



*Российская Академия Наук*

**Ткаченко О.Б.**

## **Снежные плесени**

*(история изучения, возбудители, их биологические особенности)*

Москва 2017

УДК 573.4  
ББК 55.1  
Т50

ISBN 978-5-906906-24-3

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	5
Что такое – снежные плесени (цикл развития, особенности стратегии, выживания в почве и др.) .....	5
Краткая история изучения низкотемпературных грибов, их терминологии .....	7
Изучение низкотемпературных грибов в России .....	9
Снежные плесени в мировой науке .....	11
Механизмы устойчивости возбудителей снежных плесеней к холоду .....	13
Распространение снежных плесеней .....	18
Круг растений-хозяев возбудителей снежных плесеней .....	19
Контроль развития снежных плесеней .....	22
Агротехнический метод .....	22
Химический метод .....	24
Биологический метод .....	27
Селекционный метод .....	31
Прогноз развития снежных плесеней в связи с изменением климатических условий .....	38
Заключение .....	40
Рисунки .....	41
Таблицы .....	45
References .....	48



## Введение

Россия – страна, на огромных территориях которой растения проводят часть жизненного цикла при низких температурах. В этих условиях большую роль в развитии культур, а именно на культурные растения фитопатологи обращали своё внимание, играют снежные плесени, грибные и грибоподобные организмы, способные при благоприятных для них условиях значительно снизить урожай этих растений. В этой монографии показаны история изучения низкотемпературных грибов в России и мире, особенности развития возбудителей снежной плесени, их географическое распространение, прогноз этих заболеваний на будущее в связи с происходящим сейчас изменением климата, механизмы устойчивости к различным снежным плесеням и способы сдерживания этих заболеваний. Сейчас опубликовано несколько монографий и обширных статей о снежных плесенях (Matsumoto, 2009; Hoshino *et al.*, 2009; Hoshino, Matsumoto, 2013; Tkachenko, 2013; Matsumoto, Hsiang, 2016) и грибах, обитающих в криосфере (Hoshino *et al.*, 2013a; 2013b; 2013c). Все они вышли за рубежом и в связи со своей стоимостью часто бывают недоступны для отечественного читателя. Кроме того, часто эти издания на английском языке, что создаёт отечественным исследователям определённые языковые трудности. Мы старались не пользоваться зарубежными источниками и уделили большое внимание отечественным авторам.

Настоящая работа предназначена специалистам по защите растений, микологам, работникам сельского хозяйства.

### **Что такое снежные плесени (цикл развития, особенности стратегии, выживания в почве и др.)**

Снежные плесени вызываются криофильными грибными и грибоподобными возбудителями на ряде травянистых растений (редко на молодых древесных), находящихся под снеговым покровом в период состояния покоя растений во время понижения температуры под снеговым покровом. Заражение грибами происходит как правило осенью спорами, в редких случаях мицелием. Как видно из этого определения, поражение снежной плесенью зависит от целого ряда факторов: времени появления и продолжительности снегового покрова, степени заморзания почвы, погодными условиями в осенний период и состоянием растений. Возбудители снежных плесеней выбрали такую нишу (низкие положительные температуры, относительно высокая влажность и защита от резких колебаний температур снеговым покровом), которая даёт преимущество этим паразитам.

По данным Маррея с соавторами (Murray *et al.*, 1999) в США, только около 200 000 акров (81 тыс. га) хронически подвержены воздействию снежной плесени. Хотя точных оценок потери в долларах не существует, д-р Спрэг (Sprague) оценил ежегодные потери из-за крапчатой снежной плесени в 1953 году на уровне около 300 тыс. долларов и розовой снежной плесени до 1 миллиона долларов (1953 год). В 1953 году д-р Хью К. Маккей и Джон М. Редер оценивали ежегодные потери из-за пятнистой снежной плесени на юге штата Айдахо от 50 000 до 800 000 долларов.

Вот как описан цикл развития возбудителей снежных плесеней в монографии Н. Мацумото и Т. Хсиянга (Matsumoto, Hsiang, 2016). Буквами **a**, **b**, **c** и **d** даны пояснения к циклу развития:

### **1. От весны до осени**

Патогены проходят стадию покоя от весны до осени в виде покоящихся структур, таких как склероции, пока растения растут. На склероции во время покоя гриба нападают различные микроорганизмы<sup>a</sup> (Harder, Troll, 1973; Matsumoto, Tajimi, 1985). Различия в схеме выживания склероций отражают стратегию каждого возбудителя (Matsumoto, Tajimi, 1988).

### **2. Поздняя осень**

Склероции после состояния покоя прорастают спорокарпами, пробуждаемые температурами, падающими до уровня замерзания с сильной влажностью (Yang *et al.*, 2006). Аскокарпы (апотеции), продуцируемые *S. borealis*, дают разлетающиеся аскоспоры, которые заражают растения<sup>b</sup>. Базидиоспоры, продуцируемые *T. incarnata*, способны инфицировать растения (Lebeau, 1975), но таковыми базидиоспоры *T. ishikariensis* не являются<sup>c</sup> (Cunfer, Bruehl, 1973).

### **3. Начало зимы**

Патогены, вызывающие снежную плесень обычно инфицируют растения под снеговым покровом (Ozaki, 1979; Ochiman, 1999), но *T. incarnata* может заражать растения до появления снегового покрова (Jackson, Fenstermacher, 1969; Matsumoto, Araki, 1982), а *M. nivale* может вызывать серьезное заболевание без снегового покрова<sup>d</sup> (Tronsmo *et al.*, 2001; Gakaeva *et al.*, 2017). Мицелий, развившийся из подвергнувшегося атмосферным влияниям спорокарпов, является основным инокулюмом, особенно у *T. ishikariensis* (Bruehl, Cunfer, 1971).

### **4. Зима**

Патогены поражают растения под снеговым покровом, особенно когда растения ослабевают в конце длинной зимы и в конечном счете производят структуры для перехода в состояние покоя.

<sup>a</sup> Склероции избегают от заражения микроорганизмами различными способами. Так, псевдосклероции возбудителя серой гнили (псевдосклероции – покоящиеся структуры, близкие к склероциям, но не имеющие четкую структуру клеток оболочки и сердцевины), несмотря на легкое вымывание веществ, что служит признаком вильного поражения микроорганизмами, способны сохранять жизнеспособность в почве более 12 лет (Gladders, Coley-Smith, 1980). Это обусловлено выделениями склероциями антибиотических веществ. Многие склероции в почве «омолаживаются», например *T. ishikariensis*, которые даже размножаются, давая до 8 вторичных склероция, сбрасывая с себя заражённую оболочку и оставаясь в новой, незараженной (Tkachenko, 1995; Tkachenko, 2013).

<sup>b</sup> Психрофильный некротроф *Sclerotinia borealis* может поражать только мертвые ткани, повреждённые заморозками и морозами. Поэтому этот гриб в настоящее время широко распространён в Сибири, на Средней Волге, Урале и Дальнем Востоке, где часто промерзает почва, происходит обмораживание растений или недостаточный снеговой покров, защищающий растения от перепадов температур (Tkachenko, 2012). В Московской обла-

сти поражение зерновых от этого патогена невелико – 3,8 % со средним развитием болезни 1,2 % (Anonymous, 2016).

<sup>c</sup>Базидиоспоры гриба *T. ishikariensis* тетраполярные и монокариотические. Только при слиянии двух совместимых мицелиев из различных проросших базидиоспор даёт дикариотический мицелий, который поражает растение. Это происходит в начале зимы. Поэтому эта болезнь развивается пятнами, откуда и название снежной плесени – крапчатая снежная плесень (speckled snow mold) (рис. 1).

<sup>d</sup>Возбудитель розовой снежной плесени *Microdochium nivale* является факультативным сапротрофом, а болезнь – факультативной снежной плесенью. Летом гриб сохраняет свою активность при низких температурах и высокой влажности (Tronsmo *et al.*, 2001; Gor'kovenko *et al.*, 2009).

Возбудители снежной плесени относятся к так называемым «оппортунистическим» патогенам (Matsumoto, Hoshino, 2008), т.е. сильную патогенную активность выказывают при наличии определённых, благоприятных для патогена условиях (высокий и длительный снеговой покров, непромёрзшая почва). К таким оппортунистическим патогенам относятся грибы, как *Typhula incarnata* и *T. ishikariensis* (Matsumoto *et al.*, 2001).

Заняв нишу при активном развитии грибов при низких положительных температурах и высокой влажности под снеговым покровом, возбудители снежных плесеней проявляют в этих условиях своё преимущество перед другими организмами и способны вызвать так называемые снежные плесени у зимующих под снеговым покровом растениям, поражая как культурные, так и дикие виды. Этот феномен легко наблюдать в контролируемых лабораторных экспериментах в чистой культуре. Так если выращивать гриб *Typhula ishikariensis* на питательной среде и питательной среде с естественной почвой при 0°C и 10°C, то оптимальным для роста на чистой питательной среде будет температура 10°C (при этой температуре в среде с почвой гриб почти не развивался), в то время как в среде с почвой *T. ishikariensis* рос так же, как и в чистой среде (рис. 2).

## Краткая история изучения

### низкотемпературных грибов, их терминологии

Среди микроорганизмов были выявлены такие, которые способны развиваться при пониженных температурах, близких к 0°C. Благодаря исследователю бактерий Морита (Morita, 1975) такие организмы называли либо психрофильными (т.е. любящими холод), либо психротолерантными (т.е. развивающимися при обычных, но способных переносить и пониженные температуры). Приблизительно 80% биосферы постоянно или сезонно холодные, имеющие температуру ниже 5°C (Gounot, 1999; Margesin *et al.*, 2007). Сам термин криосфера, описывающий криосферу как часть поверхности земли, где вода существует в замороженном состоянии (снежный покров, ледники, наледи, пресноводный лёд, морской лёд, айсберги, вечная мерзлота и подземные льды), был предложен А.Б. Добровольским (Dobrowolski, 1923; Barry *et al.*, 2011). Термин «криофильные» широко используется в бактериологии и альгологии, например, в отношении так назы-

ваемых снежных водорослей, развивающихся на поверхности снегового покрова и окрашивающие его в различные цвета (Marchant, 1982; Hoham, Blinn 1979; Hoham, Mohn, 2004; Hoham *et al.*, 2008), также для растений (Stiegler *et al.*, 2014) и насекомых (Jarvis, Whiting, 2006; Schoville, Roderick, 2010). Грибы в криосфере представлены в следующих работах: Elvebakk, Prestrud, 1966; Karatygin *et al.*, 1999; Paul, Sharma, 2003; Knudsen, 2006; Bridge, 2010; Tojo, Newsham, 2012; Miyamoto *et al.*, 2017. Несмотря на то что все таксоны грибов уже были найдены в криосфере, виды грибов в криосфере отмечались менее часто, по сравнению с тёплыми краями или мягкими сезонами в умеренной до холодной зонах (Aarnaes, 2002; Union of Japanese Society for Systematic Biology, 2003). Эти находки предположили возможность того, что различные грибы активны в различных холодных условиях окружающей среды. Тамоцу Хошино и Наююки Мацумото (Hoshino, Matsumoto, 2012) не относят термин «криофильные» к глубоководным морским грибам, хотя они находятся в другой холодной биосфере, т.к. глубоководные грибы адаптированы не только к низким температурам (вода остаётся в жидком состоянии), но также к высокому давлению, поэтому эти грибы, возможно, полиэкстемофильны. Т. Хошино и Н. Мацумото считают, что грибная психрофилия основана на метаболических механизмах толерантности к низким температурам и замораживанию, включающему устойчивость к низкому водному потенциалу и высушиванию.

По мнению Т. Хошино и Н. Мацумото, термин «психрофилия» не может всесторонне характеризовать низкотемпературные грибные организмы, которые являются более сложными, чем у бактерий, описанных Морита (Morita, 1975). Был предложен новый термин для обозначения низкотемпературных грибов – «криофильные» грибы (Hoshino, Matsumoto, 2012). Они обосновывали своё предложение тем, что, в отличие от бактерий, у грибов часто имеются стадии с различными экологическими требованиями. Например, у североамериканского возбудителя пушистой снежной плесени *Coprinus psychromorbidus* Redhead & Traquair (современное название *Coprinopsis psychromorbida* (Redhead & Traquair) Redhead, Vilgalys & Moncalvo) оптимальная температура для развития на пшенице  $-3^{\circ}\text{C}$  (Lebeau, 1964; Gaudet, 1986), а некоторых штаммов до  $-5^{\circ}$  и  $-8^{\circ}\text{C}$  (Gaudet, 1986), что значительно ниже, чем у большинства возбудителей снежных плесеней, которые развиваются при температуре незначительно выше  $0^{\circ}\text{C}$  (Bruehl, 1982). Однако дикарионный и монокарионный мицелии *C. psychromorbidus*, полученные из базидиоспор этого гриба были скорее мезофилами, чем психрофилами (Traquair, 1980). То же относится и к грибоподобным оомицетам. Оптимальная температура для роста мицелия оомицетов, вызывающих снежную плесень *Pythium iwayamai* S. Ito и *Pythium okanoganense* P.E. Lipps в пределах  $18$  и  $20^{\circ}\text{C}$ , а максимальная –  $25-30^{\circ}\text{C}$  (Hirane, 1960; Lipps, Bruehl, 1978). Однако зооспоры *P. iwayamai* и *P. okanoganense* освобождаются, когда окружающая температура между  $1$  и  $15^{\circ}\text{C}$  и между  $1$  и  $10^{\circ}\text{C}$ , соответственно, но не при температурах, превышающих  $20^{\circ}\text{C}$  и  $15^{\circ}\text{C}$ , соответственно (Lipps, 1980). Прорастание ооспор *P. iwayamai* происходит ниже  $15^{\circ}\text{C}$ , но никогда при  $20^{\circ}\text{C}$  или выше (Takamatsu, 1989). Таким образом, *P. iwayamai* и *P. okanoganense* – психротолерантные организмы, основыва-

ясь на их температурной зависимости роста мицелия, но их биологические особенности зооспор и ооспор этих грибов выявляют то, что они психрофилы. По предложенной Т. Хошино и Н. Мацумото классификации эти грибы относятся к криофиллам.

