елена и Наталья; у Александра Елисеевича растут три внука.

Тяжелая продолжительная болезнь преждевременно прервала сначала научную и общественную деятельность, а потом и жизнь Александра Елисеевича. Его уход – невосполнимая утрата для всех нас. Светлая ему память.

Похоронен Александр Елисеевич Коваленко на Малоохтинском кладбище Санкт-Петербурга.

ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ РАБОТЫ А.Е. КОВАЛЕНКО

Диссертации

Коваленко А.Е. Грибы порядка Agaricales s.l. горных лесов центральной части Северо-Западного Кавказа: дисс. ... канд. биол. наук. Л.: Кубанский государственный университет, Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР, 1980.

Коваленко А.Е. Гигрофоровые грибы (порядок Hygrophorales, Basidiomycota): видовой состав в России, филогенез, система: дисс. ... д-ра биол. наук. М.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2006.

Публикации

Коваленко Е.И., Коваленко Н.Н., Коваленко А.Е. Съедобные и ядовитые грибы Кубани. Краснодар: Книжное издательство, 1978. 176 с.

Коваленко А.Е. Агарикоидные грибы (порядок Agaricales) в основных типах леса центральной части Северо-Западного Кавказа. Тезисы докладов, представленные на IV делегатский съезд ВБО // Микология и фитопатология. 1978. Т. 12. № 4. С. 359–360.

Коваленко А.Е. Цезарев гриб – Amanita caesarea (Fr.) Quél. в СССР // Новости систематики низших растений. 1979. Т. 16. С. 72–74.

Коваленко А.Е. Дополнения к флоре агариковых грибов Кавказского заповедника // Новости систематики низших растений. 1979. Т. 16. С. 75–77.

Коваленко А.Е. Представители рода Amanita – мухомор в лесах Краснодарского края // Актуальные вопросы исследования флоры и растительности Кавказа: сб. научн. трудов. Краснодар, 1980. С. 30–34.

Коваленко А.Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s.str., Boletales, Agaricales s.str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. № 4. С. 300–314.

Каламеэс К.А., Коваленко А.Е. К флоре макромицетов Ленинградской области // Новости систематики низших растений. 1984. Т. 21. С. 91–96.

Коваленко А.Е. Современные взгляды на филогенетические отношения и систематику агариковых грибов // Эволюция и систематика грибов. Теоретические и прикладные аспекты. Л.: Наука, 1984. С. 118–136.

Коваленко А.Е. Шляпочные грибы в растительных сообществах Саяно-Шушенского заповедника // Изучение грибов в биогеоценозах. Ташкент, 1985. С. 66–68.

Коваленко А.Е. Виды семейства Hygrophoraceae на Кавказе // Материалы VII Закавказской конференции по споровым растениям. Ереван, 1986. С. 49.

Коваленко А.Е. О происхождении эктотрофной микоризы // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21. № 1. С. 106–107.

Коваленко А.Е. Что такое Hygrophorus velutinus Borszcz.? // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. С. 108–109.

Коваленко А.Е. Новые комбинации в семействе Hygrophoraceae Lotsy // Микология и фитопатология. 1988. Т. 22. № 3. С. 207–209.

Коваленко А.Е. Роль симбиотрофизма в эволюции агариковых грибов // Микология и фитопатология. 1988. Т. 22. № 5. С. 477.

Коваленко А.Е., Уранчимэг Г. Грибы семейства Hygrophoraceae с Хэнтэйского нагорья Монгольской народной республики // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21. № 2. С. 127–130.

Коваленко А.Е. Определитель грибов СССР. Порядок Hygrophorales / отв. ред. Э.Л. Нездойминого. Л.: Наука, 1989. 175 с.

Коваленко А.Е., Нездойминого Э.Л. Дополнение к флоре базидиальных макромицетов заповедника “Кедровая падь” // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР / отв. ред. А.М. Амирханов. М., 1989. С. 34–38.

Kovalenko A.E. Order Hygrophorales (origin, evolution, taxonomy) // Tenth Congress of European Mycologists. Tallin, 1989. P. 61.

Новожилов Ю.К., Коваленко А.Е. Концептуальный анализ и модель предметной области “систематика грибов” для создания базы данных // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23. № 4. С. 334–344.

Азбукина З.М., Булах Е.М., Васильева Лар.Н., Говорова О.К., Дудка И.А., Егорова Л.Н., Коваленко А.Е., Мельник В.А., Нездойминого Э.Л., Оксенюк Г.И., Пыстина К.Г. Грибы // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника (Приморский край) / отв. ред. З.М. Азбукина. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 127–166.

Переведенцева Л.Г., Нездойминого Э.Л., Коваленко А.Е. К флоре макромицетов заказника Верх-Кважва (Пермская область) // Новости систематики низших растений. 1990. Т. 27. С. 76–78.

Коваленко А.Е. К изучению флоры макромицетов Дудергофских высот // Проблемы охраны природы Дудергофских высот. СПб., 1992. С. 16–22.

Коваленко А.Е. Эктомикориза: происхождение, экологическое и эволюционное значение, таксономический состав макромицетов-симбиотрофов // Экология и плодоношение макромицетов-симбиотрофов древесных растений. Петрозаводск, 1992. С. 10–13.

Kovalenko A.E. Database and regional list of rare species of macrofungi in Russia // XI Congress of European Mycologists. Kew, 1992. P. 24.

Афанасьева М.М., Иванов А.И., Коваленко А.Е., Нездойминого Э.Л. Проблема охраны макромицетов европейской части России // Состояние растительных ресурсов Восточной Европы: тез. международного совещания. Ульяновск, 1992. С. 79–81.

Коваленко А.Е. К флоре агариковых грибов Алтайского заповедника // Новости систематики низших растений. 1992. Т. 28. С. 61–67.

Коваленко А.Е. Эктомикоризные грибы: ценологический аспект // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28. № 3. С. 84–90.

Коваленко А.Е., Нездойминого Э.Л. Съедобные и ядовитые грибы территории СССР // Дикорастущие растения и грибы в медицине и кулинарии. М.: Воениздат, 1994. С. 391–435.

Kovalenko A.E. Successional groupings of ectomycorrhizal fungi and their phylogeny // 5th International Mycological Congress. Vancouver, Canada, 1994. P. 100.

Коваленко А.Е. Класс Basidiomycetes. Порядок Hygrophorales // Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России. Грибы. Том 3 / отв. ред. З.М. Азбукина. СПб.: Наука, 1995. С. 206–301.

Kovalenko A.E., Alekhina I.A., Bulat S.A., Fomina E.A. Identification of Fungal Symbionts of Ectomycorrhizae in Pine Forests of North-Western Russia // XII Congress of European Mycologists. Abstr. Wageningen, the Netherlands, 1995. P. 33.

Коваленко А.Е., Новожилов Ю.К. База данных о Микологическом гербарии БИН РАН (LE) // II Совещание “Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях”. Тезисы докладов. СПб., 1995. С. 20–22.

Kovalenko A.E. Coenology of Ectomycorrhizal Fungi and Strategy of Their Conservation // I International Congress on Mycorrhiza. Abstr. Berkeley, California, USA, 1996. P. 101.

Столярская М.В., Коваленко А.Е. Грибы Нижнесвирского заповедника. Вып. 1. Макромицеты (преимущественно агарикоидные базидимомицеты). СПб.: БИН РАН, 1996. 60 с.

Dahlberg A., Karen O., Ohenoja E., Bendiksen E., Kovalenko A.E., Erland S., Finlay R. Impacts of forest management on the diversity of ectomycorrhizal fungi in boreal forests of Fennoskandia – Russia // Biodiversity in managed forests – concepts and solutions. Abstr. Uppsala, 1997. P. 42.

Kovalenko A. The present state of the conservation of fungi in Russia // Conservation of fungi in Europe. Proceed. 4th meeting of the European Council for the Conservation of Fungi. Siena, 1998. P. 65–68.

Kovalenko A., Stolarskaya M. Ordination and correlation analysis of mycocoenoses and phytocoenoses in forest communities of the middle taiga (Nizhne-Svirskii natural reserve, Russia) // Second International Congress on Mycorrhiza. Abstr. Uppsala, Sweden, 1998. P. 100.

Коваленко А.Е., Морозова О.В., Фомина Е.А., Сяркисилта О. Агарикоидные и болетоидные базидиомицеты о-ва Валаам. I // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. № 2. С. 14–26.

Коваленко А.Е. Роль эктомикоризных грибов в динамике лесных экосистем // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тезисы докладов, представленных II (XX) Съезду Русского ботанического общества. СПб., 1998. Т. 2. С. 25.

Коваленко А.Е., Иванов Д.М. Таксономическая интерпретация генетической неоднородности видов в порядке Hygrophorales // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тезисы докладов, представленных II (XX) Съезду Русского ботанического общества. СПб., 1998. Т. 2. С. 12.

Коваленко А.Е. Проблемы изучения разнообразия грибов и подходы к подготовке новой Красной книги грибов России // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов: матер. всероссийской научно-практической конференции, посвященной 125-летию И.И. Спрыгина. Пенза, 1998. С. 260–263.

Kovalenko A.E. The arctic-subarctic and alpine-subalpine component in the Hygrophoraceae of Russia // Kew Bulletin. 1999. V. 54. № 3. P. 695–704.

Kovalenko A.E. The strategies of ectomycorrhizal fungi belonging to different taxa in the forest ecosystem dynamics // XIII Congress of European Mycologists. Abstr. Madrid, 1999. P. 67.

Коваленко А.Е., Морозова О.В. Агарикоидные и гастероидные макромицеты Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные) / отв. ред. Н.Б. Балашова, А.А. Заварзин. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1999. С. 89–140.

Коваленко А.Е., Морозова О.В. Материалы к изучению агарикоидных базидиомицетов Псковской и Новгородской областей // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. № 2. С. 65–70.

Коваленко А.Е. Микологический гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Труды международной конференции, посвященной 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН. СПб.: Издательство Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии, 2000. С. 152–157.

Нугаева Н.Д., Лебедева Е.В., Иванов Д.М., Веденяпина Е.Г., Коваленко А.Е. Микромицеты-колонизаторы микорзосферы Picea abies (L.) Karst. // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Труды международной конференции, посвященной 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН. СПб.: Издательство Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии, 2000. С. 216–219.

Морозова О.В., Коваленко А.Е. Агарикоидные базидиомицеты Ижорской возвышенности // Исследования на охраняемых природных территориях Северо-Запада России (Материалы региональной научной конференции, посвященной 10-летию Валдайского Национального парка). Великий Новгород, 2000. С. 261–270.