Более детально термин «криофильные грибы» описан в работе Т. Хошино с соавторами (Hoshino *et al.*, 2013a), в которой они распределяют криофильные фитопатогены по месту паразитирования в сечении снегового покрова: «на», «в» и «под» снегом. Криофильные грибы, по их определению, это те грибы, которые проводят определённую жизненную стадию или целый жизненный цикл (половую и/или бесполовую стадию) в криосфере, где биосфера постоянно или сезонно покрыта снегом и/или льдом.

Болезни, вызываемые криофильными грибами и грибоподобными организмами, вызывающие заболевания находящихся в стадии покоя растений под снеговым покровом, называют **снежными плесеньями** (Matsumoto, 2009; Hoshino *et al.*, 2009). Именно этим грибам посвящена данная монография.

## Изучение низкотемпературных грибов в России

Первое сообщение в России о низкотемпературном грибе рода *Sclerotinia* как отдельном таксоне, сделанное Н.П. Трусовой, вызывающем склероциальную гниль ржи, появилось в 1901 году (Khokhryakov, 1935). Тем не менее этот гриб был подробно, но неполно описан П.Ф. Еленевым как *Sclerotinia graminearum* Elenев только в 1918 году. Это название широко использовалось японскими исследователями (Tomiyama, 1955) и иногда используется в России (Khokhryakova, 1983), хотя на IX Международном ботаническом конгрессе (Монреаль, Канада) в 1959 году установлено, что приоритетным названием гриба является *S. borealis* Bubák & Vleugel, описанный шведскими учёными в 1917 году (Saccardo, 1925–1928). Солкина описала согласно требованиям *Sclerotinia graminearum* Elenев et Solkina только в 1939 году, из-за щепетильности добавив первого автора – П.Ф. Еленева, одного из выдающихся фитопатологов России. Однако П.Ф. Еленев в 1937 году по обвинению в «участии в контрреволюционной кадетско-монархической организации» был расстрелян (15 января 1957 года посмертно реабилитирован) (Anonymous, 2007). Другой Российский учёный А.А. Еленкин (Elenkin, 1911) подробно, но ошибочно описал гриб, поразивший озимую культуру – тюльпаны, как *Sclerotium tuliparum* Kleb. (рис. 3). Этот склероциальный психротолерантный гриб, позднее перенесённый в род *Rhizoctonia* (*Rh. tuliparum* (Kleb.) Whetzel & J.M. Arthur), сейчас легко идентифицируется как *Typhula ishikariensis* S. Imai, вызывающий на злаковых крапчатую снежную плесень (Tkachenko, 1983). Этот гриб был описан только в 1930 году (Imai, 1930).

В Советском Союзе при изучении снежных плесеней использовали термин «выпревание» (Tumanov *et al.*, 1935; Chumakov, 1961; Andreeva, Tupenevich, 1963; Tupenevich, 1966; Kuperman, Moiseychik, 1977; Kuz'michev *et al.*, 2004). Сам термин «выпревание» появился в XIX веке до изучения низкотемпературных грибов (Dan'kova, 2009). Этот термин совсем не отражает инфекционный характер заболевания, а относится к физиологическим изменениям в расте-

ниях (Nedoluzhko, 2004; Shelepova *et al.*, 2009). Термин «снежная плесень» в Советском Союзе и России использовался только к заболеванию, вызываемому грибом *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. (Tupenevich, 1940). В капитальной книге по изучению выпревания Ф.М. Куперман и В.А. Моисейчик, которые подробно описали различные аспекты физиологического выпревания, но отметили, что «решающую роль в последний период зимовки растений под избыточным снежным покровом играет развитие грибных заболеваний» (Куперман, Моисейчик, 1977). Часто возбудители снежной плесени не относили к снежным плесеням, например склеротинию (Pukhal'sky, 1937; Tupenevich, Shirko, 1939; Tukhtarova, 2015), пользовались устаревшими наименованиями возбудителей снежных плесеней, особенно в лесопатологической литературе, например *Sclerotinia graminearum* Elen. и *Typhula graminearum* Tul. вместо *S. borealis* и *T. ishikariensis* (Kuz'michev *et al.*, 2001; 2004).

Изучая возбудителей снежной плесени мы постарались убрать несоответствия с международной терминологией по этому вопросу (Tkachenko, 2012; Tkachenko, 2013).

Основной вред снежных плесеней происходит на озимых зерновых. Так, основными районами возделывания озимой пшеницы являются Северо-Кавказский, Центральный, Центрально-Чернозёмный, где сосредоточено более 90% посевных площадей под этой культурой. Снежную плесень (розовую снежную плесень) относят к прогрессирующим болезням озимой пшеницы. В годы эпифитотий поражение посевов может достигать 60–70%. Подобное с частичной гибелью растений наблюдается 1 раз в 4–5 лет (Nazarova *et al.*, 2006). Периодичность гибели от розовой снежной плесени отмечается и на более устойчивой озимой ржи, которая становится наиболее вредоносным и широко распространённым заболеванием. В 1994 г. гибель посевов этой культуры в Центральном и Волго-Вятском районах составила 5–50% (с поражением растений на 30–82%), в 1995–1997 гг. – 5–20% (15–55%). В эпифитотийные годы потери урожая ржи могут составлять 20–30% и более, а в отдельные годы некоторые поля приходится полностью пересевать (Nazarova *et al.*, 2000).

Возбудителей снежной плесени на озимых зерновых находили и в республиках бывшего СССР: *Fusarium (Microdochium) nivale*, *Typhula incarnata* и редко *T. idahoensis* (*T. ishikariensis*) в Белоруссии (Novik, 1975), *T. idahoensis* в Эстонии (Kask, 1963) и *T. itoana* (*T. incarnata*) и *T. idahoensis* (*T. ishikariensis*) в Латвии (Šķipsna, 1958). Гриб *T. ishikariensis* отмечали на юге даже в Киеве на газонах (Tkachenko *et al.*, 1997).

Возбудители снежных плесеней поражают, конечно, не только сельскохозяйственные посевы, часто представляющих зоны рискованного земледелия. Хотя Россия занимает 10 мировых сельскохозяйственных площадей, 65% земель Сибири и Дальнего Востока занимает вечная мерзлота (Tkachenko, 2013). Но возбудители снежных плесеней обнаруживаются и на этих площадях на диких видах растений и мхов. Большой вклад в изучение географического распространения клавариоидных грибов, среди которых и возбудители снежных плесеней *Typhula incarnata* и *T. ishikariensis*, внёс А.Г. Ширяев. Он отмечал *Typhula incarnata* и *T. ishikariensis* на острове Новая Земля и Ямало-Ненецком автономном округе (Shiryayev, 2006; 2013b),

на Урале (Shiryayev, 2004) в Свердловской области в Висимском природном заповеднике (Shiryayev, 2008), Мурманской области (Shiryayev, 2013a; 2013b), на Чукотке (Shiryayev, 2013b), Западной Сибири (Shiryayev, Gorbunova, 2012) и обобщил исследования клавариоидных грибов по России (Shiryayev, 2014). О.Б. Ткаченко также изучал географическое распространение склероциальных возбудителей снежной плесени, в том числе *T. ishikariensis* и *S. borealis* в Западной Сибири, *T. ishikariensis* в рефугиуме Хамар-Дабан в Восточной Сибири, *T. ishikariensis* и *S. borealis* на полуострове Камчатка и о. Сахалине и *T. ishikariensis* на Чукотке (Tkachenko, 2012). Новый для России *S. nivalis* им был отмечен в Нечернозёмной зоне (Москва, Орёл), северо-западе (Санкт-Петербург, Мурманская обл.), на Средней Волге (Чебоксары), Урале (Екатеринбург, Сыктывкар), Западной Сибири (Новосибирск) и на Дальнем Востоке (Владивосток) (Tkachenko, 2006).

### Снежные плесени в мировой науке

В мировой научной литературе существует много названий снежных плесеней, отмеченных в России: розовая снежная плесень, вызываемая грибом *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels & Hallett (син. *Fusarium nivale* (Fr.) Ces.) (Hoshino *et al.*, 1996; Nakajima, Abe, 1996; Iriki *et al.*, 1992; Hsiang *et al.*, 1999); серая снежная плесень, или вызываемая грибом *Typhula incarnata* Lasch. ex Fr. (Hsiang *et al.*, 1999; Vergara *et al.*, 2004); крапчатая или серая снежная плесень, вызываемая грибом *Typhula ishikariensis* S. Imai (Smith, 1981; Gaudet, Bhalla, 1988); склероциальная снежная плесень, вызываемая грибом *Sclerotinia borealis* Bubak & Vleugel (син. *Myriosclerotinia borealis* (Bubak & Vleugel) Kohn, *S. graminearum* Elenev et Solkina), часто именуемая «snow scald» или «snow blight» – «снежный ожог» (Groves, Bowerman, 1955; Tomiyama, 1955); не получившая ещё своего названия снежная плесень относительно недавно описанного гриба *Sclerotinia nivalis* I. Saito (Saito, 1997); питиозная снежная плесень, вызываемая грибоподобными организмами оомицетами *Pythium* spp.: *P. iwayamai* S. Ito, *P. okanoganense* P.E. Lips и *P. paddicum* L. (Lips, 1980; Lips, Bruehl, 1998; Takenaka, Arai, 1993).

Ряд снежных плесеней в России не отмечали. Это весьма вредоносная пушистая снежная плесень (Cotton Snow Mold), или низкотемпературный базидиомицет (LTB – Low-Temperature Basidiomycete), вызываемая грибом *Coprinopsis psychromorbida* (Redhead & Traquair) Redhead, Vilgalys & Moncalvo (син. *Coprinus psychromorbidus* Redhead & Traquair), отмеченная в Северной Америке; отмеченный в Японии гриб суппонуке, возбудитель которого *Athelia* sp. определён А. Каваками по ДНК секвенированная и филогенетическому анализу (Matsumoto, Hsiang, 2016) и обнаруженная в различных странах питиозная снежная плесень (см. выше). На территории России зимнее поражение многолетних трав *Pythium* spp. отмечено только на Кольском п-ве (Petrov, 1983).

В своём миниревию Н. Мацумото (Matsumoto, 2009) разделяет возбудителей снежных плесеней на облигатных и факультативных (табл. 1).

Из возбудителей облигатных паразитов (табл. 1) в России не отмечены LTB (возб. *C. psychromorbidus*, гриб суппонуке (возб. *Athelia* sp.) и *Pythium iwayamai*.

Наиболее полно представлены возбудители снежных плесеней в работе Хошино с соавторами (Hoshino *et al.*, 2013a). В мировой литературе отмечены следующие возбудители снежных плесеней сельскохозяйственных культур (Boyce, 1961; Smith *et al.*, 1989; Årsvoll, 1975; Tkachenko, 2013). Оомицеты: *Pythium iwayamae* S. Ito [совр. название *Globisporangium iwayamae* (S. Ito) Uzuhashi, Tojo & Kakish.], *P. okanoganense* P.E. Lipps [совр. назв. *G. okanoganense* (P.E. Lipps) Uzuhashi, Tojo & Kakish.], *P. paddicum* Hirane [совр. назв. *G. paddicum* (Hirane) Uzuhashi, Tojo & Kakish.], и *P. ultimum* var. *ultimum* Trow [совр. назв. *G. ultimum* (Trow) Uzuhashi, Tojo & Kakish.] (Uzumachi *et al.*, 2010) и *Pythium volutum* Vanterp. & Truscott; аскомицеты: *Dactylaria graminicola* Årsvoll, *Didymella pheina* Punith & Årsvoll, *Epicoccum nigrum* Link, *Gibberella avenacea* R.J. Cook (син. *Fusarium avenaceum* (Fr.) Sacc.), *Monographella nivalis* var. *nivalis* (Schaffnit) E. Müll. (син. *Microdochium nivale* var. *nivale* (Fr.) Samuels & I.C. Hallett), *Microdochium nivale* var. *majus* (Wollenw.) Samuels & I.C. Hallett, *Nectria tuberculariformis* (Rehm) G. Winter (анаморф *Acremonium boreale* J.D. Sm. & J.G.N. Davidson [Smith *et al.*, 1989]), *Phoma sclerotioides* Preuss ex Sacc. (син. *Plenodomus meliloti* Dearn. & Sanford [Smith *et al.*, 1989]), *Sclerotinia borealis* Bubák & Vleugel (син. *Myriosclerotinia borealis* (Bubák & Vleugel) L.M. Kohn), *S. nivalis* I. Saito, *S. trifoliorum* Erikss.; базидиомицеты: *Atheria* sp. на Хоккайдо, Япония (Hoshino *et al.*, 2009), *Ceratobasidium gramineum* (Ikata & T. Matsuura) Oniki, Ogoshi & T. Araki, *Coprinopsis psychromorbida* (Redhead & Traquair) Redhead, Vilgalys & Moncalvo (син. *Coprinus psychromorbida* Redhead & Traquair) в Северной Америке, *Rhizoctonia* sp. в Альберте, Канада (Smith *et al.*, 1989), *Laetisaria fuciformis* (Berk.) Burds., (син. *Corticium fuciforme* (Berk.) Wakef.), *Typhula incarnata* Larsch., *T. ishikariensis* var. *ishikariensis* S. Imai (син. *T. borealis* H. Ekstr., *T. hyperborea* H. Ekstr.), *T. ishikariensis* var. *idahoensis* (Remsberg) Årsvoll & J.D. Sm. (син. *T. idahoensis* Remsberg), *T. ishikariensis* var. *canadensis* J.D. Sm. & Årsvoll, *Typhula japonica* Terui в Японии (Terui, 1941), *T. phacorrhiza* (Reichard) Fr., *T. trifolii* Rostr., *T. variabilis* Riess и ранее относящийся к грибам неопределённого систематического положения (*incertae sedis*): базидиомицет *Ceratorhiza rhizodes* (Auersw.) Z.H. Xu, T.C. Harr., M.L. Gleason & Batzer (син. *Sclerotium rhizodes* Auersw.) и не определённый аскомицет (Hoshino *et al.*, неопубл.), отмеченный в России и Украине *Sclerotium nivale* Elenev (Nom. Inval.) (Tkachenko, 2013).