Нухимовская Ю.Д., Коваленко А.Е. Аннотированная библиография и предварительный анализ состояния изученности микобиоты заповедников России // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по заповедному делу. Вып. 8 / отв. ред. Д.С. Павлов. М., 2001. С. 148–210.

Коваленко А.Е. Филогения семейства Hygrophoraceae (Basidiomycetes) на основе морфологических, экологических и молекулярных данных // Современная микология в России. Первый съезд микологов России. Тезисы докладов. М.: Издательство “Национальная академия микологии”, 2002. С. 34–35.

Kovalenko A., Moncalvo J.-M., Vilglays R., Petersen R., Hughes K., Lodge D.J. Recent advances in molecular phylogeny of temperate Hygrophoraceae and concordance with morphology and ecology // IMC 7. Book of abstracts. The 7th International Mycological Congress. Oslo, 2002. P. 78.

Lobanov A.L., Novozhilov Yu.K., Kovalenko A.E., Minter D.W. PLANTCOD – to the database formation in the Komarov Botanical Institute on biodiversity of plants and fungi in Russia // IMC 7. Book of abstracts. The 7th International Mycological Congress. Oslo, 2002. P. 77.

Азбукина З.М., Бардунов Л.В., Богачева А.В., Борисов Б.А., Булах Е.М., Васильева Лар.Н., Гамбарян С.К., Глупов В.В., Говорова О.К., Гончаров А.А., Догадина Т.В., Дудка И.А., Егорова Л.Н., Коваленко А.Е., Кухаренко Л.А., Лаптев С.А., Лиховидов В.Е., Мельник В.А., Нездойминого Э.Л., Оксенюк Г.И., Пыстина К.А., Таран А.А., Хохряков С.А., Чабаненко С.И., Черданцева В.Я. Флора, микобиота и растительность Лазовского заповедника / отв. ред. Л.Н. Егорова. Владивосток: Русский остров, 2002. 213 с.

Новожилов Ю.К., Храмцов В.Н., Коваленко А.Е., Коткова В.М., Морозова О.В., Разживин В.Ю. Электронные карты распространения грибов России // Четвертый международный симпозиум “Информационные системы по биоразнообразию видов и экосистем”. СПб., 2003. С. 22–23.

Коваленко А.Е., Колмаков П.Ю., Морозова О.В., Попов Е.С. Макромицеты национального парка “Себежский” // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. № 5. С. 37–48.

Коваленко А.Е. Ресурсы съедобных грибов европейской части России: состояние и перспективы исследований // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: сборник научных статей. М., 2005. С. 114–121.

Коваленко А.Е., Бондарцева М.А., Каратыгин И.В., Мельник В.А., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Пыстина К.А. Состояние изученности и оценка видового разнообразия грибов и миксомицетов России // Грибы в природных и антропогенных территориях. Труды международной конференции, посвященной 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург, 24–28 апреля 2005 г.). Том 1. СПб., 2005. С. 267–270.

Попов Е.С., Коваленко А.Е., Морозова О.В., Колмаков П.Ю. Особенности видового состава макромицетов в некоторых типах луговых сообществ европейской части России // Грибы в природных и антропогенных территориях. Труды международной конференции, посвященной 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург, 24–28 апреля 2005 г.). Том 2. СПб., 2005. С. 100–105.

Коваленко А.Е., Морозова О.В., Нездойминого Э.Л., Попов Е.С. Материалы к изучению агарикоидных базидиомицетов Новгородской области // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 38. С. 130–148.

Попов Е.С., Коваленко А.Е., Колмаков П.Ю., Коткова В.М., Морозова О.В., Псурцева Н.В. Аннорированный список грибов национального парка “Себежский” // Национальный парк “Себежский”: научно-исследовательская работа, охрана, экологическое просвещение и развитие экологического туризма. Материалы научно-практической конференции, посвященной 10-летию национального парка “Себежский”. Псков: ПОЦНТ, 2006. С. 67–87.

Hughes K.W., Petersen R.H., Mata J.L., Psurtseva N.V., Kovalenko A.E., Morozova O.V., Lickey E.B., Blanco J.C., Lewis D.P., Nagasawa E., Halling R.E., Takehashi S., Aime M.C.,

Bau T., Henkel T. Megacollybia (Agaricales) // Reports of the Tottori Mycological Institute. 2007. V. 45. P. 1–57.

Popov E.S., Morozova O.V., Kotkova V.M., Novozhilov Yu.K., Zhurbenko M.P., Zmitrovich I.V., Kovalenko A.E. Preliminary list of fungi and myxomycetes of Leningrad Region. St. Petersburg: Treeart LLC, 2007. 56 p.

Заикина Н.А., Коваленко А.Е., Галынкин В.А., Дьяков Ю.Т., Тишенков А.Д. Основы биотехнологии высших грибов. СПб.: Проспект Науки, 2007. 336 с.

Petersen R.H., Hughes K.W., Lickey E.B., Kovalenko A.E., Morozova O.V., Psurtseva N.V. A new genus, Cruentomycena, with Mycena viscidocruenta as type species // Mycotaxon. 2008. V. 105. P. 119–136.

Морозова О.В., Светашева Т.Ю., Воронина Е.Ю., Горбунова И.А., Десятова О.А., Звягина Е.А., Кириллова О.С., Кияшко А.А., Коваленко А.Е., Малышева Е.Ф., Предтеченская О.О., Уханова И.А. Агарикоидные базидиомицеты // IX Рабочее совещание Комиссии по изучению макромицетов (Вешенская, 4–10 октября 2006 г.). Аннотированные списки видов грибов и миксомицетов / отв. ред. Е.С. Попов, Ю.А. Ребриев. Ростов-на-Дону, 2008. С. 25–32.

Богомолова Е.В., Коваленко А.Е., Кирцидели И.Ю. Сезонная динамика микобиоты каменистого субстрата и смежных местообитаний // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 5. С. 369–375.

Коваленко А.Е., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф. Филогеография как новое направление микологических исследований // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 4. С. 303–312.

Коваленко А.Е., Малышева Е.Ф., Морозова О.В. Род Camarophyllopsis в России: новые находки и новый вид C. albofloccipes // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 1. С. 54–66.

Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф., Коваленко А.Е., Громыко М.Н., Пименова Е.А. Участие Biscogniauxia maritima (Xylariaceae, Ascomycota) в усыхании дуба монгольского в Сихотэ-Алинском заповеднике // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 3. С. 217–225.

Morozova O.V., Popov E.S., Kovalenko A.E. Studies on mycobiota of Vietnam. I. Genus Entoloma: new records and new species // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 3. С. 182–200.

Колмаков П.Ю., Морозова О.В., Коваленко А.Е., Попов Е.С. Агарикоидные и гастероидные грибы // Грибы национального парка "Себежский". Труды национального парка "Себежский". Выпуск 2 / отв. ред. Г.Ю. Конечная, С.А. Фетисов. Себеж, 2012. С. 16–59.

Мельник В.А., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Александрова А.В., Коваленко А.Е. Анаморфные грибы Вьетнама. III // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. № 5. С. 316–320.

Мельник В.А., Александрова А.В., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Кузнецов А.Н., Коваленко А.Е. Анаморфные грибы Вьетнама. IV // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. № 6. С. 381–389.

Morozova O.V., Popov E.S., Kovalenko A.E. Studies on mycobiota of Vietnam. II. Two new species of Lactifluus (Russulaceae) with pleurotoid basidiomata // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. № 2. С. 92–102.

Попов Е.С., Коваленко А.Е., Гапиенко О.С., Колмаков П.Ю., Мельник В.А., Морозова О.В., Коткова В.М., Юрченко Е.О., Бондарцева М.А., Беломесяцева Д.М., Шапорова Я.А., Шабашова Т.Г., Змитрович И.В., Шабунин Д.А. Микобиота Белорусско-Валдайского поозерья / отв. ред. А.Е. Коваленко. М.; СПб.: Тов-во научных изданий КМК, 2013. 399 с.

Lodge D.J., Padamsee M., Matheny P.B., Aime M.C., Cantrell S.A., Boertmann D., Kovalenko A., Vizzini A., Dentinger B.T.M., Kirk P.M., Ainsworth A.M., Moncalvo J.-M., Vilgalys R., Larsson E., Lücking R., Griffith G.W., Smith M.E., Norvell L.L., Desjardin D.E., Redhead S.A., Ovrebo C.L., Lickey E.B., Ercole E., Hughes K.W., Courtecuisse R., Young A., Binder M., Minnis A.M., Lindner D.L., Ortiz-Santana B., Haight J., Læssøe T., Baroni T.J., Geml J., Hattori T. Molecular phylogeny, morphology, pigment chemistry and ecology in Hygrophoraceae (Agaricales) // Fungal Diversity. 2014. V. 64. P. 1–99.

Malysheva E.F., Kiyashko A.A., Kovalenko A.E. Fungi of the Russian Far East. 3. Species of Amanita (Basidiomycota) new to Russia from the Primorye Territory // Новости систематики низших растений. 2014. Т. 48. С. 152–163.

Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Коваленко А.Е., Пименова Е.А., Громыко М.Н., Бондарчук С.Н. Эктомикоризные симбионты Pinus koraiensis в лесах Центрального Сихотэ-Алиня, выявленные на основании анализа рДНК микоризных окончаний // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 6. С. 372–385.

Мельник В.А., Александрова А.В., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Кузнецов А.Н., Коваленко А.Е. Анаморфные грибы Вьетнама. V // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 3. С. 182–194.

Морозова О.В., Коваленко А.Е., Ребриев Ю.А., Малышева Е.Ф. Агарикоидные и гастероидные грибы парка Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова // Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук). Труды международной научной конференции / отв. ред. Д.В. Гельтман. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ ЛЭТИ" 2014. С. 142–149.

Федосова А.Г., Коваленко А.Е. Секция Boletus рода Boletus в России: видовой состав, морфология, экология и филогения // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 2. С. 86–106.

Crous P.W., Wingfield M.J., Guarro J., Hernández-Restrepo M., Sutton D.A., Acharya K., Barber P.A., Boekhout T., Dimitrov R.A., Dueñas M., Dutta A.K., Gené J., Gouliamova D.E., Groenewald M., Lombard L., Morozova O.V., Sarkar J., Smith M.Th., Stchigel A.M., Wiederhold N.P., Alexandrova A.V., Antelmi I., Armengol J., Barnes I., Cano-Lira J.F., Ruiz R.F.C., Contu M., Courtecuisse Pr.R., Silveira A.L. da, Decock C.A., Goes A. de, Edathodu J., Ercole E., Firmino A.C., Fourie A., Fournier J., Furtado E.L., Geering A.D.W., Gershenzon J., Giraldo A., Gramaje D., Hammerbacher A., He X.-L., Haryadi D., Khemmuk W., Kovalenko A.E., Krawczynski R., Laich F., Lechat C., Lopes U.P., Madrid H., Malysheva E.F., Marín-Felix Y., Martín M.P., Mostert L., Nigro F., Pereira O.L., Picillo B., Pinho D.B., Popov E.S., Peláez C.A.R., Rooney-Latham S., Sandoval-Denis M., Shivas R.G., Silva V., Stoilova-Disheva M.M., Telleria M.T., Ullah C., Unsicker S.B., Merwe N.A. van der, Vizzini A., Wagner H.-G., Wong P.T.W., Wood A.R., Groenewald J.Z. Fungal Planet description sheets: 320–370 // Persoonia – Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 2015. V. 34. P. 167–266.

Fedosova A.G., Kovalenko A.E. Studies on the geoglossoid fungi of Russia: the genus Leucoglossum // Mycological Progress. 2015. V. 14. Art. 5.

Malysheva E.F., Kovalenko A.E. Fungi of the Russian Far East. IV. Amanita sect. Vaginatae in the Central Sikhote-

Alin // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 3. С. 151–163.

Змитрович И.В., Столярская М.В., Калиновская Н.И., Попов Е.С., Мясников А.Г., Морозова О.В., Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Светашева Т.Ю., Бондарцева М.А., Коваленко А.Е. Макромицеты Нижне-Свирского заповедника (аннотированный список видов) / отв. ред. М.В. Столярская. СПб.: Свое издательство, 2015. 185 с.

Морозова О.В., Малышева Е.Ф., Попов Е.С., Псурцева Н.В., Федосова А.Г., Коваленко А.Е. Редкие и новые для Псковской области виды макромицетов из Изборско-Мальской долины // Новости систематики низших растений. 2015. Т. 49. С. 186–203.

Мельник В.А., Александрова А.В., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Кузнецов А.Н., Коваленко А.Е. Анаморфные грибы Вьетнама. VI // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 1. С. 33–40.

Мельник В.А., Александрова А.В., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Морозова О.В., Кузнецов А.Н., Коваленко А.Е. Анаморфные грибы Вьетнама. VII // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 4. С. 226–233.

Пименова Е.А., Громыко М.Н., Бондарчук С.Н., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Коваленко А.Е. Послепожарные сукцессии растительного покрова и эктомикоризных сообществ Pinus koraiensis в кедрово-широколиственных лесах Центрального Сихотэ-Алиня // Успехи наук о жизни. 2015. № 10. С. 87–102.

Malysheva E.F., Malysheva V.F., Kovalenko A.E., Pimenova E.A., Gromyko M.N., Bondarchuk S.N., Voronina E.Yu. Below-ground ectomycorrhizal community structure in the postfire successional Pinus koraiensis forests in the central Sikhote-Alin (the Russian Far East) // Botanica Pacifica: A Journal of Plant Science and Conservation. 2016. V. 5. № 1. P. 19–31.

Pimenova E.A., Gromyko M.N., Bondarchuk S.N., Malysheva V.F., Malysheva E.F., Kovalenko A.E. Post-fire Successions of Vegetation and Pinus koraiensis Ectomycorrhizal Communities in Korean Pine – Broadleaf Forests of the Central Sikhote-Alin // Achievements in the Life Sciences. 2016. V. 10. № 1. P. 48–56.

Zmitrovich I.V., Kovalenko A.E. Lentinoid and polyporoid fungi, two generic conglomerates containing important medicinal mushrooms in molecular perspective // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2016. V. 18. № 1. P. 23–38.

Новожилов Ю.К., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Щепин О.Н., Азаров Д.В., Змитрович И.В., Волобуев С.В., Коваленко А.Е. Скрытое разнообразие грибов и грибообразных протистов в природных экосистемах: проблемы и перспективы // Биосфера. 2016. Т. 8. № 2. С. 202–215.

Мельник В.А., Александрова А.В., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Морозова О.В., Коваленко А.Е. Анаморфные грибы Вьетнама. VIII // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 6. С. 386–393.

Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Воронина Е.Ю., Федосова А.Г., Бибиков Н.М., Киселева Д.С., Тиунов А.В., Коваленко А.Е. Микориза грушанковых (Pyrola rotundifolia, P. media и Orthilia secunda): состав грибных симбионтов и трофический статус растений // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 6. С. 350–364.

Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Кияшко А.А., Коваленко А.Е., Псурцева Н.В., Федосова А.Г., Волобуев С.В., Попов Е.С., Васильев Н.А., Сонникова А.Е., Филипова И.П. Грибы и мхи Саяно-Шушенского заповедника. Конспект флоры / отв. ред. Е.А. Шикалова. Шушенское, 2017. 172 с.

Malysheva E.F., Malysheva V.F., Voronina E.Yu., Kovalenko A.E. Diversity of fungal communities associated with mixotrophic pyroloids (Pyrola rotundifolia, P. media and Orthilia secunda) in their natural habitats // Botanica Pacifica: A Journal of Plant Science and Conservation. 2018. V. 7. № 2. P. 31–39.

Voronina E.Yu., Malysheva E.F., Malysheva V.F., Dmitriev G.V., Tiunov A.V., Kovalenko A.E. A mixotrophy is in question: new data on fungal community associated with photosynthetic terrestrial orchid Goodyera repens // Botanica Pacifica: A Journal of Plant Science and Conservation. 2018. V. 7. № 1. P. 51–61.

Zmitrovich I.V., Bondartseva M.A., Perevedentseva L.G., Myasnikov A.G., Kovalenko A.E. The Meruliaceae of Russia. II. Panus // Turczaninowia. 2018. V. 21. № 3. P. 29–44.

Мельник В.А., Александрова А.В., Новожилов Ю.К., Попов Е.С., Морозова О.В., Коваленко А.Е. Анаморфные грибы Вьетнама. IX // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 4. С. 252–258.

Очерки в Красных книгах

Цвелев Н.Н. (отв. ред.) Красная книга природы Ленинградской области. Том 2. Растения и грибы. СПб.: Мир и семья, 2000. 672 с. (13 очерков).

Носков Г.А. (отв. ред.) Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: Профессионал, 2004 (1 очерк).

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с. (4 очерка).

Гельтман Д.В. (отв. ред.) Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. СПб.: Марафон, 2018. 848 с. (11 очерков).

Гельтман Д.В. (отв. ред.) Красная книга Санкт-Петербурга. СПб.: Дитон, 2018. 568 с. (2 очерка).

Редактирование монографий

Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые; Вып. 2. Семейства альбатреллевые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые / отв. ред. А.Е. Коваленко. СПб.: Наука, 1998. 391 с.

Ивойлов А.В., Большаков С.Ю., Силаева Т.Б. Изучение видового разнообразия макромицетов / отв. ред. А.Е. Коваленко, О.В. Морозова. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2017. 160 с.

Редколлегия журнала
“Микология и фитопатология”

EDN: IZJOIX
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 214–219

ХРОНИКА

УДК 582.28(092)

К 140-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АЛЕКСАНДРА МИХАЙЛОВИЧА СИГРИАНСКОГО (1882–1967)

© 2022 г. Г. М. Мелькумов[1,*], Е. В. Рощупкина[2,], Е. А. Мелькумова[2,***]**

[1]*Воронежский государственный университет, 394018 Воронеж, Россия*
[2]*Воронежский государственный аграрный университет им. Петра I, 394087 Воронеж, Россия*
**e-mail: agaricbim86@mail.ru*
***e-mail: relvvrn@yandex.ru*
****e-mail: zemledel@agronomy.vsau.ru*

Поступила в редакцию 27.12.2021 г.
После доработки 05.02.2022 г.
Принята к публикации 24.02.2022 г.

Статья посвящена научно-педагогической, производственной и общественной деятельности Александра Михайловича Сигрианского, профессора, доктора естественных наук, заведующего кафедрой морфологии и систематики низших растений Воронежского государственного университета. Исследования ученого связаны с важными проблемами сельского хозяйства, включая изучение грибных болезней культурных растений и мер борьбы с ними.

Ключевые слова: Воронежский университет, история науки, микология, фитопатология
DOI: 10.31857/S0026364822030072

Настоящая статья посвящена научно-педагогической, производственной и общественной деятельности Александра Михайловича Сигрианского, профессора, доктора естественных наук, который в течение 5 лет (с 1937 по 1941 г.) возглавлял кафедру морфологии и систематики низших растений (в настоящее время – кафедру ботаники и микологии) Воронежского государственного университета. К сожалению, многие материалы об ученом-фитопатологе А.М. Сигрианском утрачены, и нам буквально по крупицам пришлось восстанавливать не только воронежский, но и весь период его творческой деятельности.

А.М. Сигрианский (рис. 1) родился 4 ноября 1882 года в с. Нелюбово Княгининского уезда Нижегородской губернии в многодетной семье священнослужителя. После окончания в 1904 г. средней школы проработал репетитором, а с 1905 г. – учителем начальной школы в Нижегородской губернии, позднее – в двухклассной железнодорожной школе на станции Иланская Сибирской железной дороги. Позднее А.М. Сигрианский поступил в Женевский университет (Швейцария) на естественный факультет, где проучился с 1908 по 1913 гг.

Ботаническая школа Женевского университета в то время считалась лучшей в мире. Робер Ипполит Шода (1865–1934) (рис. 2) – швейцарский ученый в области ботаники, химии и микологии в этот период проводил интересные исследования по изучению растительной клетки. Профессор медицины, фармации и ботаники Шода занимал должности директора Ботанического института,

Рис. 1. А. М. Сигрианский.

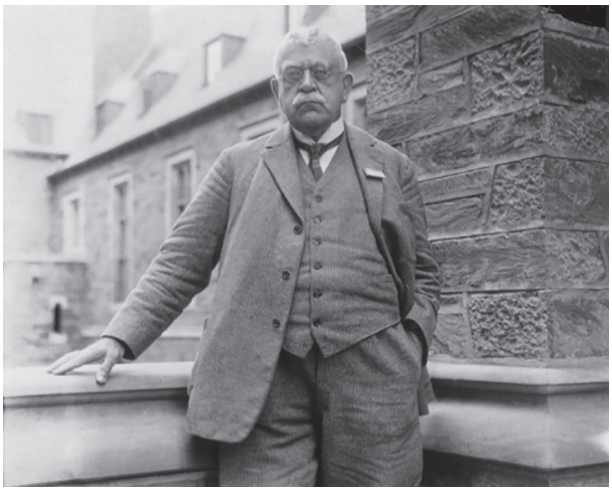

Рис. 2. Р. И. Шода.