Обычно интерес к снежным плесеням имеет хозяйственное значение, например на озимых зерновых. Наиболее распространены в мире розовая снежная плесень, вызываемая *Microdochium nivale*, серая снежная плесень, вызываемая *Typhula incarnata*, серая, или крапчатая снежная плесень, вызываемая *T. ishikariensis* и склероциальная снежная плесень, вызываемая *Sclerotinia borealis*. Ущерб от этих снежных плесеней может быть различным. В США (штат Вашингтон) *Typhula idahoensis* (син. *T. ishikariensis*) наиболее вирулентный вид при зимних температурах +1,5; 0 и -1,5°C. *Fusarium nivale* (син. *Microdochium nivale*) и *T. incarnata* были, соответственно, вторыми и третьими в вирулентности, но не вызывали заболевания при -1,5°C (Bruehl, Cunfer, 1971). *Sclerotinia borealis* в этих опытах пшеницу не поражал, что, очевидно, связано с мягкой зимой для этого некротрофа.

Иногда возбудители снежных плесеней поражают подземные ткани растений и развиваются под землей. На это может быть две причины: 1) Уход от неблагоприятных условий среды, как, например, у *Typhula ishkariensis* живущим в очень нестабильном зимнем климате (нестабильный снежный покров и сильные ветры) в некоторых районах Хоккайдо (Honkura *et al.*, 1986); 2) Адаптация к богатым питательными веществами подземным тканям растений-хозяев, как это было у синонимов *Typhula ishkariensis* (Potatosova, 1960): *T. humulina* на корневищах хмеля (Kuznetzova, 1953) (рис. 4) и *T. borealis* Ekstrand (Procenko, 1967) (рис. 5) на корнях и донце тюльпанов. Возможно, при адаптации к подземным условиям обитания этому грибу может способствовать стабильная влажность, температура близкая к 0 °С и большая защищённость от сильных морозов.

В России часто давали названия по растениям-хозяевам, как в случаях с *Typhula humulina*, описанным А.П. Кузнецовой, или *T. graminearum*, отмеченным В.В. Гуляевым на злаковых травах и сеянцах сосны 1-го года (Gulaev, 1948). Дальнейшие исследования на основе морфологических особенностей и скрещиваний (Hoshino *et al.*, 2004) подтвердили принадлежность этих грибов к *T. ishkariensis* биологическому виду I по Мацумото *et al.* (2001).

Можно добавить к этому списку не упоминавшийся ранее криотолерантный склероциальный гриб *Rhizoctonia tuliparum*<sup>1</sup>, поражающий тюльпаны и ряд других озимых декоративных луковичных растений в открытом грунте. Название заболевания никак не связано со снежными плесенями: серая гниль тюльпана (tulip grey bulb rot). Психротолерантный гриб может поражать как надземные органы растений, так и саму луковицу, кроме корней (Javed, 1978; Gladders, Coley-Smith, 1978; 1979; 1980).

## Механизмы устойчивости возбудителей снежных плесеней к холоду

Ещё совсем недавно экологические механизмы холодостойкости грибов, которые помогают расти при низких температурах, не были полностью понятны (Russell, 1990; Smith, 1993; Cairns *et al.*, 1995; Weinstein *et al.*, 2000). Антифризные белки (АФБ), изменяющие скорость роста льда и способствующие выживанию при минусовых температурах, были найдены в бактериях (Xu *et al.*, 1997), растениях (Sidebottom *et al.*, 2000), беспозвоночных (Duman *et al.*, 1991), насекомых (Graham *et al.*, 1996) и рыбах (Griffith, Evert, 1995). АФБ играют большую роль в образовании льда, патогенезе и росте ряда возбудителей снежной плесени (Snider *et al.*, 2000). Шнайдер с соавторами провели исследования ряда криофильных грибов (*Coprinus psychromorbidus*, *Microdochium nivale*, *Typhula phacorrhiza*, *T. ishkariensis*, *T. incarnata*, *T. canadensis*, *Sclerotinia borealis* и *S. homoeocarpa*). Они отметили отсутствие высокой активности зарождения льда в сочетании с наличием антифризной активности во всех фракциях грибов, что свидетельствует о способности грибов, вызывающих снежные плесени, модифицировать окружающую среду для ингибирования или изменения внутри- и внеклеточного образо-

<sup>1</sup> У гриба *Rhizoctonia tuliparum* не склероции, а псевдосклероции, т.е. образования с чётко выраженными клетками оболочки и меддулы.

вания льда. Это объясняет возможность их роста при отрицательных температурах под снежным покровом. Адаптация у грибов и грибоподобных организмов к условиям холода проходит неодинаково.

У ряда базидиальных возбудителей снежных плесеней отмечены антифризные белки (АФБ), которые адсорбируются на поверхности зачатков кристаллов льда и ингибируют дальнейший рост кристалла, что приводит к снижению температуры замерзания ниже температуры размораживания раствора (Hoshino *et al.*, 2009). Североамериканский гриб, вызывающий пушистую снежную плесень (*C. psychromorbidus*), растёт при близких к нулю температурах, а некоторые штаммы этого вида способны расти вплоть до температур  $-5^{\circ}\text{C}$  –  $-7^{\circ}\text{C}$  (Gaudet, 1986). Исследования, проведённые на этом грибе, выявили три типа белка молекулярной массой около 23 кДа, которые замедляли развитие (гистерезис) кристаллов льда во внеклеточном пространстве, причем кристаллы напоминали наконечники стрел каменного века (Hoshino *et al.*, 2003b). Некоторые грибные АФБ близки по своему составу с АФБ других далёких таксонов. Например, АФБ *Typhula ishikariensis* (TisAFP) близок связывающему лёд белку (СЛБ) арктической диатомовой водоросли *Navicular glaciei* (NagIBR) (Xiao *et al.*, 2014). Высокая активность замедления (гистерезиса) образования кристаллов льда АФБ *T. ishikariensis* и *C. psychromorbidus* по сравнению с АФБ рыб запатентована в США (Hoshino *et al.*, 2008). АФБ ~23-кДа *T. ishikariensis* (TisAFP6) оказался гомологичным АФБ грибов *Lentula edodes*, *Flamulina populicola* и *Leucosporium* sp. AY30, АФБ диатомовых водорослей *Navicular glaciei* и *Fragilariopsis cylindrus* и АФБ бактерий *Colwellia* sp. SLW05 и *Cytophaga hutchinsonii*. (Kondo *et al.*, 2012). Наличие гомологичных АТФ у бактерий, грибов и диатомовых водорослей связано предположительно с горизонтальным переносом генов (Raymond, Janech, 2009). До сих пор не установлена роль этих секретируемых микроорганизмами белков, но вполне вероятно, что они изменяют структуру льда в непосредственной близости от их хозяйки (Raymond, 2011).

АФБ *T. ishikariensis* были наиболее активными при повышенной кислотности. АФБ *T. ishikariensis* демонстрировал нормальный рост льда по оси «с» ледяного кристалла и высокую тепловую гистерезисную активность (приблизительно при  $+2^{\circ}\text{C}$ ), как в случае гиперактивных антифризных белков насекомых (Xiao *et al.*, 2010a; 2010b). При исследовании различных классов грибов, вызывающих снежную плесень, АФБ отмечены только у базидиомицетов (Hoshino *et al.*, 2003b). У криофильных видов грибов существует географическая адаптация. Например, московские и новосибирские изоляты одного вида *T. ishikariensis* при стандартном методе определения зимостойкости грибов по циклам замораживания ( $-40^{\circ}\text{C}$ ) и оттаивания (Hoshino *et al.*, 2001) показали различные результаты (рис. 6, 7). Московские изоляты выдерживали только два цикла замораживания-оттаивания, новосибирские – более семи циклов (опыт был прекращён).

В настоящее время АФБ уже не является единственным параметром устойчивости к замораживанию. В работе на рыбах показано, что биологический модификатор кристаллизации льда, антифризные белки (АФБ или AFPs) могут связываться на поверхности кристаллов льда из-за их мор-

фологии и задерживать рост льда. Махатабуди́н с соавт. (Mahatabuddin *et al.*, 2016) оценили действие обычных АТФ с использованием двух концентрационнозависимых параметров, температурного гистерезиса (ТН) и торможения рекристаллизации льда (IRI). Соотношение ТН и IRI помогает понять способность АФБ связывать лёд, в том числе дефектных видов, которые не могут полностью остановить рост кристаллов льда. Здесь авторы рассматривают новый параметр, который они именуют «концентрация формообразования кристаллов льда» (КФКЛ или CISC), т.е. минимальная концентрация АФБ видов, необходимая для формирования льда. Были получены данные о том, что эффективные концентрации IRI этих АФБ приблизительно удваивались по сравнению с их КФКЛ или CISC. На грибах подобных работ не было проведено.

Подробно все аспекты АФБ возбудителей снежных плесеней описаны в недавно вышедшей диссертационной работе Джинга Ченга «Структурная основа связывания антифризными белками грибов, вызывающих снежную плесень, льда» (Cheng, 2017).

У аскомицетов, возбудителей снежной плесени, АФБ не отмечали. В отличие от базидиальных снежных плесеней, которые росли при температуре  $-5^{\circ}\text{C}$ , *Sclerotinia borealis* и *S. homoeocarpa* не росли при температуре ниже  $4^{\circ}\text{C}$  (исключение составлял возбудитель розовой снежной плесени – *Microdochium nivale*, совершенная стадия которого аскомицет *Monographella nivalis*) (Snider *et al.*, 2000). Попытки найти у *S. borealis* специфические к условиям холода белки по сравнению с другими грибами семейства Sclerotiniaceae тоже не увенчались успехом. Однако был выделен новый предпологаемый антифризный белок и новая предполагаемая лирическая полисахарид-монооксигеназа, идентифицированные в качестве потенциальных белков, участвующих в колонизации низкотемпературной среды (Badet *et al.*, 2015). Гриб *Sclerotinia borealis* является некрофагом, поражает ряд зимующих растений, повреждённых заморозками. О. Ниссинен (Nissinen, 1996) отмечал, что при зимах с температурой на глубине узла кущения ниже  $-2^{\circ}\text{C}$  преобладает склероциальная снежная плесень, вызываемая *S. borealis*, при температуре выше – возбудитель крапчатой снежной плесени, биотроф *T. ishikariensis*. Аскомицет *S. borealis*, в отличие от базидиомицета *T. ishikariensis*, растёт в чашках Петри на замороженной среде быстрее (Hoshino *et al.*, 2009). Этот гриб не производит внеклеточные антифризные белки, но осмотическая стрессоустойчивость позволяет ему расти при минусовых температурах (Hoshino *et al.*, 2010). А.В. Марданов с соавт. (Mardanov *et al.*, 2014) сообщили, что поняли молекулярные механизмы патогенеза и адаптации к психрофильным условиям этого некротического патогенного гриба. Они определили последовательность генома 39,3 Мб. Сравнение индуцированных холодом и вызванных *Microdochium nivale* белков показало, что PR-белки накапливаются в листовом апопласте сильнее в ответ на холод. PR-белки, индуцированные холодом и розовой снежной плесенью, когда их разделяли электрофорезом в додецилсульфат-полиакриламидном геле натрия и исследовали иммуноблоттингом, были одинаковыми. По мнению авторов, индуцированные холодом PR-белки могут быть изоформами, которые функционируют в качестве антиф-

ризных белков для модификации роста льда во время замораживания, а также для устойчивости к росту низкотемпературного патогена *M. nivale*, вызывающего розовую снежную плесень, перед заражением озимой ржи (Hiilivaara-Teijo *et al.*, 1999). Также был выделен из кроны озимой пшеницы индуцированный холодом белок из группы цистотинов (TaMDC1), который *in vitro* ингибировал рост гиф *M. nivale*, причём у колонии гриба наблюдали такие морфологические изменения, как припухлости гиф, их распадение и споруляцию (Christova *et al.*, 2006). По данным О.Г. Марьиной-Черемных и Г.М. Хизматуллиной, на всех семи изучаемых сортах озимой пшеницы зимовка растений проходила лучше на удобренном фоне питания ( $N_{60}P_{60}K_{60}$ ), чем на неудобренном (Mar'ina-Cheremnykh, Khizmatullina, 2015).

Среди оомицетов несколько видов являются криофильными организмами, возбудителями снежных плесеней. Это грибоподобные организмы рода *Pythium*: *P. okanoganense* P.E. Lipps [совр. название *Globisporangium okanoganense* (P.E. Lipps) Uzuhashi, Tojo & Kakish.]<sup>2</sup>, *P. iwayamae* S. Ito [совр. название *G. iwayamae* (S. Ito) Uzuhashi, Tojo & Kakish.]<sup>2</sup>, *P. paddicum* [совр. название *G. paddicum* (Hirane) Uzuhashi, Tojo & Kakish.]<sup>2</sup> и *P. ultimum* var. *ultimum* Trow [совр. название *G. ultimum* (Trow) Uzuhashi, Tojo & Kakish.]<sup>2</sup>. Выявлено, что оомицеты *Pythium* spp. менее устойчивы к температурным колебаниям при охлаждении и замораживании, чем другие грибные таксоны (Takamatsu, 1989; Hoshino *et al.*, 2002). Тем не менее виды *Pythium* часто поражают мхи даже в полярных регионах (Hoshino *et al.*, 1999; Hoshino *et al.*, 2000). В эксперименте с видами *P. iwayamai* и *P. paddicum* была исследована морозостойкость этих видов как выделенных из умеренного региона (Хоккайдо, Япония), так и из субантарктических регионов (Murakami *et al.*, 2015). Свободный мицелий и гифальные сгустки (структуры, образующиеся для выживания) *P. iwayamai* и *P. paddicum* теряли жизнеспособность в течение трех циклов замораживания-оттаивания, в отличие от мицелия, находящегося в растениях-хозяевах, который переживал эти циклы. У растений-хозяев в вечной мерзлоте присутствуют природные криопротекторы, и криофильные *Pythium* spp. способны использовать присущие растениям механизмы защиты. Вполне возможно, что субстраты или растительные производные являются их естественными криопротекторами, позволяющие растениям предоставлять выгодные условия для микроорганизмов в условиях замораживания (Murakami *et al.*, 2015). Полученные результаты являются первым экспериментом, подтверждающим эту гипотезу. Гипотеза использования криопротекторов растений грибами наряду с естественными криопротекторами отмечали ранее (Ozerskaya *et al.*, 2009), а В.Л. Стахов с соавторами (Stakhov *et al.*, 2008) продемонстрировали сохранность микроорганизмов в семенах высших растений из замороженной почвы в течение тысячелетий.

Д. Годэ и А. Ларош (Gaudet, Laroche, 2013) отметили два механизма, включающих устойчивость пшеницы к снежным плесеням: 1) генетическая устойчивость сорта и 2) возрастная устойчивость сортов. Рано посаженные сорта озимой пшеницы значительно более устойчивы, чем посеянные в

<sup>2</sup> На основании филогении и морфологии род *Pythium* был разделён на четыре новых рода: *Ovatisporangium*, *Globisporangium*, *Elongisporangium* и *Pilasporangium* (Uzuhashi *et al.*, 2010).

обычные сроки, независимо от их уровня устойчивости к снежным плесеням. Обе формы устойчивости индуцируются при низких температурах во время закаливания. Также ассоциируется с устойчивостью пшеницы к снежной плесени фруктан; устойчивые сорта накапливают более высокие уровни фруктанов осенью и метаболизируют их более медленно в течение всей зимы по сравнению с восприимчивыми сортами, а рано посеянные сорта всегда накапливают более высокие уровни фруктанов по сравнению с более поздно посеянными сортами. Метаболизм(ы) устойчивости к снежной плесени неизвестен, хотя предыдущие исследования продемонстрировали позитивную регуляцию защитных путей. Годэ и Ларошем представлена модель устойчивости к снежной плесени, которая объединяет усиление защитных генов при закаливании и раннем заражении снежными плесенями и гомеостазом, обусловленным фруктаном, который поддерживает экспрессию защитных генов в зимний период. О важности понимания метаболизма растворимых сахаров, особенно фруктанов, для роста растений, закаливания и заражения снежными плесенями писал Годэ с соавт. ещё в конце прошлого века (Gaudet *et al.*, 1999). Постепенное истощение запаса фруктана уменьшает способность растения поддерживать экспрессию защитных генов и в конечном итоге приводит к восприимчивости растений, если условия снежного покрова сохраняются. Вовлечение общих путей защиты биотических и абиотических форм устойчивости к снежным плесеням является важным рассмотрением разработки стратегий борьбы с этими патогенами. По мнению М. Ёшиды и К. Тамуры, дальнейшее изучение контроля метаболизма фруктанов с помощью молекулярной биологии и генетики должно привести к разработке методов улучшения способности перезимовки озимой пшеницы и фуражных трав (Yoshida, Tamura, 2011).

Возбудители снежных плесеней приспособились к паразитированию на растениях, находящихся в состоянии покоя в течение зимнего периода. Целый ряд грибов, включая возбудителей снежных плесеней, способны обитать в арктических регионах, Арктике и Антарктике (Robinson, 2001; Tojo, Newsham, 2012). Наиболее поражаемые грибами в Антарктике хозяева – мхи (Tosi *et al.*, 2002). Недавно обнаруженный на мхе *Polytrichum juniperium* возбудитель снежной плесени *Typhula* cf. *subvariabilis* на о. Короля Георга (Антарктика) подтверждает, что три рода, представляющих возбудителей снежной плесени: *Pythium*, *Sclerotinia* и *Typhula*, могут занимать те же ниши в обоих Полярных регионах (Yajima *et al.*, 2017). Комплекс физиологических механизмов позволил адаптироваться грибам к суровым арктическим условиям. Этот комплекс включает увеличение в грибах концентрации внутриклеточного дисахарида трехалозы и многоатомных спиртов полиолов, нерастворимых мембранных липидов, так же как и наличие антифризных белков и активных при низких температурах ферментов. Комбинация этих механизмов необходима для психротрофной и психрофильной функций. Экологические механизмы могут заключаться в избегании холодов. Споры грибов могут ежегодно прорастать весной и летом, избегая холодных месяцев. По мнению Робинсона (Robinson, 2001), акклиматизация мицелия – это физиологическая адаптация к близким к нулю температурам, однако степень, при которой эта адаптация происходит в естественной среде,

неясна. Меланин в тёмных септированных гифах, который преобладает в грибах, выделенных из полярных почв, также может защищать гифы от экстремальных температур и играть значительную роль в сохранении из года в год. Бергеро с соавторами (Bergero *et al.*, 1999) выделили из почвы на Земле Франца Иосифа 40 таксонов грибов, относящихся к 21 роду. По их мнению, подавляющее большинство видов психрофилы, которые активны в почве в течение одного или нескольких коротких периодов роста с периодами продолжительного состояния покоя. Только второстепенный компонент микофлоры арктических почв, грибы родов *Geomyces*, *Phoma*, *Therebolus* и *Motierella*, являясь психроолиготрофами, обладают постоянным медленным ростом.

При изучении различных грибов и страменопилов, изолированных из наземных мест обитания Антарктики, была отмечена внеклеточная антифризная активность, в том числе впервые у представителей Oomycota, Blastocladiomycota и Agaricomycotina (Blackwell *et al.*, 2006). Эти результаты ещё раз показали то, что АФБ и/или антифризные субстанции широко распространены в царствах грибов и близких организмов. Результаты исследований АФБ (22 кДа) наводят на мысль, что базидиомицеты, возможно, имеют одинаковую изоформу АФБ.

Следует отметить, что фитопатогенным грибам, вызывающим снежную плесень, уделялось много внимания, в отличие от непатогенных грибов, занимающих ту же экологическую нишу в полярных и альпийских районах, лесных и тундровых биомах. Последние биохимические исследования высокогорных и высокоширотных условий окружающей среды окончательно показали, что активность микроорганизмов под снеговым покровом в значительной степени способствует газовым потокам, круговороту углерода и азота (Schmidt *et al.*, 2013). Кроме того, Шмидт и др. продемонстрировали, что непатогенные грибы являются доминирующими организмами окружающей среды под снеговым покровом и выполняют важные функции в тундровых и лесных экосистемах.

### Распространение снежных плесеней

Снежные плесени распространены в Северном полушарии<sup>3</sup>: Северная Америка, северная Европа и Азия, там где экологические условия им позволяют (т.е. имеется продолжительный снежный покров). Снежный покров препятствует на поверхности почвы значительным перепадам температур, температуру близкую к нулю, относительно высокую и стабильную влажность, обеспечивает темноту, препятствующую растениям фотосинтезировать. Растения-хозяева, находящиеся под снеговым покровом в состоянии покоя, теряют со временем устойчивость к этим паразитам. Лишь некоторые факультативные снежные плесени, такие как *Microdochium nivale*, могут быть относительно независимыми от снегового покрова (Tronsmo *et al.*, 2001). Поражение *M. nivale* может протекать в зависимости от погодных условий по типу «корневая гниль – снежная плесень» (с формированием только анорморфы) или «корневая гниль – фузариозный ожог листьев – фузариоз

<sup>3</sup> Есть лишь несколько случаев обнаружения снежных плесеней в Южном полушарии (Tojo *et al.*, 2012; Yajima *et al.*, 2017).

колоса и зерна» (при наличии геле- и анаморфной стадий, и развиваться даже в Краснодарском крае (Gor'kovenko *et al.*, 2009).

Такой возбудитель снежной плесени, как *S. borealis*, являясь некротрофом, поражает, как правило, повреждённые морозом растения или переходит мицелием с поражённых растений. Поэтому, как отмечал Ниссинен, при температурах при узлах кущения ниже  $-2^{\circ}\text{C}$  преобладал *S. borealis*, а при температуре выше – преобладал *T. ishikariensis* (Nissinen, 1997). Поэтому в Центральной Европейской части России ущерб от *S. borealis* незначителен, в отличие от районов Поволжья, Урала и Сибири (Tkachenko, 2012). Распространение основных возбудителей склероциальных снежных плесеней *S. borealis* (рис. 8), *S. nivalis* (рис. 9) и *T. ishikariensis* (рис. 10) получены в результате российско-японских экспедиций и наглядно представлены в работе Ткаченко О.Б. (2012).

Один и тот же вид возбудителя снежной плесени может адаптироваться к различным по суровости условиям. Так, склероции Новосибирских изолятов выдерживали более 7 циклов замораживания-оттаивания, Московские погибали уже на третьем цикле (Hoshino *et al.*, 2001). То же относится и к Норвежским изолятам *Typhula ishikariensis*. Их разделили на три группы (I, II и III). Они также различаются по особенностям распространения, а группа III наиболее распространена в северных районах Норвегии. Хошино с соавторами стремились выяснить низкотемпературную адаптацию штаммов *T. ishikariensis* групп I и III с экологической и биохимической точек зрения. Определяли морозоустойчивость *T. ishikariensis*. Все штаммы группы III могут выживать при  $-40^{\circ}\text{C}$ , а размножение штамма группы I ингибировалось быстрым замораживанием. Штаммы III группы не росли при  $10^{\circ}\text{C}$ . Тем не менее после стресса замораживания они могут вегетировать при сублетальной температуре. Эти результаты показали, что экологическое распространение штаммов группы I и III в естественном климате можно объяснить адаптацией к морозу (Hoshino *et al.*, 1997).

Возбудители снежных плесеней адаптировались даже к полярным условиям (McBeath, 2002; Tojo, Newsham, 2012). Лишь в таких экстремальных холодных условиях с присутствием длительного снегового покрова, как Якутия, снежные плесени не обнаружены (Tkachenko, 2013).

### **Круг растений-хозяев возбудителей снежных плесеней**

Как уже сказано ранее, изучение снежных плесеней началось с культурных растений: озимых и многолетних хлебов. Большинство возбудителей снежных плесеней – оппортунистические патогены, т.е. способные при определённых условиях наносить ущерб этим растениям: продолжительный снеговой покров, темнота и защита под ним от заморозков, ослабление защитных свойств растения-хозяина, благоприятные условия для распространения и заражения растений в осенний период (Matsumoto, 1994; Matsumoto, Hoshino, 2009). В данной работе показан круг растений-хозяев возбудителей снежных плесеней, распространённых в России (*Sclerotinia borealis*, *S. nivalis* и *Typhula ishikariensis*) с широким кругом хозяев, и не показан таким узкоспециализированным, как *Microdochium nivale*, *Typhula*

*incarnata*, поражающих преимущественно злаковые (Poaceae) и *Sclerotinia trifoliorum*, поражающих растения семейства бобовых (Fabaceae).

Представленный в таблицах круг растений-хозяев составлен по результатам обследования растений как в дикой природе, так и в различных ботанических садах, где растения, как правило, интродуцированные, часто растущие в несвойственной им окружающей среде.

Считалось, что систематическим признаком некротрофа *Sclerotinia borealis* (син. *S. graminearum*, *Myriosclerotinia borealis*) (рис. 11) является то, что патоген поражает исключительно растения из семейства Poaceae. Исследования И. Сайто (Saito, 1998) показали, что гриб способен поражать *Iris ensata* var. *hortensis* (японский ирис), *I. pseudoacorus*, *I. hollandica* (голландский ирис) (все – сем. Iridaceae), Perko PVH (гибрид зелёного удобрения между *Brassica campestris* и *B. chinensis*) (сем. Brassicaceae), *Allium fistulosum* (сем. Alliaceae) и *Campanula portenschlagiana* (сем. Campanulaceae). Следует к растениям-хозяевам добавить сеянцы сосны первого года (Gulaev, 1948; 1950) (рис. 12). Круг растений-хозяев некротрофа *S. borealis* включает растения 28 видов, 17 родов, относящихся к 8 семействам (Tkachenko, 2006) (табл. 2).