Рис. 3. Химическая лаборатория Женевского университета, где проводил занятия и научные исследования М.С. Цвет, а спустя 10 лет – студент Александр Сигрианский.

Женевского ботанического сада и ректора Женевского университета. Он также являлся иностранным членом-корреспондентом Академии Наук СССР (с 1924 г.) и других академий наук и научных обществ. Одним из его лучших учеников стал Михаил Цвет. В 1918 г. Цвет работал в Воронежском государственном университете первым заведующим кафедрой ботаники, став впоследствии известным ученым в области хроматографии, который номинировался в январе 1918 г. на Нобелевскую премию.

В период учебы А.М. Сигрианский проявил способности к науке. Работа под руководством профессора Шода определила четкую направленность дальнейших научных изысканий молодого ученого, который после завершения курса Женевского университета (рис. 3) в 1913 г. получил диплом по специальности “Ботаника”.

После получения степени доктора естественных наук А.М. Сигрианский возвращается в Россию и работает в Физиологической лаборатории академика А.С. Фаминцына. С 1 мая 1914 г. он зачислен на должность старшего ассистента при кафедре ботаники в Воронежский сельскохозяйственный институт, где в течение четырех лет преподавал фитопатологию и вел практические занятия. Параллельно с работой в институте А.М. Сигрианский с конца апреля 1915 по июль 1916 г. заведовал станцией по борьбе с вредителями растений при губернском земстве, а в 1917–1918 учебном году преподавал фитопатологию на высших женских сельскохозяйственных курсах Воронежа.

В 1918 г. А.М. Сигрианский вместе с Б.М. Козо-Полянским сдали магистерский экзамен в Московском университете и получили квалификацию морфолога-систематика.

В конце декабря 1918 г. Александр Михайлович вместе с женой Натальей Даниловной Вейсблятт-Сигрианской и четырехлетним сыном Юрием переезжает в Нижний Новгород для преподавания в университете. Из Воронежа на новое место работы он перевозит лабораторную посуду и гербарные образцы культурных растений.

В начале 1919 г. на базе Крестовоздвиженского монастыря организован Ботанический сад, заведующим которого назначили А.М. Сигрианского, а садовником и его помощником – А.И. Малиера. К сожалению, в годы Гражданской войны Сад прекратил свое существование (Yulova, Okhapkin, 2022) и только в 1930-е гг. был воссоздан.

В мае 1919 г. ученый осуществляет экскурсии в окрестностях Нижегородской губернии, пополняя гербарий для научно-исследовательской и учебной работы. В этот период кафедра Ботаники Нижегородского университета была разделена на две: 1) кафедру анатомии и физиологии растений, заведующим которой стал биохимик и физиолог растений профессор С.Л. Иванов, и 2) кафедру морфологии и систематики растений, которую возглавил А.М. Сигрианский, который тогда же заведовал лабораторией для практических занятий по ботаническим и зоологическим дисциплинам. Для оснащения новой кафедры и лаборатории А.М. Сигрианский отправляется в крупные города России: Москву, Петроград, Ригу, Киев, Харьков, где приобретает необходимое оборудование и книги.

С февраля 1920 г. А.М. Сигрианский становится помощником декана биологического факультета Нижегородского университета, дважды избирается членом правления.

В условиях разрухи и голода в Поволжье в 1921–1922 учебном году была ликвидирована часть факультетов, а в октябре 1921 г. Совет университета принял решение о присоединении био-

логического факультета к медицинскому с утверждением акта передачи всех кафедр, лабораторий и кабинетов биологического факультета к медицинскому вместе со списками студентов I–II курсов и конкретных преподавателей (Veselov, Yulova, 2011). По-видимому, в связи с этими событиями А.М. Сигрианский и другие ведущие преподаватели вынуждены были в сентябре 1922 г. покинуть университет и Нижний Новгород по собственному желанию.

Уход из университета связан еще и с тем, что Александр Михайлович происходил из семьи священнослужителей. Его родители: отец – Михаил Феофанович Сигрианский (1850 г.р.), мать – Мария Петровна Троицкая (1854 г.р.), а также их дети – дочери, воспитанные богопослушными, впоследствии вышли замуж за служителей церкви. В период Гражданской войны и после людей заставляли вступать в колхозы; в это же время в стране происходят гонения на служителей церкви. Летом 1918 г. отец А.М. Сигрианского Михаил Феофанович арестован, а позже без суда расстрелян. В связи с этими событиями, чтобы не подвергать своих близких опасности, А.М. Сигрианский с семьей уезжает.

В 1922 г. государственным ученым советом при Наркомпросе он утвержден профессором в составе кафедры биологии Ярославского государственного университета. Из-за болезни горла А.М. Сигрианский был вынужден перейти на административную и исследовательскую работу. С конца 1922 г. он работал в системе Наркомзема РСФСР сначала в отделе защиты растений, а затем с 1926 г. в научно-исследовательской лаборатории Всероссийского института защиты растений (ВИЗР) с последующим (1931 г.) прикомандированием в Среднеазиатский филиал института.

В 1931–1933 гг. А.М. Сигрианский работал в НИИ каучука и гуттаперчи, а с осени 1933 г. вернулся к преподавательской работе, будучи приглашенным профессором кафедры агрономии в Московскую коммунистическую сельскохозяйственную школу. Квалификационной комиссией Комвуза по совокупности работ он был представлен к степени доктора сельскохозяйственных наук.

В 1920–30-е гг. А.М. Сигрианский издает научные публикации в соавторстве с крупными зарубежными учеными. Среди них совместная с Генрихом Клебаном (1859–1942) статья по диагностике грибных заболеваний растений, изданная в нашей стране в 1926 г. Г. Клебан – известный немецкий миколог, фитопатолог и ботаник, почетный профессор Гамбургского университета.

Ряд работ практического характера Александр Михайлович публикует в период 1929–1933 гг., в их числе “Как уберечься от головни”, “Хранение овощей в колхозах”, “Агроправила по выращиванию картофеля”, и др. В этих публикациях приводится информация об основных методах и правилах проращивания и сохранения семян и плодов зерновых и овощных культур в естественных и искусственных условиях. Целая серия научных статей выходит в Ижевске на удмуртском языке, поэтому можно предположить, что он со своей семьей жил и работал именно в Удмуртской республике, однако запрос в архивное хранилище не предоставил никаких сведений. Есть сведения, что жена Сигрианского Наталья Даниловна также проводила в этот период научные исследования в центральных районах бывшего СССР (Gorlenko, 1989).

В 1937 г. А.М. Сигрианский вновь возвращается в Воронеж по приглашению на заведование кафедрой морфологии и систематики низших растений Воронежского университета (Extract.., 1937), сменив на этом посту профессора М.С. Уткина, который был переведен на должность зав. кафедрой в Луганский сельскохозяйственный институт. Наряду с заведованием, он ведет основные курсы по специальности и руководит курсовыми работами выпускников. В учебно-производственной работе кафедры профессор А.М. Сигрианский проявил себя как весьма опытный педагог и организатор, сумевший обеспечить высокую усвояемость студентами изучаемых предметов.

В газете Воронежского государственного университета (ВГУ) “За научные кадры” (№ 23 от 21 апреля 1937 г.) в рубрике “Защита диссертации” опубликована информация о защите кандидатской диссертации ученика А.М. Сигрианского, Никифора Андриановича Черемисинова на тему “Микозы Тау-сагыза – одного из основных каучуконосов”. На публичной защите присутствовали известные ученые, которые задавали вопросы соискателю, высказывали некоторые замечания и пожелания. После доклада и ответов на вопросы развернулись оживленные прения. В числе выступавших были Б.М. Козо-Полянский, А.М. Сигрианский, М.С. Дунин и др. (Dissertation defense.., 1937). Впоследствии именно Н.А. Черемисинову Сигрианский передает заведование кафедрой морфологии и систематики низших растений, который руководил кафедрой с 1941 по 1942, и с 1945 по 1950 гг.

В 1940–1942 гг. А.М. Сигрианский работал деканом биологического факультета Воронежского государственного университета (Extract.., 1940). В эти годы А.М. Сигрианский активно работает над изучением видов головневых грибов на зерновых культурах, в результате которых в 1941 г. открывает новый для науки вид *Tiletia lepturi* Sigr.

Во время Великой Отечественной войны с группой профессорско-преподавательского состава сотрудники факультета были эвакуированы в г. Елабугу (Татарстан). Местом спасения сотрудников Ленинградского и Воронежского университетов стал Елабужский учительский институт, который в эти суровые годы радушно их принял.

Рис. 4. Здание Елабужского учительского института, в котором в 1942–1943 гг. размещался ВГУ.

Из Воронежского университета выехали восемь профессоров, 17 доцентов, 11 ассистентов, семь сотрудников, 56 студентов, которые 5 сентября 1942 г. прибыли в Елабугу, где заняли первый этаж здания Елабужского учительского института, а на четвертом этаже располагалось общежитие (Burdina, 2018).

В связи с эвакуацией вузов страны в тыловые р-ны, в здании Елабужского учительского института (рис. 4), кроме Ленинградского и Воронежского университетов, размещались еще и другие учебные заведения – Елабужское педагогическое училище, переведенное из Казани, и курсы радиотелеграфистов, что естественно создавало материально-технические трудности в работе. Дневниковые записи описывают пребывание Ростислава Александровича Сегедина (1922–2012) в Елабуге в 1943 г. (рис. 5). С января по июнь он жил и оканчивал IV курс геологического факультета Воронежского университета в здании Елабужского института КФУ, в дальнейшем заслуженный геологоразведчик Казахской ССР.

За три недели на новом месте преподаватели и студенты ВГУ создали свои лаборатории, решили целый ряд бытовых и хозяйственных вопросов, провели новый набор студентов и 1 октября начали учебную и научную жизнь в университете. Преподаватели по совместительству еще работали и в учительском институте. Учеба для студентов и преподавателей проходила в очень сложных военных условиях. Не хватало продовольствия, оборудования и материалов для выполнения лабораторных занятий. Из воспоминаний студентки 3 курса (впоследствии доцента кафедры Морфологии, систематики и географии растений) М.И. Николаевой: “..чашки Петри для микробиологических опытов приходилось стерилизовать прямо в печке”. Далее она продолжает: “несмотря на то, что в конце января – начале февраля 1943 г. Воронеж был полностью освобожден от немецко-фашистских захватчиков, университет оставался в Елабуге до осени 1943 г.” (Melkumov, 2021).