Другой возбудитель этого рода, описанный на о. Хоккайдо (Япония) – *Sclerotinia nivalis* I. Saito (Saito, 1997), был отмечен на травянистых двудольных: съедобном лопухе (*Arctium lappa*), *Chrysanthemum morifolium*, *Ambrosia elatior*, моркови *Daucus carota*, *Angelica reptans* и *Plantago lanceolata*. Дальнейшее изучение гриба показало его широкий круг растений-хозяев и распространённость в северном полушарии. В список также включены растения из Кольского п-ва, где гриб был ошибочно определён как мезофильный *Sclerotinia minor* Jagger (Shavtova, 1989). Также из-за работы Л. Кон (Kohn, 1979) были к этому виду синонимизированы *S. intermedia* Ramsey (Ramsey, 1924) и *S. sativa* Drayton et Groves (Drayton, Groves, 1943). Склероциальный гриб на тюльпанах, определён Е.П. Проценко как *S. bulborum* (Wakker) Sacc. (Prosenko, 1968) был нами определён как *S. nivalis* (Tkachenko *et al.*, 2003b). Круг растений-хозяев *S. nivalis* включает растения 84 видов, 50 родов, относящихся к 19 семействам (Tkachenko, 2006) (рис. 10). (табл. 3). В последнее время гриб был отмечен на свекле столовой (*Beta vulgaris* L.) (сем. Chenopodiaceae) при хранении (Timina, Tkachenko, 2010), обнаружен в Китае: на латуке посевном *Lactuca sativa* L. (сем. Asteraceae) (Li *et al.*, 2000), многолетней траве простреле корейском *Pulsatilla koreana* (Yabe ex Nakai) Nakai ex Mori. (сем. Ranunculaceae) (Fu *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2015), атрактилодесе японском *Atractylodes japonica* Koidz. ex Kitam. (сем. Asteraceae) (Zhou *et al.*, 2012), на очитке лозовидном *Sedum sarmentosum* Bunge (сем. Crassulaceae) (Fan *et al.*, 2012), актинидии острой *Actinidia arguta* (Siebold & Zucc.) Planch. ex Miq. (сем. Actinidiaceae) (Wang *et al.*, 2016) и в Республике Корея: на молодых побегах аралии высокой *Aralia elata* (Miq.) Seem. (сем. Araliaceae) (Lee *et al.*, 2010) и женьшене обыкновенном, или настоящем *Panax ginseng* C.A. Mey (сем. Araliaceae) (Cho *et al.*, 2013).

Комплексный вид *Typhula ishkariensis* в различных странах много раз описывали на различных хозяевах как различные виды. В Европе несколько видов *Typhula* (*T. borealis* и *T. hyperborea*) описал Экстранд в Швеции в 1937-м и 1939 году (Ekstrand, 1955), соответственно, затем обнаружил,

что Ремсберг описала в 1940 году сходный гриб в Айдахо (Remsberg, 1940), назвав гриб *T. idahoensis*, затем увидели, что подобный гриб *T. ishikariensis* (Ишикари – название реки и провинции на Хоккайдо) был описан по всем правилам в Японии еще в 1930 году С. Имаи (Imai, 1930). Было отмечено, что японское название гриба приоритетно, но в России гриб часто отмечали как *T. borealis* и *T. idahoensis*. Кроме того, были описаны еще два вида этого рода: *T. graminearum* Гуляевым в 1948 году, поражающим сеянцы сосны 1-го года (рис. 11), злаковые сорняки и звездчатку, и *T. humulina* Кузнецовой в 1953 году, поражавшим хмель (рис. 4). Е.П. Потатосова предположила, что это синонимы *T. idahoensis* (Potatosova, 1960). Серьезный вклад в систематические исследования грибов рода *Typhula* внёс Рёед (Røed, 1960), разработавший метод определения совместимости изолятов при помощи монокарионных тестеров. Он предложил ди-мон – скрещивание (рис. 12), основанное на использовании монокарионных тестеров (мицелий без пряжек) и исследуемых дикарионных изолятов (мицелий с пряжками). В природе грибы *Typhula* существуют только в виде дикарионов. Монокарионы лишены пряжек, и если пряжки, мигрирующие вместе с ядрами, отмечаются внутри колонии монокариона, значит, тестер совместим с дикарионом. Появилось несколько работ, использующих этот метод. В США считают, что *T. idahoensis* и *T. ishikariensis* различные виды (Bruehl *et al.*, 1975; Bruehl, Cunfer, 1975), в Канаде в 1978 году вышла работа Оршволла и Смита, делящего вид *T. ishikariensis* на три разновидности: var. *ishikariensis*, var. *idahoensis* и var. *canadensis* (Årsvoll, Smith, 1978). Первые две разновидности различались особенностями клеток оболочек склероциев, var. *canadensis* мелкими склероциями. В Японии Мацумото выделил три биотипа этого вида: *T. ishikariensis* biotype A, *T. ishikariensis* biotype B и *T. ishikariensis* biotype C (Matsumoto *et al.*, 1982), затем отнеся последний таксон к *T. ishikariensis* biotype B ss form (мелкосклероциальной форме) (Matsumoto, Tajimi, 1991). В Норвегии также было выделено три группы: I, II и III (Matsumoto *et al.*, 1996). Позже Мацумото, обобщив все мировые данные, выделил следующую таксономию этого быстроэволюционирующего вида, разделив комплексный вид на два: *T. ishikariensis* вид 1 и *T. ishikariensis* вид 2 (Matsumoto *et al.*, 2001). Мы пользовались классификацией N. Мацумото. Эти данные не противоречат результатам молекулярного анализа, использовавшего RAPD, ITS-RFLP и сиквенс ядер районов ITS (Hsiang, Wu, 2000), где показаны различия *T. ishikariensis* между *T. idahoensis* и небольшие различия между *T. ishikariensis* и *T. ishikariensis* var. *canadensis*.

Наши исследования показали, что в России распространен преимущественно *T. ishikariensis* вид 1. Вид 1 гриба *Typhula ishikariensis* впервые найден нами в азиатской части страны (рис. 13). В европейской части нами отмечался только *T. ishikariensis* вид 1 (Tkachenko *et al.*, 1997). Кроме *T. ishikariensis* вида 1, вид 2 найден нами только на Дальнем Востоке (Камчатка, Сахалин, Магадан), причем в Магадане изолят идентичен *T. ishikariensis* var. *canadensis* (по Årsvoll, Smith, 1978), а также в рефугиуме ледникового периода на Байкале в предгорьях хребта Хамар-Дабан (Tkachenko, 2013). Мы подтвердили, что синонимизированные Е.Г. Потатосовой (Potatosova, 1960) с *T. idahoensis* виды *T. graminearum* и *T. humulina*

относятся к *T. ishikariensis* виду 1 (Hoshino *et al.*, 2004). В настоящее время эти виды – синонимы *T. ishikariensis*. Круг растений-хозяев *T. ishikariensis* включает растения 104 видов и разновидностей, относящихся к 60 родам и 19 семействам (Tkachenko, 2006) (табл. 4).

У остальных возбудителей снежных плесеней круг растений-хозяев капитально не изучался и состоит исключительно из близких сельскохозяйственных растений, на которых паразитирует. Следует отметить, что некоторые возбудители снежных плесеней могут заражать растения других возбудителей, например, отмечен изолят *S. nivalis*, поражающий клевер, который является традиционным растением-хозяином *S. trifoliorum* (Tkachenko *et al.*, 2003).

### Контроль развития снежных плесеней

Сложность борьбы со снежными плесенями заключается в том, что патогены инфицируют культуры, как правило, осенью, развиваются под снежным покровом и в начале весны, когда сохраняются пониженные температуры. В этот период опрыскивание растений фунгицидами затруднено или невозможно. Различным возбудителям снежных плесеней благоприятствует высокий снежный покров и затяжная весна. Развитие склероциальной снежной плесени, которую вызывает некротроф *Sclerotinia borealis*, провоцируется подмерзанием растений. И наоборот, поражению биотрофом *Typhula ishikariensis* способствует непромёрзшая почва. Поэтому склероциальная снежная плесень превалирует в районах, где часто растения подмерзают (Поволжье, Урал, Сибирь) (Tkachenko, 2012). Однако новосибирские популяции гриба *T. ishikariensis* значительно более адаптированы к замерзанию, чем московские штаммы (Hoshino *et al.*, 2001). Кроме того, точно прогнозировать условия зимы трудно, сильное развитие снежных плесеней происходит довольно редко, а стоимость защитных мероприятий высока. В штате Вашингтон (северо-запад США), где снежный покров благоприятствует развитию снежных плесеней в округе Дуглас с 1947 по 1966 год (16 зимних сезонов) наиболее вредоносная крапчатая снежная плесень отмечена 4 сезона, средняя вредоносность – 8 сезонов, слабая – 3 сезона и её отсутствие – 4 сезона. Другими словами, снежная плесень вызывает значительные потери более половины этого периода времени (Muntau *et al.*, 2013). При сильном поражении зерновых снежными плесенями производят запахивание полей и пересев площадей под яровые культуры. На некоторых культурах, например ржи, существуют системы защиты от снежной плесени (например, розовая снежная плесень) (Nazarova *et al.*, 2000).

Для борьбы со снежными плесенями применяют агротехнические, химические и биологические методы. Ещё один способ уменьшения поражения снежными плесенями – селекция устойчивых к ним растений.

**Агротехнический метод.** При возделывании ржи чередование культур и глубокая вспашка уменьшает количество инокулюма *S. borealis* в пределах поля (Gulaev, 1948; Khokhryakov, 1935), но не обеспечивает эффективной борьбы с грибом из-за того, что аскоспоры по воздуху заносятся главным образом с некультивируемых земель, например с лугов.

Размещение поглощающих солнечную энергию материалов чёрного цвета на снегу способствует его таянию весной, и ущерб от снежной плесе-

ни может быть уменьшен. Так, ещё В.В. Гуляев рекомендовал при поздней весне с растянутым таянием снега сгонять его искусственно (особенно в пониженных местах), разбрасывая по поверхности торфяную крошку или золу (Gulaev, 1948). Многие авторы (Fisher, Bruehl, 1964; Bruehl *et al.*, 1966; Kotter, 1979) изучали влияние графитового и угольного порошка на ускорение таяния снега. Механическое удаление снега непрактично (Gossen *et al.*, 2001) и может увеличить повреждение растений из-за того, что они очень чувствительны к заморозкам ранней весной, после того как снег убран (Holston, 1953).

Севооборот и глубокая вспашка – основные меры, снижающие число склероциев в почве. Такая агрономическая практика помогает минимизировать поражение фуражных бобовых, вызываемых *S. trifoliorum* и *S. sativa* на зимующих двудольных растениях (Loveless, 1951; Gold, Byther, 1979).

Ранний сев озимой пшеницы осенью позволяет более окрепшим растениям перенести поражение крапчатой снежной плесенью лучше, чем мелким растениям при более ранних посевах (Tomiyama, 1955; Holston, 1953; McKey, Reader, 1979). Поля, засеянные очень поздно, иногда избегают инфицирования, а если растения окажутся инфицированными, то они погибают (Holston, 1953). У рано посеянных растений листья часто уничтожаются снежной плесенью, но растение в целом отрастает вновь из узла кушения и оправляется. Полевые опыты и эксперименты в климакамерах (Bruehl, 1967b; Bruehl, Cunfer, 1971) подтверждают, что те растения, которые крупнее, переживают такие снежные плесени, как крапчатая и розовая, лучше, но на более крупных образуется больше склероциев, что усиливает инфекционную нагрузку на почву в будущем.

Хотя сроки посева существенно влияют на развитие снежных плесеней, от других агрономических приёмов в этот период (обработка почвы, оборудование, глубина посева) оно не зависит (Holston, 1953; McKey, Reader, 1979; Bruehl, Cunfer, 1971).

В наибольшей степени на развитие снежных плесеней воздействует удобрение азотом. Из-за его применения на газонных травах развитие снежной плесени увеличивается (Smith *et al.*, 1989). Ежемесячные подкормки некоторыми компостами эффективны в сдерживании широкого круга болезней, включая снежные плесени, вызываемые грибами *Typhula* spp. и *Microdochium nivale* (Nelson, Craft, 1992).

При севообороте с культурами, которые не относятся к числу растений-хозяев для возбудителей снежных плесеней, её развитие уменьшается. У озимой пшеницы, выращенной на поле, где в течение нескольких лет возделывалась яровая пшеница, поражение грибом *T. idahoensis* было ниже, чем при посеве после озимой пшеницы (Bruehl *et al.*, 1966). После люцерны склероциев *T. idahoensis* было больше, чем после озимой пшеницы (Huber, McKey, 1968). Если на пшенице, посеянной после бобовых (люцерна, донник белый или горох), наблюдалось незначительное поражение снежной плесенью, то с каждым посевом озимой пшеницы степень этого поражения возрастала (McKey, Reader, 1979). С целью снижения на озимых культурах распространения и развития снежной плесени (имеется в виду, конечно, розовая снежная плесень) и улучшения фитосанитарного состояния,

О.Г. Марьина-Черемных и Г.М. Хизматуллина считают, что наряду с протравливанием семян и внедрением устойчивых сортов необходимы севообороты, насыщенные такими культурами, как зерновые, бобовые или многолетние бобовые травы (Maryina-Cheremnykh, Khismatullina, 2016).