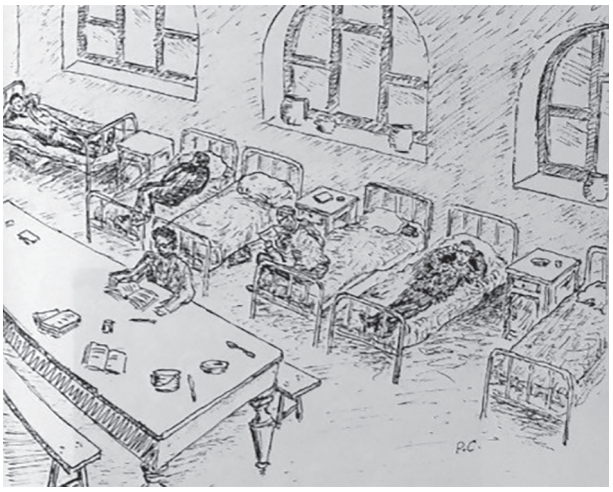

Рис. 5. Комната в общежитии Елабужского учительского института (рисунок Р. Сегедина 1943 г.).

С осени 1942 по 1943 г. профессор А.М. Сигрианский читал биологию и зоологию на естественно-географическом факультете. По совместительству он заведовал кафедрой сразу двух университетов – Воронежского и Ленинградского.

В течение этого учебного года были проведены две научные конференции и весенняя сессия. Сотрудники университета, помимо учебной, проводили в Елабуге большую общественную работу, выступая с научно-популярными докладами и оказывая практическую помощь местным предприятиям. Несмотря на очень тяжелую обстановку в начале учебного года, коллектив университета справлялся со своими задачами по подготовке кадров, выпустив 27 специалистов. Научная деятельность и высокий патриотизм ученых Воронежского и Ленинградского университетов имели практические результаты для фронта, промышленности и сельского хозяйства г. Елабуги.

25 января 1943 г. Воронеж был полностью освобожден от немецких захватчиков, однако только 24 сентября Совнарком принял решение о реэвакуации ВГУ в г. Воронеж (химфак и первый курс биологического, а также пятый курс физико-математического факультетов) и г. Липецк (географический, геологический, физико-математический, историко-филологический и биологический факультеты, начиная со второго курса).

В Воронеже было разрушено более 90% зданий, включая корпуса университета и студенческие общежития, в связи с чем руководство в октябре 1943 г. принимает решение: ВГУ переехать из Елабуги в Липецк, который до 1954 года относился к Воронежской обл.

В послевоенные годы Александр Михайлович трудился на Московской станции защиты растений, где проводил научные исследования по изучению клевера и других бобовых растений (Gor-

lenko, 1989). В 1958 г. произошла реорганизация ряда научных учреждений, включая и станцию защиты растений, которая перешла составной частью в организованный Всесоюзный научно-исследовательский институт фитопатологии (пос. Голицино Одинцовского р-на Московской обл.) (Zakharenko et al., 2009).

Научные изыскания А.М. Сигрианского охватывали важные проблемы сельского хозяйства, включая изучение грибных болезней культурных растений и мер борьбы с ними. Исследования А.М. Сигрианского носили также прикладной характер, в частности его рекомендации по проращиванию и сохранению семян и плодов зерновых и овощных культур в естественных и искусственных условиях ценятся производственниками и в настоящее время.

Александр Михайлович Сигрианский отличался высокой интеллигентностью, обаянием, везде, где трудился, пользовался уважением и любовью сотрудников институтов, студентов и производственников.

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ А. М. СИГРИАНСКОГО

Сигрианский А.М. О грибных болезнях сельскохозяйственных растений. М.: Экон. жизнь, 1923. 21 с.

Сигрианский А.М. Спорынья. М.: Новая деревня, 1925. 16 с.

Сигрианский А.М. Головня и меры борьбы с нею. М.: Новая деревня, 1925. 64 с.

Сигрианский А.М. Что такое головня и как с ней бороться. М., 1925. 64 с.

Сигрианский А.М. Грибные болезни сельскохозяйственных растений. М.: Экон. жизнь, 1925. 21 с.

Сигрианский А.М., Никольский В.В., Парфентьев И.А. и др. Болезни и вредители хлопчатника. М.: Глав. хлопков. ком., 1925. 128 с.

Клебан Г., Сигрианский А.М. Диагностика грибных заболеваний растений. Методы искусственного заражения грибами. Культура грибов. М.; Л.: Госиздат, 1926. 224 с.

Сигрианский А.М. Картофельная плесень. М.: Новая деревня, 1926. 16 с.

Негер Ф.В. Болезни древесных пород / под ред. А.М. Сигрианского. М.: Гос. технич. изд-во, 1927. 152 с.

Сигрианский А.М. Как хранить зимой корне- и клубнеплоды. М.: Новая деревня, 1927. 20 с.

Сигрианский А.М. Спорынья и пьяный хлеб. М.: Новая деревня, 1929. 20 с.

Сигрианский А.М. Головня: как от нее уберечься. М.: Новая деревня, 1929. 32 с.

Сигрианский А.М. Как и отчего болеет картофель. М.; Л.: Гос. с.-х. изд-во, 1930. 32 с.

Сигрианский А.М. Хранение овощей в колхозах. М.; Л.: Гос. с.-х. изд-во, 1930. 16 с.

Сигрианский А.М. Головня сельскохозяйственных растений. Л.-М.: Государственное издательство, 1930. 112 с.

Сигрианский А.М. Как протравливать зерно порошками. М.; Л.: Гос. с.-х. изд-во, 1930. 4 с.

Адрианов А.П., Парфентьев И.А., Сигрианский А.М., Сигрианская Н.Д. Новое в борьбе с болезнями и вредителями растений. М.; Л.: Гос. изд-во, 1930. 228 с.

Сігрыянскі А.М. Ражкі і дурмап'ян: пераклап з расійскай мовы. Мінск: Беларускае дзяржаўнае выдавецтва, 1930. 29 с.

Губерт М. Основы защиты растений / пер. с англ. *И.К. Романович*; ред. *А.М. Сигрианский*. М.–Л.: Государственное издательство сельскохозяйственной и колхозно-кооперативной литературы, 1931. 303 с.

Сигрианский А.М. Головня сельскохозяйственных растений. М.: Сельколхозгиз, 1931. 126 с.

Сигрианский А.М. Колхозын бакча емышез утялтон. Ижкар: Удкнига, 1931. 15 с.

Сигрианский А.М. Спорынья и пьяный хлеб. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. и колхоз.-кооп. лит-ры, 1931. 30 с.

Сигрианский А.М. Кызи да мый вöсна висьö картупель. Сывтывкар: Коми госиздат, 1932. 42 с.

Траппман В. Борьба с вредителями: основы и методы защиты растений / пер. с нем. под ред. *А.М. Сигрианского*. М.; Л.: Сельхозгиз, 1932. 380 с.

Доброзракова Т.Л., Наумов Н.А., Летов А.С. Справочник агронома по борьбе с болезнями сельскохозяйственных растений / под общ. ред. *А.М. Сигрианского*; отв. ред. *И.А. Зеленухина*. Москва: ОГИЗ Государственное издательство колхозной и совхозной литературы, 1936. 615 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Burdina G.M. Yelabuga State Teachers' Institute during the Great Patriotic War (to the 120th anniversary of its foundation). Gasyrlar avazy – Echo of Centuries. 2018. № 3. P. 113–124 (in Russ.).

Dissertation defense. VSU newspaper "For scientific personnel". 1937. № 23 (200) (in Russ.).

Extract from Order № 233 of Voronezh State University dated 4.09.1937. On the appointment of A.M. Sigriansky as acting head of the Department of morphology and systematics of lower plants of the Voronezh state university (in Russ.).

Extract from Order No. 408 of the Rector of Voronezh State University dated 2.11.1940. On the appointment of A.M. Sigriansky as Dean of the Biology faculty at the Voronezh State University (in Russ.).

Gorlenko M.V. Essays on the history of Soviet phytopathology. Nauka, Moscow, 1989 (in Russ.).

Melkumov G.M. Maria Ivanovna Nikolaeva (1920–2015) – mycologist of the XX century: a collection of memoirs. Voronezh State Pedagogical University, Voronezh, 2021 (in Russ.).

Veselov A.P., Yulova G.A. The Biological Faculty of the Nizhny Novgorod State University is 95 years old. Vestnik Nizhegorodskogo universiteta imeni N.I. Lobachevskogo. 2011. № 2. P. 5–15 (in Russ.).

Yulova G.A., Okhapkin A.G. History of the Department of botany of the Nizhny Novgorod State University. Institute of Biology and Biomedicine. Department of Botany and Zoology. 2022. http://www.ibbm.unn.ru/o-fakultete/struktura/kafedry/kafedra-buhgalterskogo-ucheta (in Russ.).

Zakharenko V.A., Pavlyushin V.A., Novozhilov K.V. Russian Agricultural Academy – 80 years. Zashchita i karantin rasteniy. 2009. № 9. P. 14.

Бурдина Г.М. Елабужский государственный учительский институт в годы Великой Отечественной войны (к 120-летию со дня основания) // Гасырлар авазы – Эхо веков. 2018. № 3. С. 113–124.

Веселов А.П., Юлова Г.А. (Veselov, Yulova) Биологическому факультету ННГУ 95 лет // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2011. № 2. С. 5–15.

Выписка из приказа № 233 по Воронежскому государственному университету от 04.09.1937 года. О назначении А.М. Сигрианского исполняющим обязанности заведующего кафедрой морфологии и систематики низших растений биофака ВГУ (Extract).

Выписка из приказа № 408 ректора Воронежского Государственного университета от 2.11.1940 года. О назначении А.М. Сигрианского деканом биологического факультета ВГУ (Extract).

Горленко М.В. (Gorlenko) Очерки по истории советской фитопатологии / под ред. член-корр. АН СССР Л.Н. Андреева. М.: Наука, 1989. С. 7–29.

Захаренко В.А., Павлюшин В.А., Новожилов К.В. (Zakharenko) Россельхозакадемии – 80 лет // Защита и карантин растений. 2009. № 9. С. 14.

Защита диссертации (Dissertation) // Газета ВГУ "За научные кадры". 1937. № 23 (200).

Мелькумов Г.М. (Melkumov) Мария Ивановна Николаева (1920–2015) – миколог XX века: сборник воспоминаний. Воронеж: ФГБОУ ВО Воронежский ГАУ, 2021. 67 с.

Юлова Г.А., Охапкин А.Г. (Yulova, Okhapkin) История кафедры ботаники ННГУ // Институт биологии и биомедицины. Кафедра ботаники и зоологии. http://www.ibbm.unn.ru/o-fakultete/struktura/kafedry/kafedra-buhgalterskogo-ucheta. Дата обращения: 03.02.2022.

To the 140th Anniversary of Aleksandr Mikhaylovich Sigrianskiy (1882–1967)

G. M. Melkumov[a,#], E. V. Roshchupkina[b,##], and E. A. Melkumova[b,###]

[a] *Voronezh State University, Voronezh, Russia*

[b] *Voronezh State Agrarian University, Voronezh, Russia*

[#]*e-mail: garicbim86@mail.ru*

[##]*e-mail: relvvrn@yandex.ru*

[###]*e-mail: zemledel@agronomy.vsau.ru*

The present paper is devoted to the scientific, pedagogical, industrial and social activities of Aleksandr Mikhailovich Sigrianskiy, professor, doctor of sciences, head of the department of morphology and systematics of lower plants of the Voronezh State University. The scientist's research is related to important problems of agriculture, including the study of fungal diseases of cultivated plants and measures to combat them.

Keywords: history of science, mycology, phytopathology, Voronezh University

EDN: RFUCPG
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 220–222

ADDENDA

УДК 582.28 : 581.95(470 + 571)

"NEW SPECIES FOR REGIONAL MYCOBIOTAS OF RUSSIA. 6. REPORT 2021": DRAWINGS OF NEW SPECIES TO RUSSIA

© 2022 г. S. V. Volobuev[1,*], S. Yu. Bolshakov[1], Yu. R. Khimich[2], A. G. Shiryaev[3], Yu. A. Rebriev[4], K. O. Potapov[5], E. S. Popov[1], V. I. Kapitonov[6], M. A. Palamarchuk[7], L. B. Kalinina[1], D. A. Kosolapov[7], I. V. Stavishenko[3], L. G. Perevedentseva[8], V. A. Vlasenko[9], O. N. Ezhov[10], D. V. Kirillov[7], V. N. Botyakov[11], E. A. Palomozhnykh[1], V. S. Botalov[12], E. A. Zvyagina[13,14], T. Dejidmaa[15], A. V. Leostrin[1], A. A. Efimova[16], E. A. Borovichev[2], N. V. Shakhova[1], A. S. Shishigin[17], A. V. Vlasenko[9], and I. V. Zmitrovich[1]

[1]*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 Saint Petersburg, Russia*

[2]*Institute of North Industrial Ecology Problems – subdivision of the Federal Research Centre "Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences", 184209 Apatity, Russia*

[3]*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 620144 Ekaterinburg, Russia*

[4]*Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 344006 Rostov-on-Don, Russia*

[5]*Kazan (Volga Region) Federal University, 420008 Kazan, Russia*

[6]*Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 626152 Tobolsk, Russia*

[7]*Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 167982 Syktyvkar, Russia*

[8]*Perm State University, 614990 Perm, Russia*

[9]*Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 630090 Novosibirsk, Russia*

[10]*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, 163000 Arkhangelsk, Russia*

[11]*Saint Petersburg Mycological Society, 190005 Saint Petersburg, Russia*

[12]*Perm State Agricultural and Technological University named after Academician D.N. Pryanishnikov, 614000 Perm, Russia*

[13]*Lomonosov Moscow State University, 119991 Moscow, Russia*

[14]*Surgut State University, 628412 Surgut, Russia*

[15]*Plant Protection Research Institute of Mongolia, 17024 Ulaanbaatar, Mongolia*

[16]*Kostroma State Historical, Architectural and Art Museum-Reserve (Department of Nature), 156000 Kostroma, Russia*

[17]*Perm State Humanitarian Pedagogical University, 614000 Perm, Russia*

**e-mail: sergvolobuev@binran.ru*

DOI: 10.31857/S0026364822030138

In 2021, the sixth paper devoted to findings of fungi new to regions of Russia was published (Volobuev et al., 2021). The images of basidiomata and their microscopic features for new species to Russia are presented below (Fig. 1). These species are *Favolaschia calocera*, *Hygrophorus exiguus*, and *Laetisaria lichenicola*.

REFERENCES

Volobuev S.V., Bolshakov S.Yu., Khimich Yu.R. et al. New species for regional mycobiotas of Russia. 6. Report 2021. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (6). P. 411–422. https://doi.org/10.31857/S0026364821060131

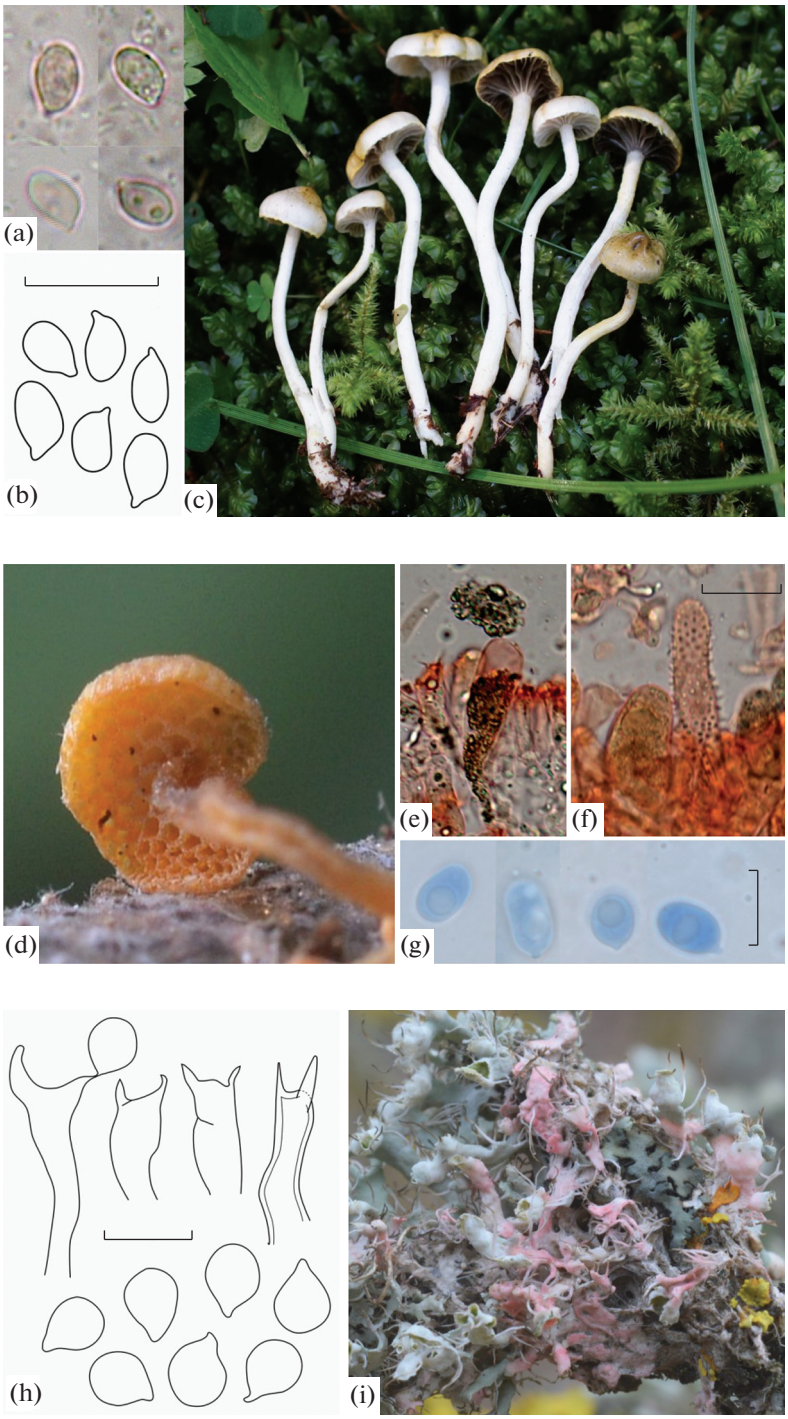

Fig. 1. Fruit bodies of new to Russia species of macrofungi: a–c – *Hygrophorus exiguus* LE F-332070 (a, b – basidiospores, c – basidiomata, photo by L.B. Kalinina); d–g – *Favolaschia calocera* LE 321852 (d – basidioma, photo by V.N. Botyakov, e – gloeocystidium, f – acanthocystidium, g – basidiospores); h–i – *Laetisaria lichenicola* LE 321854 (h – basidia and basidiospores, i – basidiomata developing on the thallus of *Physcia adscendens*, photo by V.N. Botyakov). Scale bar – 10 μm.

“Новые виды для региональных микобиот России. 6. Информационное сообщение – 2021”: Иллюстрации новых для России видов

С. В. Волобуев[a,#], С. Ю. Большаков[a], Ю. Р. Химич[b], А. Г. Ширяев[c], Ю. А. Ребриев[d], К. О. Потапов[e], Е. С. Попов[a], В. И. Капитонов[f], М. А. Паламарчук[g], Л. Б. Калинина[a], Д. А. Косолапов[g], И. В. Ставишенко[c], Л. Г. Переведенцева[h], В. А. Власенко[i], О. Н. Ежов[j], Д. В. Кириллов[g], В. Н. Ботяков[k], Е. А. Паломожных[a], В. С. Боталов[l], А. С. Шишигин[h], Е. А. Звягина[m, n], Т. Дэжидмаа[o], А. В. Леострин[a], А. А. Ефимова[p], Е. А. Боровичев[b], Н. В. Шахова[a], А. В. Власенко[i], И. В. Змитрович[a]

[a]*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия*

[b]*Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра “Кольский научный центр Российской академии наук”, Апатиты, Россия*

[c]*Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия*

[d]*Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия*

[e]*Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия*

[f]*Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения РАН, Тобольск, Россия*

[g]*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар, Россия*

[h]*Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия*

[i]*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия*

[j]*Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова РАН, Архангельск, Россия*

[k]*Санкт-Петербургское микологическое общество, Санкт-Петербург, Россия*

[l]*Пермский государственный аграрно-технологический университет им. акад. Д.Н. Прянишникова, Пермь, Россия*

[m]*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

[n]*Сургутский государственный университет, Сургут, Россия*

[o]*Научно-исследовательский институт защиты растений Монголии, Улан-Батор, Монголия*

[p]*Костромской музей-заповедник (отдел природы), Кострома, Россия*

[#]*e-mail: sergvolobuev@binran.ru*

EDN: EYKMJG
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 223–227

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

DOI: 10.31857/S0026364822030096

I. ОБЩАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Журнал “Микология и фитопатология” (ISSN 0026-3648) – ведущее в России рецензируемое научное периодическое издание, публикующее результаты научных исследований в области микологии и фитопатологии. Журнал индексируется библиометрической системой Scopus, публикуемые в нем материалы учитываются ВАК. Интернет-сайт редколлегии журнала имеет адрес: http://www.binran.ru/journals/mif/.