**Химический метод.** Протравливание зёрен испытано против снежной плесени (Lawton, Burpee, 1990; Sprague, 1956) и широко используется для борьбы с фузариозной инфекцией семян, вызываемой в том числе и *Microdochium nivale* в северной Европе (Olvang, 1992). В России против тифулёза озимых зерновых культур [*T. incarnata* и *T. idahoensis* (син. *T. ishikariensis*)] рекомендовалось протравливание озимых зерновых байтаном универсалом, байтаном, бенлатом (фундазолом), гранозаном и пентиурамом (Polityko, 1978), хотя рекомендация по протравливанию бензимидазольными препаратами беномилом, фундазолом и др. против *Typhula* spp. вызывает сомнение. Эффективность фунгицидов против различных видов возбудителей снежных плесеней неодинакова, а в некоторых случаях обработка даже может стимулировать развитие снежной плесени. Например, поражение грибами рода *Typhula* увеличивается при обработке беномилом (Hoftun, 1978; Naegermark, 1979), церкобином, бавистином (Ebenebe, Fehrman, 1974). Усиление развития тифулёза в случае с беномилом связано со стимуляцией роста грибного мицелия (Smith *et al.*, 1970) и подавлением антагонистической микобиоты (Hossfeld, 1974). Поражение тифулёзом может возрастать и при обработке другими пестицидами, например инсектицидом диметаланом (Cavelier, Maroquin, 1978). В Башкортостане эффективным приёмом снижения поражённости розовой снежной плесенью (эффективность 60%) было позднеосеннее опрыскивание посевов фундазолом (Sakhibgareev, Garipova, 2010).

В середине XX века для борьбы со снежными плесенями применяли ртутные и многие другие фунгициды, которые сейчас не разрешены по экологическим соображениям (Francis, 1994; Vargas, 1994). Как негативный аспект рассматривается то, что ртутные фунгициды не разлагаются на нетоксичные компоненты, остаются постоянно в почве, например на полях для гольфа (Fushtey, Frank, 1981), и могут загрязнять близлежащие водные экосистемы (Matthews *et al.*, 1995). В России использование ртутных соединений в фунгицидах запрещено (Анопутов, 2017).

Высказывается мнение, что опрыскивание полевых культур против снежной плесени в целом неэкономично (Gossen *et al.*, 2001). Хотя фунгицид может эффективно защитить зерновые (Sprague, 1956; Hoftun, 1978; Jamalain, Fenstermacher, 1969), эпифитотии случаются спорадически и невозможно заранее определить потребность в обработке. Опрыскивание фунгицидами экономически оправданно в годы с сильным поражением, когда удаётся получить значительную выгоду (например, увеличение урожая, улучшение качества продукта или стабильный доход). Как результат, в большинстве работ по применению фунгицидов исследования проводили на газонах для гольфа из-за их высокой стоимости (Futhtey, 1980; Kallio, 1966).

В северной Японии (Saito, Tkachenko) опрыскивание фунгицидами по листьям в начале зимы – обязательный приём при возделывании пшеницы,

т.к. снежная плесень снижает её урожай. *S. borealis* на пшеничных полях обычно встречается в сочетании с одним или более патогенами, вызывающими снежную плесень, например, *T. ishikariensis* или *M. nivale*. Следовательно, необходим фунгицид, эффективный против всех этих патогенов, или смесь нескольких фунгицидов.

На Хоккайдо, где озимая пшеница культивируется более экстенсивно, чем где-либо в Японии, для борьбы со снежной плесенью рекомендуются следующие действующие вещества фунгицидов: флуазинам – против *S. borealis*, *T. ishikariensis*, *T. incarnata* и *M. nivale*, флуазинам – против *S. borealis*, тиафонат-метил – против *S. borealis*, иминоклазин – против *S. borealis* и *M. nivale*.

В Канаде перед установлением снежного покрова против серой снежной плесени применяют опрыскивание фунгицидами с действующими веществами хлоронебом, хлороталонилом, ипродионом, пропиконазолом, квинтозеном (Serafincho, 2001).

В США список разрешённых препаратов (представлены названия действующих веществ) против снежной плесени шире: азоксистробин, хлоронеб, хлоронеб + тиофанат-метил, хлоротплонил + фенаримол, хлоротплонил + тиофанат-метил, ципроконазол, фенаримол, флютоланил, ипродион, ПХНБ (пентахлорнитробензол), пропиконазол, тирам, триадимефон и винклозалин (Watkins, 1999).

В настоящее время в Российской Федерации, согласно списку разрешённых на 2017 год фунгицидов (Anonimous, 2017), допускаются к использованию фунгициды со следующими действующими веществами: азоксистробин, ипродион, пропиконазол, тирам, триадимефон, фенаримол, хлоротоланил, ципроконазол (отметим, что рекомендаций по применению на газонных травах и озимых зерновых против снежной плесени нет). Против снежной плесени (в том числе тифулёзной) рекомендовано предпосадочное протравливание зерна озимой ржи препаратами со следующими действующими веществами: карбендазим – препараты колфуго супер, КС<sup>4</sup>, колфуго супер колор, КС («Agro-Chemie Kft.», Венгрия); феразим, КС (ООО «Агро Эксперт Групп», Россия); карбонар, КС (ООО «Агробюро Рус», Россия); карбендазим + карбоксин – препарат колфуго дуплет, КС («Agro-Chemie Kft.», Венгрия); сложная смесь клотианидин + флуоксастробин + протиоконазол + тебуконазол – препарат сценик комби, КС («Bayer CropScience AG», Германия). В литературе описан фунгицид терминатор с теми же действующими веществами, что и в препарате колфуго дуплет (Levitin, Tyuterev, 2003), однако в список пестицидов, разрешённых к применению на территории РФ этот фунгицид не включён.

В Мурманской области, очевидно против *Sclerotinia nivalis* (авторы обозначают гриб как *Sclerotinia* sp.), изучена эффективность совместного применения пентиурама<sup>5</sup>, известкования почвенных субстратов и внесения полного минерального удобрения на нивянике обыкновенном (*Leucanthemum vulgare*) (Shavrova, Kislykh, 1987a). Пентиурам, 50% с.п<sup>6</sup>, в виде водной суспензии (6 г препарата в 5 л воды на 1 м<sup>2</sup>) вносили в почву методом сплошного полива во 2-й декаде августа и начале сентября. Как

<sup>4</sup> КС – концентрат суспензии.

<sup>5</sup> Пентиурам не входит в Список разрешённых агрохимикатов... за 2017 год (Anonimous, 2017).

<sup>6</sup> С.п. – смачивающий порошок.

показали испытания, комплексные меры борьбы позволяют значительно снизить поражённость нивяника склероциальной гнилью. Дополнительные испытания показали, что совместное применение известкования, нитроаммофоски в дозе 60 кг/га и деразола<sup>7</sup> 10 кг/га (по препарату) позволяет резко снизить поражение нивяников склероциальной гнилью, увеличить их продуктивность и улучшить декоративность (Shavrova, Kislykh, 1987b). Пентатиурам 60 кг/га (по препарату) действовал менее эффективно. В условиях затяжной осени, быстрого нарастания инфекционного фона и развития болезни число обработок растений химическими препаратами следует увеличить до 3–4 в сезон (вторая и третья декады августа, середина и конец сентября). Они пишут, что важно учитывать появление устойчивых рас возбудителя болезни в дерозале и другим системным препаратам. По этой причине поливы растений дерозалом следует чередовать с поливами пентатиурамом. Как показали дальнейшие опыты (Shavrova, Kislykh, 1987b) наряду с дерозалом против склероциальной гнили эффективны беномил (50% с.п.) и фундазол (50% с.п.), которые можно применять как способом полива (1 г по препарату в 5 л воды, на 1 м<sup>2</sup>), так и опрыскиванием (0,1–0,2%-ной суспензией) растений. Крайне необходимо тщательно удалять поражённые растения вместе с комом земли.

Испытание фунгицидов показало, что при защите злаковых трав и озимых зерновых от серой снежной плесени (возб. *T. ishikariensis*) наиболее эффективно опрыскивание листовой поверхности растений перед установлением постоянного снежного покрова препаратами альто (0,2 л/га), альто супер (0,4 л/га) («Syngenta AG», Швейцария) или сочетание вышеперечисленных обработок с предпосадочным протравливанием семян препаратами дивидент стар (2 л/т) и дивидент тоталь (2 л/т) («Syngenta AG», Швейцария) (Серая, 2001). Только протравливание семян озимых зерновых против серой снежной плесени неэффективно, но, учитывая защитное действие этих протравителей против корневых гнилей, целесообразно сочетать протравливание семян с наземной обработкой с помощью испытанных фунгицидов (Серая, 2001). В полевых условиях наилучшую защиту от поражения озимых зерновых снежной плесенью (*M. nivale* и *T. ishikariensis*) обеспечивало опрыскивание посевов перед установлением снежного покрова препаратами альто супер и тилт при расходе 0,5 л/га. Биологическая эффективность применения этих препаратов составила, соответственно, 96,1 и 93,1%. Установлено (Sarycheva, 2010), что обработка растений регуляторами роста оберег (ООО «Ортон», Россия) и силк (ЗАО «Элха-Силк» и «Саяны-Элха», Россия) сдерживают заражение растений грибом *T. ishikariensis* на 30 суток, фунгицидом альто супер – на 75–90 суток в зависимости от высоты и длительности сохранения снежного покрова. Защитное действие фунгицида альто супер проявлялось на протяжении 75–90 суток при благоприятных для развития тифулёза погодных условий и 90–105 суток – при менее благоприятных. При сочетании протравливания семян препаратом максим и осеннего опрыскивания альто супер растения пшеницы в течение вегетации превосходили контроль по физиологическим показателям (содержание хлорофила, водоудерживающая способность, сухая масса растений) и в ко-

<sup>7</sup> Деразол не входит в Список разрешённых агрохимикатов... за 2017 год (Anonymous, 2017).

нечном счёте по урожайности, которая была на 70–80% выше контрольной. Биологическая эффективность осенней обработки озимых культур препаратом альто супер (0,5 л/га) составляла 80–90% и не зависела от применяемых протравителей семян, причём в условиях умеренного развития тифулёза эффективной была даже половинная норма (0,25 л/га). В работе на 10 видах газонных трав (Kostenko, 2012) в качестве возбудителей розовой снежной плесени рассмотрены восемь видов рода *Fusarium* Link, включая *M. nivale*. Выявлена высокая эффективность фунгицида браво, КС (д.в. хлороталонил, 500 г/л) при норме 2,0 л/га для осеннего опрыскивания травостоев райграса пастбищного и овсяницы красной. Этот препарат в 2010–2011 годах снизил развитие розовой снежной плесени в 2–4 раза эффективнее эталонного препарата квадрис, СК (д.в. азоксистробин, 250 г/л).

Против розовой снежной плесени ржи в России используют максим стар (2 л/т), байтан универсал (2 кг/т), фундазол (2 кг/т), дивиденд (2 л/т), колфуго супер (2 л/т), раксил (1,5 л/т), винцит (2 л/т), премис (2 л/т), фенорам супер (2 и 1,5 кг/т), агат-25К (0,03 кг/т); смеси: винцит + агат-25К (1 л + 0,03 кг/т), дивиденд + агат-25К (1 л + 0,03 кг/т) (Nazarova *et al.*, 2000). Для повышения эффективности защиты ржи от снежной плесени использовали осеннюю обработку посевов (в фазе кущения) фундазолом (0,6 кг/га) и колфуго супер (2 л/га). Наиболее высокие показатели получены при сочетании протравливания семян с осенним опрыскиванием – биологическая эффективность составила 72–84%, прибавка урожая – 4 ц/га, хозяйственная эффективность 110–111%. Подобные результаты были получены при проведении осенней обработки и протравливанием семян дивидендом, винцитом и премисом (Nazarova *et al.*, 2000).

Из-за сложности прогнозирования погодных условий часто вместо одной обработки приходится проводить несколько. На рынке периодически проявляются новые действующие вещества и формулы, но защите от снежной плесени при помощи фунгицидов требуется альтернатива (Frank, Sanders, 1994).

**Биологический метод.** При разработке биологического метода необходимо прежде всего изучить взаимоотношения между организмами (Burgess, 1994).

В случае с низкотемпературными организмами в качестве антагонистов могут использоваться как мезофиллы в период состояния покоя у возбудителей снежных плесеней (склероции) в летние месяцы, так и низкотемпературные биоагенты, активные во время развития патогенов (Matsumoto, 1998).

В ряде работ против снежных плесеней, вызываемых *Typhula* spp., использовали как естественные супрессоры (например, компосты), так и антагонистические организмы.

Ежемесячное внесение относительно небольших количеств супрессивных компостов (5 кг/100 м<sup>2</sup>) во время вегетации может подавлять многие болезни газонных трав, включая снежную плесень, вызываемую грибами рода *Typhula* (Nelson, Craft, 1992; Boutler *et al.*, 1992). Также эффективно внесение ударных доз (100 кг/100 м<sup>2</sup>) некоторых компостов на поля для гольфа поздней осенью. Главная проблема супрессивных компостов – их различная эффективность по годам и участкам (Nelson, 1992).

В Швеции изучали влияние 164 бактериальных изолятов при обработке семян против гнили корней, вызываемой *Fusarium culmorum* и возбудителя розовой снежной плесени *M. nivale*. Отмечена эффективность трех флюоресцентных псевдомонад и одного изолята *Pantoea* (изолят VF 626), результативность которых не уступала таковой у фунгицида Guazatine (Johansson *et al.*, 2003). Эксперименты по сравнению обработки семян и опрыскивания бактерией *Pseudomonas brassicacearum* (штамм МА<sub>250</sub>) при посеве обработанных семян показали некоторую эффективность, но при опрыскивании она была меньше (Levendorfs *et al.*, 2008).