Журнал выходит 6 раз в год. Языки публикации: русский, английский. Плата за публикацию не взимается. Цветные иллюстрации сохраняются в электронных авторских оттисках, в печатной версии журнала число цветных иллюстраций ограничено.

Журнал публикует статьи по всем основным разделам науки о грибах: оригинальные работы, обзорные статьи, дискуссионные статьи, хронику и информацию, рецензии, сообщения о новых методах исследования, новых находках, исправления и дополнения.

Для рассмотрения редколлегией рукописи статьи авторам необходимо предоставить в редакцию следующие материалы:

1) электронный вариант текста статьи, включающий на последних страницах также таблицы и внедренные рисунки (рисунки, содержащие фотоматериалы высокого разрешения, прилагаются отдельными jpeg-файлами);

2) электронный вариант сведений об авторах с внедренной подписью автора-корреспондента и декларацией отсутствия/наличия конфликта интересов.

После принятия статьи авторов к печати авторам по электронной почте направляется форма лицензионного договора с соответствующими текущему моменту реквизитами.

Все материалы присылаются по электронной почте на адрес редколлегии: journal.mif@mail.ru

При подготовке и направлении рукописей статей в журнал редакция просит авторов руководствоваться изложенными ниже правилами. Рукописи, оформленные без соблюдения этих правил, редакционной коллегией не рассматриваются.

II. ТЕМАТИКА ПУБЛИКАЦИИ

В журнале “Микология и фитопатология” печатаются статьи по всем основным разделам науки о грибах и грибных болезнях растений:

– ранее не опубликованные работы (результаты наблюдений, экспериментальные и теоретические работы, таксономические ревизии, разработки новых методов исследования);

– обзорные статьи с критическим анализом литературных данных;

– краткие сообщения, флористические находки;

– хроника и информация;

– критика и библиография;

– дополнения и коррекции к ранее опубликованным работам.

III. ТРЕБОВАНИЯ К СОДЕРЖАНИЮ

При оформлении систематических обзоров и описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (ICN). Описания новых таксонов публикуются только после их регистрации в базе данных MycoBank (http://www.mycobank.org) и присвоения им учетного номера, который обязательно указывается в рукописи.

В рукописях статей по систематике и биоразнообразию грибов крайне желательно (при описании новых видов – обязательно) указывать акронимы гербариев и коллекций культур, а также названия учреждений, где хранятся образцы. При этом при цитируемых образцах должны быть приведены их номера (если есть), под которыми они хранятся в гербариях. Для флористических находок необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – точным указанием географических координат).

Полученные авторами и упоминаемые в рукописи нуклеотидные последовательности должны быть предварительно депонированы в любой из следующих баз данных: DDBJ/EMBL/GenBank. В тексте следует ссылаться на учетный номер последовательности.

Статьи на английском языке редакцией приветствуются. Для статей на русском языке рекомендуется приведение обширного англоязычного резюме – реферата (см. раздел IV).

IV. ОБЪЕМ И СТРУКТУРА ПУБЛИКАЦИИ

Рекомендуемый размер рукописи – не более 20 страниц формата А4, включая список литературы, таблицы и рисунки. Текст набирается 12-м кеглем шрифтом Times New Roman[1] через 1.5 интервала (но без интервалов между параграфами) с полями слева, сверху и снизу 2 см, справа – 1.5 см. Все страницы рукописи нумеруются. Рисунки подготавливаются в оригинальном размере для размещения по ширине полосы (17.5 см) или колонки (8.5 см). Объем рисунков подсчитывается исходя из их количества, которое можно разместить на странице формата А4 (в объеме статьи подсчитывается количество страниц, заполненных рисунками).

Текст рукописи начинается с индекса УДК (руководства по индексации имеются в научных библиотеках), затем следует название, набранное в основе строчными буквами (затем переводятся в прописные автоматически), на следующей строке – знак копирайта, и.о. и фамилия авторов с надстрочными отсылками к учреждениям и указанием звездочкой автора-корреспондента, на следующих строках – указание учреждения, почтового индекса, города и страны, отдельной строчкой – электронный адрес автора-корреспондента. После пустой строки петитом набирается русскоязычное резюме, через строку – ключевые слова, упорядоченные по алфавиту без точки в конце. Размещая материалы на титульной странице, следует сверяться с дизайном титульной страницы статьи в последних выпусках журнала.

Статья должна быть ясно изложена и четко структурирована. При этом необходимо придерживаться следующей структуры текста:

– резюме на русском языке;

– ключевые слова (не менее четырех) на русском и английском языках;

– краткое введение с постановкой задачи (начинается всегда с новой страницы);

– материалы и методы;

– результаты;

– обсуждение и заключение;

– благодарности, ссылки на поддержку фондов;

– список литературы;

– английское название (строчными буквами, но каждое слово с прописной буквы), авторские данные и резюме;

– таблицы (каждая на отдельной странице);

– подписи к рисункам (на отдельной странице);

– рисунки, внедренные в текст над соответствующей подписью (фотографии с высоким разрешением можно приложить как отдельные jpeg-файлы).

[1] Вместо литеры “ё” используется литера “е”.

При изложении оригинальных данных рекомендуется использовать подзаголовки: “Введение”, “Материалы и методы”, “Результаты”, “Обсуждение” и “Список литературы”.

Заглавие статьи должно быть максимально кратким и четко отражать ее содержание. При включении названия таксона(ов) в заглавие, автора(ов) таксона указывать в нем не следует.

Информация об авторах. Необходимо корректное и качественное представление названий организаций и места работы авторов – **как на русском (в начале рукописи), так и на английском (в конце рукописи) языках.** Единственно верный вариант такого представления – полное (и полное переводное) официально принятое название организации с указанием ведомства, а также города и страны. При этом следует указывать только ту часть названия организации, которая относится к понятию юридического лица, т.е. не указывать названий кафедры, лаборатории, другого структурного подразделения внутри организации. Аббревиатуру допускается применять только вместе с полным названием организации. Не следует переводить на английский язык преамбулы к названиям, определяющие тип, статус организации (ФГБУН, ФГОУ, ФГУП и т.п.). Например: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия; Komarov Botanical Institute RAS, 197376 St. Petersburg, Russia.

Резюме (без подзаголовка “Резюме”) необходимо представить в достаточно развернутом виде – в особенности это относится к его англоязычному варианту, поскольку для международного сообщества он будет являться чаще всего основным источником данных. Именно поэтому допускается расширение английского реферата до необходимого объема для охвата всех основных результатов. В нем должны быть четко и конкретно перечислены основные результаты, выводы, при необходимости – методы и объекты. Не рекомендуется использование формулировок типа “в статье рассмотрены вопросы... и обсуждается проблема..”. Написание реферата – важная составляющая цитируемости работы в мировой научной периодике.

Во **Введении** необходимо четко определить круг рассматриваемых в статье вопросов и лаконично описать суть исследуемой проблемы. Завершается введение постановкой цели исследовательской работы (обзора литературы).

Материалы и методы. В данном разделе необходимо привести список и характеристики (происхождение образцов, даты сбора и т.п.) использованного материала, последовательно перечислить все использованные в работе методы. Для общераспространенных методов достаточно привести ссылки на источники данных. Для менее популярных методов необходимо изложить их суть и/или особенности использованных модификаций. Но-

вые, малораспространенные и оригинальные методы должны быть описаны достаточно подробно для воспроизведения их другими научными коллективами. При необходимости приводятся схемы экспериментов, маршруты экспедиций и т.п.

Результаты. В данном разделе должны быть развернуто представлены полученные данные. Важным является выбор наиболее простой и доступной для читателя формы представления данных (текстовая, графическая или табличная). Включение в данный раздел фрагментов текста, описывающих методы, не рекомендуется.

Обсуждение. В данном разделе дается интерпретация, сравнение и обсуждение полученных данных. Включение в данный раздел фрагментов текста, описывающих методы, также не рекомендуется.

Заключение. В некоторых случаях полезно изложение в тезисной форме основных результатов исследования и выводов, которые целесообразно представить в данном разделе работы.

V. ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ ТЕКСТА

1. Файлы

Текст присылается в редакцию в виде отдельного файла. При подготовке текста для журнала на компьютере рекомендуется использовать текстовый редактор Microsoft Word (расширение *doc, для рисунков – *jpeg). Файлы с другими расширениями и zip-архивы редакцией не рассматриваются.

Для растровых изображений (в т.ч. фотографий) желательно использовать формат JPEG (показатель качества не ниже 10), но для векторных рисунков и диаграмм допускаются форматы EPS или CDR.

2. Текст

Текст набирается через 1.5 интервала без дополнительных интервалов между параграфами с абзацным отступом в 1 см. Цвет текста – черный **("авто")**, без подчеркивания. Не допускается копирование частей текста из интернета и пометка текстовых фрагментов как гиперссылок (за исключением гиперссылок у номеров DOI в списке литературы).

Написание фамилий авторов названий таксонов должно быть выверено в соответствии с рекомендациями работы "Авторы названий грибов" (Kirk, Ansell, 1992 – см., например, сайт http://www.indexfungorum.org/Names/AuthorsOfFungalNames.asp). Автор вида указывается только при первом упоминании или в списках видов.

Актуальность всех видовых названий грибов и правильность их написания должны быть выверены с помощью номенклатурных баз данных MycoBank (http://www.mycobank.org/mycotaxo.aspx) или Index Fungorum (http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp). При использовании синонимов, отличных от приведенных в базах данных, автор должен быть готов предоставить рецензенту ссылки на соответствующие таксономические публикации.