Биофунгицид Елена, Ж<sup>8</sup> на озимой пшенице сорта Безенчукская обладает биологической эффективностью против снежной плесени на уровне химического фунгицида феразим, КС, а также ростостимулирующими свойствами, что позволяет ему даже в экстремальных условиях (засуха) обеспечить высокую урожайность зерновых культур (Kuzina *et al.*, 2011).

Некоторые виды рода *Trichoderma* – антагонисты летних склероциев *T. incarnata* и могут уменьшать потенциал инокулюма у возбудителя серой снежной плесени. Жизнеспособность склероциев значительно уменьшалась после инкубации с культурами *Trichoderma* в течение 6 суток (Harder, Troll, 1973). В Чувашском сельскохозяйственном институте провели испытание предпосадочной обработки черенков хмеля против тифулёза как химических средств защиты (ТМТД, марганцовокислого калия и бордоской жидкости), так и двух форм биологического препарата на основе сапрофитного гриба *Trichoderma lignorum* Harz.: маточная культура и смесь штаммов сухого препарата триходермин-4 из расчёта по 0,3 г на 10 черенков при 25 млрд. спор на 1 г (Sokolova, Alekseeva, 1977). Несмотря на то что все препараты положительно влияли на снижение заболевания, наилучшую эффективность показала маточная культура гриба.

Выявлено (Matsumoto, Tajimi, 1985a), что летом в полевых условиях от микопаразитов естественным образом гибнет более 90% склероциев *T. incarnata*, тогда как склероции *T. ishikariensis* биотипа А в основном выживают. Из склероциев *T. incarnata* были выделены микопаразиты *Coniothyrium minitans* Campbell, *Gliocladium roseum* Bain. и *Trichoderma* spp. Все они в лабораторных условиях паразитировали и на *T. ishikariensis* биотипа А. Однако практического результата получить не удалось, т.к. даже несколько выживших склероциев осенью могут вызвать распространение возбудителя базидиоспорами, а обработка в поле микопаразитами склероциев *T. ishikariensis* биотипа А во время вегетации растений чрезвычайно затруднена.

Попытки использовать в качестве антагонистических организмов бактерии не привели к заслуживающим внимание результатам, хотя были выявлены изоляты флюоресцирующих псевдомонад, антагонистичные в отношении *T. incarnata* и *T. ishikariensis* биотипов А, В и С (Matsumoto, Tajimi, 1985b, 1987; Hoshino *et al.*, 2004). Кроме того, были выявлены два штамма *Bacillus* sp. с подобными свойствами (Hoshino *et al.*, 2004).

*Typhula phacorrhiza* вначале считали патогеном, ранее не отмеченным на газонах, но этот вид также не оказался патогенным на полевице болотной

<sup>8</sup> Ж – жидкость.

в полевых опытах с инокуляцией. Наоборот, гриб подавлял развитие серой снежной плесени (Burpee *et al.*, 1987; Lawton, Burpee, 1990; Lawton *et al.*, 1986). В Японии этот гриб подавлял снежную плесень на райграссе пастбищном (Matsumoto, Tajimi, 1992). В Канаде изоляты *T. phacorrhiza*, выделенные из остатков пшеницы, различались по способности подавлять серую снежную плесень в полевых опытах в течение более чем 3-летнего периода (Wu *et al.*, 1998; Hsiang *et al.*, 1999b). Был проведён скрининг эффективности более чем 29 изолятов *T. phacorrhiza* на 14 видах растений против *T. ishikariensis* и *T. incarnata* (Hsiang, 1997, 2000) и выявлен наиболее активный штамм TP94671. При испытаниях изолятов *T. phacorrhiza* не отмечали строгую корреляцию между данными лабораторных и полевых опытов, поэтому лабораторные результаты не могут служить предварительными при выборе антагонистических штаммов (Wu *et al.*, 1998). Вытеснить с полей серую снежную плесень, очевидно, помогает бóльшая способность к утилизации структурных и запасных углеводов в сочетании с более широким интервалом температурного оптимума у *T. phacorrhiza*, чем у патогенных *T. ishikariensis* и *T. incarnata* (Wu, Hsiang, 1999; Hsiang, 2000) (рис. 14).

Одна возможная проблема, связанная с использованием *T. phacorrhiza* как биоагента, заключается в его потенциальной патогенности. Некоторые изоляты *T. phacorrhiza* были патогенны на пшенице в контролируемых условиях окружающей среды и полевых условиях (Schneider, Seaman, 1986, 1988). В других полевых опытах изоляты *T. phacorrhiza* не были патогенны в отношении ряда видов газонных трав (Wu *et al.*, 1998).

В России *T. phacorrhiza* (рис. 15) в борьбе с наиболее агрессивной крапчатой снежной плесенью (возб. *T. ishikariensis*) впервые применила С.В. Тазина (Tazina, 2005), выделив гриб в Главном ботаническом саду РАН. Осеннее внесение гриба *T. phacorrhiza* на посевы озимой пшеницы с инфекционным фоном *T. ishikariensis* приводило к снижению поражения крапчатой снежной плесенью в весенний период. Биологическая эффективность защиты озимых зерновых при использовании гриба *T. phacorrhiza* (200 г/м<sup>2</sup>) составила 75,2 %, что на 30,3 % больше, чем после обработки фундазолом, и на 17,6 % больше, чем при применении байлетона.

В субарктических районах Аляски найден психротолерантный гиперпаразит *Trichoderma atroviride* P. Karst. Было обнаружено, что он сдерживал развитие целого ряда возбудителей снежной плесени: *Coprinus psychromorbidus*, *Microdochium nivale*, *Myriosclerotinia* (*Sclerotinia*) *borealis*, *Pythium* spp., *Typhula incarnata*, *T. idahoensis* и *T. ishikariensis* (биологический вид 1 по Matsumoto *et al.*, 2001) (Wong, McBeath, 1999; Cheng *et al.*, 2001; McBeath, 2001, 2002). *T. atroviride* – мезофилл, который хорошо адаптирован к холоду. Его температурный диапазон от +4 °С (и ниже) до +33 °С, что позволяет его использовать для борьбы с фитопатогенами, вызывающими поражение корней, стеблей и других органов растений в холодных условиях, когда ткани растений уязвимы. *T. atroviride* быстро растёт и образует большое количество спор. Изолят CNS 861 *T. atroviride* обладает естественной резистентностью к металаксилу (ридомилу), каптану и ПХНБ (террфхлору) (Wong, McBeath, 1999). *T. atroviride* может использовать снежные плесени как источник питания. Гифы гриба свободно проникают через

клеточные стенки и переплетают гифы возбудителя снежной плесени. Клетки разрушаются и быстро лизируют. Продуцируемые *T. atroviride* хитинолитические энзимы, по-видимому, играют большую роль в микопаразитизме на возбудителях снежной плесени (Cheng *et al.*, 2001).

Обнаружены и другие организмы, способные подавлять развитие возбудителей снежных плесеней. Например, описанный в Канаде низкотемпературный гриб *Acremonium boreale* Smith & Davidson (Smith, Davidson, 1979) антагонистичен к другим патогенам, вызывающим снежную плесень: *Fusarium (Microdochium) nivale*, *Sclerotinia borealis* и *Typhula ishkariensis* var. *ishkariensis* и var. *canadensis*. Гриб проявляет слабые паразитические свойства на двух видах трав, но не подавляет *M. nivale* и пушистую снежную плесень (возб. низкотемпературный базидиомицет – low temperature basidiomycete или LTB) в опытах в контролируемых условиях (Smith, Gossen, 1989).

Была попытка проверки эндофита, который является симбионтом трав, в качестве потенциального биоагента против крапчатой снежной плесени (Wöli *et al.*, 2006). Проверено влияние эндофита *Neotyphodium* на пастбищный райграсс и крапчатую снежную плесень *in vitro* с парной культурой эндофита и *Typhula ishkariensis*, и на взаимоотношения «трава – снежная плесень» *in vivo* в теплице и в полевых опытах. В парной культуре эндофиты формировали зоны ингибирования и замедляли рост *T. ishkariensis*. Однако в полевых опытах заражённый эндофитом (E+) райграсс пастбищный был более восприимчив к *T. ishkariensis*, чем трава, свободная от эндофита (E-). Эндофитная инфекция увеличивала поражение зимой трав как в теплице, так и в полевых условиях, что говорит о неэффективности использования эндофита в качестве биоагента против крапчатой снежной плесени.

При изучении нематофауны озимой пшеницы в очагах розовой снежной плесени (Shchukovskaya *et al.*, 2012, 2013, 2014) были выделены несколько видов низкотемпературных микотрофных нематод, питающихся возбудителем розовой снежной плесени *M. nivale* – *Aphelenchoides saprophyllus* Franklin, *Paraphelenchus tritici* Baranovskaya, *Aphelenchus avenae* Bastian. *A. saprophyllus* развивался наиболее интенсивно в пробирках с мицелием гриба *M. nivale* при +5°C. Этот вид уничтожил мицелий гриба в течение 60–70 суток после внесения в пробирку, при этом его численность составила 1208 экз. на пробирку. *P. tritici* и *A. avenae* через 60–70 суток при +5°C уничтожили в пробирке только 40–50% мицелия с поверхности питательной среды. Численность нематод при этом была значительно ниже, чем в пробирках с *A. saprophyllus*. Проведение полевого мелкоделяночного опыта с внесением микогельминта *A. saprophyllus* (160 000 экз., 80 000 экз. и 38 000 экз.) на посевы озимой пшеницы осенью, показало, что биологическая эффективность составила, соответственно, 62,7, 52,7 и 43,1%. Нематоды не влияли на хозяйственную эффективность (урожайность), но они существенно снижали степень развития розовой снежной плесени и улучшали продуктивные качества растений. Способ борьбы с розовой снежной плесенью при помощи микогельминта *A. saprophyllus* запатентован (Shesteporov *et al.*, 2014).

**Селекционный метод.** Устойчивость к снежным плесеням изучалась прежде всего у хозяйственно значимых культур, таких как озимые зерно-

вые. Несмотря на то что первые сообщения о снежных плесенях, например, склероциальной снежной плесени, вызванной таксоном рода *Sclerotinia*, появились в России в 1901 году (Khokhryakov, 1935), планомерные работы по селекции на устойчивость к снежной плесени начались только в середине прошлого века в Северной Америке. В Тихоокеанском северо-западном регионе США (ТСЗ), где в основном выращивают озимую пшеницу, встречаются следующие возбудители снежных плесеней: *Microdochium nivale*, *Typhula idahoensis*, *T. ishikariensis*, *Myriosclerotinia (Sclerotinia) borealis*, *Pythium iwayamai* и *P. okanoganense* (Bruehl, 1982; Bruehl *et al.*, 1966). Наиболее распространена в этом регионе крапчатая снежная плесень, хотя в некоторые годы доминирует розовая снежная плесень. Серая снежная плесень пшеницы и ячменя (возб. *T. incarnata*) также широко распространена, но не наносит обычно значительного ущерба. Склероциальная снежная плесень и питиозная снежная гниль в меньшей степени поражают растения озимой пшеницы. В ТСЗ для снижения заболевания снежной плесенью используют устойчивые сорта и ранние сроки сева. В работах Бриэля показано, что устойчивость к *T. idahoensis*, *T. incarnata* и *M. nivale* коррелирует и физиологическая специализация между *T. incarnata* и *M. nivale* отсутствует (Bruehl, 1967a, 1967b). Поэтому нет необходимости проводить скрининг на устойчивость к каждому патогену индивидуально для того, чтобы вывести сорта этих видов с повышенной устойчивостью к снежной плесени.

Целенаправленная селекция озимой пшеницы на устойчивость к снежной плесени началась в США в 1960 году. Спрэг с соавт. высеяли 5200 линий пшеницы из мировой коллекции зерновых USDA (United State Department of Agriculture) на полях около г. Мэнсфильда (штат Вашингтон), а Сандерман и Маккей – 4800 линий той же коллекции в трех местах штата Айдахо (Sprague *et al.*, 1961; Suderman, McKey, 1968). Бриэль с соавт. перепроверили большую часть этой коллекции в период с 1962 по 1964 год и выявили следующие линии, потенциальные источники устойчивости к снежной плесени: С.1.9342, Р.1.94462, Р.1.94540, Р.1.166262, Р.1.166797, Р.1.166886, Р.1.166944, Р.1.167822, Р.1.172582, Р.1.173438, Р.1.173440, Р.1.173467, и Р.1.181268 (Bruehl *et al.*, 1964). Сандерман и Маккей выделили лишь две линии – С.1.14106 и С.1.14107, обладающие устойчивостью к этому заболеванию (Sunderman, McKey, 1968).

Многие из перечисленных сортов и линий озимой пшеницы послужили источниками устойчивости к возбудителям снежной плесени в селекционных программах других стран северного региона (Канада, Япония, страны Скандинавии). Несмотря на низкую урожайность этих линий, селекцию проводили вначале на устойчивость к снежной плесени и другим факторам перезимовки, а уже потом на признаки продуктивности, что было характерно для сортов, неустойчивых к снежной плесени. Например, в округе Дуглас (штат Вашингтон) за период с 1947 по 1966 год крапчатая снежная плесень причиняла значительный ущерб озимым зерновым.