В тексте рукописи сокращения необходимы в следующих случаях: а) единицы измерения; б) географические и физико-географические термины; в) латинское название рода при повторном упоминании латинского названия вида или перечислении видов одного рода. Например: *Aspergillus niger*, *A. flavus*, *A. terreus*, г) названия учреждений при первом упоминании в тексте даются полностью, и сразу же в скобках указываются их общепринятые сокращения, которыми пользуются в дальнейшем тексте. Например: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (БИН), повторно: БИНа, в лаборатории БИНа и т.д., наиболее общепринятые аббревиатуры даются без расшифровки. Например: РФФИ, РАН, ДНК, ПЦР, КОЕ и т.п.

Все величины должны быть выражены в единицах измерения, утвержденных ГОСТами или в Международной системе единиц (СИ).

В качестве разделителя в десятичных дробях используется точка, а не запятая.

Видовое название набирается светлым курсивом. Полужирный шрифт используется только при описании нового вида или номенклатурном оформлении новой комбинации.

Цитирование авторов таксонов осуществляется по стандартам, принятым в "Определителе грибов России", например:

Perichaena minor (G. Lister) Hagelst., Mycologia 35: 130, 1943.

В случае использования в ходе выполнения исследования приборов, выбор которых мог повлиять на результаты работы, а также новых и уникальных приборов, в рукописи должны быть указаны их марки и в скобках фирма и страна-производитель.

3. Таблицы

Таблицы, если их больше одной, должны иметь порядковые номера (например: Таблица 2), на которые следует ссылаться в тексте (например: табл. 2). Каждая таблица и все графы в ней должны иметь заголовки. Сокращения слов (кроме общепринятых) в таблицах не допускаются. Содержание таблиц не должно дублировать текст. Все таблицы должны быть напечатаны на отдельных страницах. Шапка таблицы дается в один параграф, начинающийся словом "Таблица", приводится ее номер. Далее, после точки, но на той же строке дается название таблицы. Название таблицы дается

светлым прямым шрифтом, а ее номер – прямым полужирным.

Не следует включать в таблицы столбцы и строки, состоящие из одинаковых значений (т.е. из значений, не меняющихся от строки к строке). Эти случаи следует особо оговорить в примечании к таблице или в тексте. Если в таблице имеется в виду отсутствие данных, ставится прочерк, а если принципиально невозможно их получить, остается пустое место.

Содержимое таблицы должно быть оптимизировано опциями автоподбора ширины столбцов. Внутри таблицы не должно быть знака "Enter" (возврат каретки) – информация упорядочивается только строками и столбцами.

4. Рисунки

Рисунок должен обеспечивать ясность передачи всех деталей. Следует иметь в виду, что фотографии используются для набора без ретуширования, поэтому автор должен позаботиться об их хорошем качестве. Фотографии плохого качества и ксерокопии фотографий не принимаются.

Желательная ширина изображений 8.5 или 17.5 см. Максимальный размер – 17.5 × 20 см. Фотографии должны иметь прямоугольные контуры.

Рисунки, если их больше одного, должны иметь порядковые номера, на которые следует ссылаться в тексте. На микрофотографиях и рисунках с изображением микроструктур грибов обязательно должен присутствовать масштаб. Надписи на рисунках следует, по возможности, заменять цифрами или буквами, значение которых раскрывается в подписях к рисунку.

5. Цитирование литературы

В связи с необходимостью размещения информации о журнале "Микология и фитопатология" на научных информационных платформах, с 1 января 2014 г. всю библиографическую информацию следует давать на латинице. Названия работ, набранных в оригинале кириллицей, следует давать в английском переводе, а фамилии авторов и названия изданий – транслитерировать (стандарт транслитерации – см. http://transliteration.ru/gosdep/). В конце библиографической записи следует указывать язык оригинала, если в нем используется кириллический набор [например, (in Russ.)].

Ссылки на работы в тексте располагаются в хронологическом порядке опубликования работ, причем **фамилии авторов русскоязычных работ (или работ на кириллице) даются в транслитерации**. Например: "Многие авторы (Zavarzin, 1927; Ries, 1938; Nasonova, Suzdalskaya, 1948, и др.) описали...". Для рукописей на русском языке в тексте при ссылке на работу иностранных авторов фамилии авторов даются латиницей с указанием года опубликования работы, например: "M. Moser (1978) приводил...".

Цитируемая литература дается списком в конце рукописи. Этот раздел должен иметь название "Список литературы". Все упомянутые в тексте работы должны быть приведены в списке в алфавитном (латиница) порядке. В списке литературы надлежит использовать общепринятые сокращения названий журналов (кроме транслитерированных названий, которые даются полностью).

Не допускается цитирование электронных публикаций, не имеющих постоянного адреса в сети Интернет (например, новостных лент).

DOI необходимо указывать для всех источников, у которых этот идентификатор имеется в настоящее время. Ссылки с DOI должны начинаться с https://doi.org/ и обязательно быть валидными – при переходе по ссылкам должны открываться страницы соответствующих публикаций на сайтах изданий. При включении их в список литературы (позиция – после основной библиографической записи) следует сохранять работающую гиперссылку, но менять цвет записи с синего на "авто" и убирать подчеркивание.

Оформление списка литературы

а) статьи в журналах:

Malysheva E.F., Kovalenko A.E. Fungi of the Russian Far East. IV. *Amanita* sect. *Vaginatae* in the Central Sikhote-Alin. Mikologiya i fitopatologiya. 2015. V. 49 (3). P. 151–163 (in Russ.).

Balandaykin M.E., Zmitrovich I.V. Review on Chaga medicinal mushroom, *Inonotus obliquus* (higher basidiomycetes): realm of medicinal applications and approaches on estimating its resource potential. Int. J. Med. Mushrooms. 2015. V. 17 (2). P. 95–104. https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.v17.i2.10.

б) препринты статей DOI:

Slifka M.K., Whitton J.L. Clinical implications of dysregulated cytokine production. J. Mol. Med. 2000. https://doi:10.1007/s001090000086.

в) монографии:

South J., Blass B. The future of modern genomics. Blackwell, London, 2001.

Raghukumar S. Fungi in coastal and oceanic marine ecosystems. Marine fungi. Springer, Cham, 2017. https://doi.org/10.1007/978-3-319-54304-8.

г) главы монографий, труды конференций:

Brown B., Aaron M. The politics of nature. In: *J. Smith* (ed.). The rise of modern genomics, 3rd edn. Wiley, N.Y., 2001. P. 230–257.

Sidorenko L.P., Klenus V.G. Ability of the fungi to extract strontium-90 and caesium-137. In: I Vsesoyuznyy radiobiologicheskiy syezd, vol. 4: Tezisy dokladov. Pushchino, 1989. P. 986 (in Russ.).

д) диссертации:

Stepanova N.T. Ecological and geographical characteristics of the Ural *Aphyllophorales* fungi. Dr. Sci. Thesis. Sverdlovsk, 1971 (in Russ.).

Sell I. Systematics and ecology of selected taxa of wood-decaying basidiomycetes. PhD Thesis. Institute of Agricultural and Environmental Sciences, Tartu, 2012.

е) патенты:

Dean T.R., Kohan M.J. Method for identification of medically relevant fungi. US Patent. 2010. N 7659067.

ж) государственные стандарты, инструкции:

SP 1.2.036-95. The order of account, save, transmission and transport of microorganisms of the I–IV pathogenicity groups. 1995 (in Russ.).

В случае цитирования работ на кириллице, эти работы приводятся также отдельным списком, набранном на кириллице (стандарты цитирования по ГОСТ Р 7.0.5.-2008 “Библиографическая ссылка”).

VI. РЕДАКЦИОННАЯ ПОДГОТОВКА

Все рукописи направляются двум независимым экспертам для рецензирования. В случае возникновения спорных ситуаций и неоднозначных результатов рецензирования, рукопись может быть отправлена еще одному или двум рецензентам. По рекомендации рецензентов рукопись может быть одобрена, отклонена или направлена авторам на доработку. Возвращение рукописи автору на доработку не означает, что она принята к печати. Авторы должны вернуть исправленный вариант статьи вместе с первоначальным текстом и ответом на все замечания рецензентов.

Редакция оставляет за собой право сокращать текст и вносить редакционную правку, в т.ч. в название работы.

Издательство направляет автору по электронной почте на проверку корректуру статьи в виде pdf-файла. В корректуре допускается внесение лишь незначительных изменений в тексте и таблицах.

EDN: FIOTME
МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2022, том 56, № 3, с. 228

ЖУРНАЛ “МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ”

DOI: 10.31857/S002636482203014X

Журнал “Микология и фитопатология” (ISSN 0026-3648) – ведущее в России научное периодическое издание, публикующее результаты научных исследований в области микологии и фитопатологии.

Основан в январе 1967 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук Российской академии наук. Выпускается ООО “Тематическая редакция”.

Журнал имеет высокий рейтинг в научном мире и индексируется в библиографических базах данных Scopus и РИНЦ. Он также включен в Перечень ведущих российских рецензируемых научных журналов ВАК, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук. Журнал публикует статьи по всем основным разделам науки о грибах: оригинальные работы, обзорные статьи, дискуссионные статьи, хронику и информацию, рецензии, сообщения о новых методах исследования.

Периодичность: 6 выпусков в год.

Языки публикации: русский, английский.

Плата за публикацию: не взимается.

Представительство редакции и редколлегии: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2К, Отдел микологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Электронная почта: journal.mif@mail.ru. Электронная страница: https://www.binran.ru/science/periodicheskiye-izdaniya/mikologiya-i-fitopatologiya/.

Адрес издательства: ООО “Тематическая редакция”, 125252, г. Москва, ул. Зорге, д. 19, этаж 3, помещ. VI, комн. 44.

Подписка: Журнал распространяется по подписке по интернет-версии “Объединенного каталога “Пресса России” на сайтах www.pressa-rf.ru и www.akc.ru; подписной индекс – 70561.

ПОДПИСКА НА ЖУРНАЛ «МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ»

Сайт: public@akc.ru.

Телефоны: (495) 680-90-88; (495) 680-90-88; (495) 680-89-87.

Подписной индекс: 70561.

Журнал РАН “Микология и фитопатология” публикует статьи по всем основным разделам науки о грибах: оригинальные работы, обзорные статьи, дискуссионные статьи, хронику и информацию, рецензии, сообщения о новых методах исследования.

Оформить подписку можно здесь:

https://www.akc.ru/itm/mikologiy_a-akademt_sentr-nauka/.

Вы можете купить подписку на печатную версию “Микология и фитопатология” на 2022 г. (период: от 2 месяцев). Стоимость подписки — от 2227.17 руб. Доставка изданий производится почтовыми бандеролями по России. Для юридических лиц доступна курьерская доставка по Москве (только для журналов).