Осуществить такой большой объем работ в этих двух селекционных центрах удалось благодаря выращиванию растений в климатических камерах. Развитие возбудителей снежной плесени в полевых опытах зависит от снежного покрова. При недостаточной его продолжительности или выпадении

снега на промёрзшую почву развитие этих заболеваний замедляется (Bruehl *et al.*, 1966). В контролируемых условиях климатических камер, в которых растения подвергают воздействию низких температур для закаливания, заражения и инкубации (0–2 °С), опыты проводят в течение всего года (Bruehl *et al.*, 1966; Sunderman, 1964). При этом растения не подвержены влиянию тех факторов, которые действуют при естественном снежном покрове. Степень заболевания также можно регулировать изменением времени инкубации при температурах, необходимых для развития болезни.

Кроме отрастания важной характеристикой устойчивости сортов к снежной плесени является время созревания, т.к. сильное поражение замедляет последнее. Так, в некоторые годы созревание восприимчивых сортов может задерживаться по сравнению с устойчивыми на 2 недели или более. Поэтому генотипы, которые хорошо отрастают после поражения снежной плесенью, также оценивают по дате созревания. Для скрининга на устойчивость к снежной плесени большое значение имеет дата посева (Bruehl, 1967a, 1967b). Поскольку при ранних сортах посева устойчивость растений увеличивается, отбирать высокоустойчивые и выбраковывать чувствительные генотипы легче при поздних сроках посевов.

В штате Вашингтон для получения устойчивых к снежной плесени сортов использовали линии С.I.9342, P.I.94549, P.I.167822 и P.I.181268. Сорта Sprague и Eltan, которые были получены, соответственно, в 1973 и 1989 годах. Эти сорта являются доминирующими в районах, поражаемых снежной плесенью в штате Вашингтон (Bruehl *et al.*, 1978). Два других устойчивых сорта – John и Andrew – были созданы, соответственно, в 1986 и 1987 годах, но не получили распространения. Для доработки этих сортов были использованы четыре источника устойчивости: линии P.I.181268 (для сорта Sprague), сорт Sprague и линия P.I.94540 (для сорта John) и линия P.I.167822 (для сортов Eltan и Andrew).

В 1995 году в США были предприняты новые попытки усовершенствования устойчивых к снежной плесени сортов (Murray, Jones, 1997). Значительный прогресс в этом направлении был достигнут около 20 лет назад, когда были получены два новых сорта: Edwin (1998) – карликовая белозёрная озимая пшеница со средней устойчивостью к снежной плесени и Bruehl (1999) – устойчивый сорт мягкой карликовой белозёрной озимой пшеницы. Источниками устойчивости к снежной плесени у этих сортов служили, соответственно, линия P.I.167822 и сорт Eltan. Устойчивость сорта Bruehl была аналогична таковой сорта Sprague, но урожайность первого была выше и соломина прочнее. Сорт Edwin оказался менее устойчивым, чем сорт Bruehl. По урожайности эти сорта превосходили карликовый сорт Mogo, обычно выращиваемый в этом регионе. В штате Айдахо, где снежная плесень распространена на больших площадях, доминировали сорта Manning и Bonneville, за которыми следуют Blizzard и Survivor (Sunderman *et al.*, 1991; Sousa *et al.*, 1992). В настоящее время сорта Sprague, Eltan и Mogo являются коммерческими сортами с различной устойчивостью к снежной плесени, а сорта Edwin и Bruehl устойчивыми к снежной плесени (Murray *et al.*, 2013)

Несколько иначе проводили селекцию озимых зерновых на устойчивость к снежной плесени в Канаде. Озимая рожь (*Secale cereale*) хорошо адапти-

рована к Канадским прериям, а выращивание озимой пшеницы ограничивалось небольшим районом в юго-западной части провинции Альберта, характеризующимся умеренными ветрами и небольшим снежным покровом.

Ещё в 1891 году директор Экспериментальной фермы северо-западных территорий (Indian Head, Saskatchewan) доложил об опытах с озимой рожью (McLeod, 1995). В течение прошлого века из интродуцированных сортов и рас отбирали в основном формы, устойчивые к низким температурам. Хотя такие сорта были получены, они не обладали устойчивостью к снежной плесени. Например, выведенный в Канаде первый полукарликовый гибрид озимой ржи AC Rifle (1994) обладал высокой потенциальной урожайностью, холодоустойчивостью и устойчивостью к полеганию, однако был восприимчив к снежной плесени.

Озимую пшеницу выращивают в Канаде с 1907 года (Johnston, 1977). В 1949 году в г. Летбридж (Agriculture and Agri-Food Canada Research Centre) была принята программа по гибридизации и селекции этой культуры (Stoskopt, 1995). В соответствии с программой центра были получены двойные гаплоидные линии, обладающие высокой устойчивостью к пушистой снежной плесени (возб. *Coprinopsis psychromorbida* – LTB) и улучшенными агрономическими характеристиками, которые смогли уменьшить риск выращивания озимой пшеницы в более заснеженных районах. Центром развития полевых культур (Field Crop Development Centre – FCDC), находящимся в г. Лакомб, была осуществлена селекционная программа на устойчивость к широкому кругу болезней, однако она была сосредоточена на устойчивости к пушистой снежной плесени и мучнистой росе пшеницы.

В Канаде серьезное внимание уделяют также тритикале ( $\times$  *Triticale* Witt.) (Larter, 1995). В 1969 году в сельскохозяйственном колледже (г. Гуэлф провинции Онтарио) начали проводить оценку европейских озимых форм тритикале, а в 1980 году был получен первый для восточной Канады сорт тритикале OAC Wintri, который успешно выращивали в районах прерий, изобилующих снегом. Реципротно-интеркроссная селекция из генетически различающихся зимостойких популяций позволила получить холодоустойчивый сорт тритикале Pika (1990), характеризующийся высокой зимостойкостью, устойчивостью к листовым болезням и средней устойчивостью к пушистой снежной плесени (возб. LTB). В конце 1970-х начата программа Центр развития полевых культур (Field Crop Development Centre – FCDC) (Salmon, Turkington, 1997). В рамках этой программы в 1999 году был получен низкорослый, короткоостный, холодоустойчивый сорт Bobcat, обладающий (как сорт Pika) устойчивостью к пушистой снежной плесени.

57 сортов или селекционных линий озимой пшеницы, 2 сорта озимой ржи и 1 сорт тритикале в 1985 году был оценен на устойчивость или толерантность к *Microdochium nivale* и *Typhula ishikariensis* в научных центрах Аркелля и Элоры (пров. Онтарио) (Litschko *et al.*, 1988). В обоих местах через 4–5 дней после таяния снега (около 135 дней после инокуляции) у всех инокулированных растений отмечали некроз листьев >50%. Наблюдение, сделанное через 6 недель, показало, что несколько сортов демонстрировали повышенную способность восстанавливать новую листву. Сорта и линии озимой ржи были более устойчивы к патогенам, чем

пшеничные. Отмечены следующие сорта и линии устойчивые к *M. nivale*: Lennox (Канада) – результат селекции на улучшение отечественного сорта Мироновская-808, отечественный сорт Лютесценс-116, линия CI-14106; и устойчивые к *Typhula* spp.: Sundance (Канада), отечественные Альбидум-1 и Альбидум-14, Olympia (Финляндия) и две американские линии CI-14106 и Snow mold Sprague. Также отмечены сорта и линии, у которых не отмечено значительного уменьшения урожайности: при заражении *M. nivale*: Sprague, CI-14106, Hokuei, Лютесценс-230, Альбидум-11, Sundance, WT84, Tulun-407, Jo-3022, Одесская-16, Agree и Augusta; при заражении *Typhula* spp.: Харьковская 22МЦ, Альбидум-11, Белецкая и Lovgin-11. В Канаде отечественный сорт Альбидум-11 проявил толерантность к обоим патогенам.

В северной Европе большое внимание уделялось поиску устойчивых сортов озимого ячменя к серой снежной плесени (возб. *Typhula incarnata*) (Elovson, Nilsson, 1992). Эта болезнь здесь наиболее серьезна на озимом ячмене (Mielke, 1990). Ячмень сначала выращивали в контролируемых условиях при +10°C до стадии 3–4 листьев, затем закачивали 6 недель при температурах день/ночь 5/1°C. Закалённые растения ячменя инфицировали *T. ishikariensis*, т.к. этот грибок в лабораторных условиях более вирулентен, чем *T. incarnata*, но злаковые одинаково реагируют на эти два грибка (Bruehl, 1967; Jamalain, 1974). Ящики с растениями покрывали влажной бумагой и чёрными пластиковыми листами. Через 2–3 недели во влажных условиях и при повышении температуры измеряли уровень устойчивости как число или процент выживших растений. Проверили 5 сортов (Frost, Fimbul II, Irgi и Sonja) и линию W 51084. Из шведских старого Fimbul II и нового Frost, первый был значительно более устойчив. У немецкого Irgi низкий уровень толерантности, в то время как у старого сорта Irgi он такой же хороший, как у Fimbul II. Превосходный уровень толерантности показала линия W 51084.

Хёммё (Hömmö, 1994) изучал устойчивость 13 культиваров озимой ржи к снежной плесени (*Microdochium nivale*) в полевых условиях, а также на трёх различных лабораторных опытах: испытание снежной плесени в климокамере, опыт по ферментативному анализу и опыты на сегментах листьев. Полученные результаты в полевых условиях тесно коррелировали с результатами, полученными в климокамере. Результаты ферментативного анализа и сегмента листьев показали, что в растениях существуют другие, более специализированные механизмы устойчивости к снежной плесени, которые действуют также на уровне одного листа. По крайней мере, некоторые из этих реакций резистентности, по-видимому, индуцируются литическими ферментами, выделяемыми *M. nivale*. Хотя по одним данным существует положительная корреляция между устойчивостью к снежной плесени и морозам (Årsvoll, 1977; Årsvoll, Larsen, 1977), обратный результат был получен Годэ и Ченом (Gaudet, Chen, 1988), Хёммё получены культивары ржи (Jussi, Anna, Voima, Vågonäs höstråg и Norderåstetra), имеющие обе устойчивости к этим двум показателям (Hömmö, 1994).

В Японии основным районом выращивания озимых зерновых являются северные районы островов Хонсю и Хоккайдо. Зимний климат в северных

районах Японии характеризуется устойчивым снежным покровом. Так, на о. Хоккайдо продолжительность снежного покрова составляет 130–170 суток, температура иногда падает до  $-30^{\circ}\text{C}$ . Возбудителями снежной плесени в этом регионе служат *Typhula ishikariensis*, *T. incarnata*, *Microdochium nivale*, *Pythium* spp., *S. borealis* и *n*-LTB (new low temperature basidiomycete), причем последние два патогена распространены главным образом в восточной части о. Хоккайдо, где зимняя температура воздуха ниже  $-20^{\circ}\text{C}$  и обычно наблюдается минимальная толщина снежного покрова.

Направленность селекционных работ в Японии по выведению сортов, устойчивых к низким температурам и снежным плесеням, уже с начала 70-х годов прошлого века, по нашему мнению, способствовала стабилизации урожая озимых форм пшеницы (Amano, 1997). Однако, Аmano считает, что уменьшение поражённости посевов озимых низкотемпературными патогенами обусловлено смягчением климата на о. Хоккайдо.

В качестве источников устойчивости использовали материалы из США, Канады, СССР и северной Европы. В процессе скрининга было отмечено отсутствие источников, одинаково устойчивых как к снежной плесени, так и к низким температурам, а основные сорта с о. Хоккайдо обладали высокой зимостойкостью, кардинально отличающейся от таковой озимой пшеницы – линия Turkey Red. Поэтому для о. Хоккайдо в качестве источников устойчивости были использованы несколько линий по каждому фактору: к грибам *M. nivale* и рода *Typhula* – линии американской селекции P.I.173438, P.I.172582, C.I.14106; к низкой температуре – сорта Лютесценс 329 и Валуевская из России и Notstar из Канады. При этом было получено несколько сортов, устойчивых к снежной плесени, но для полной защиты этим сортам ещё требовалась обработка фунгицидами. Позже японские селекционеры привлекли сорта швейцарской селекции: Münstertaler, Haunsberg, Niederndorferberg (Kleijer, 1988; Kuwabara *et al.*, 1986). По мнению Н. Ирики и Т. Кувабара (Iriki, Kuwabara, 1993), из-за высокой наследуемости и положительного направления доминирования гены устойчивости американской линии P.I.173438 могут быть введены в коммерческие сорта методом обратного скрещивания. Для увеличения продуктивности озимой пшеницы на о. Хоккайдо, где продолжительность снегового покрова в среднем превышает 150 сут. и растения часто сильно поражаются грибами рода *Typhula* и/или *M. nivale*, на различных сельскохозяйственных экспериментальных станциях проводили полевой скрининг с целью выявления образцов, устойчивых к снежной плесени. При этом в селекционных программах Японии широко использовали такие источники устойчивости, как три вышеперечисленные линии американской селекции (Amano, 1997). Гибриды отбирали в  $F_2$  и  $F_3$  на делянках с естественным инфекционным фоном. В популяциях  $F_2$  ( $n = 4000$ ) в каждой комбинации скрещиваний гибель из-за поражения снежной плесенью составляла от 20 до 80% растений. От 200 до 300 выживших растений из каждой комбинации скрещивания подлежали дальнейшей селекции в  $F_3$ . Устойчивость нескольких элитных линий (61005, 62021 и 62025), полученных из комбинации скрещивания P.I.173438  $\times$  Horoshirikomugi  $\times$  Chihokukomugi, превышала таковую сорта Horoshirikomugi (эталон устойчивости к снежной плесени), но оказалась ниже, чем у линии P.I.173438. В

1994 году был получен новый сорт Hokushin, для повышения устойчивости которого к снежной плесени наряду с интеграцией генов линии P.I.173438 и C.I.14106 использовали японские источники устойчивости – Chihokugomugi × Kitami 35. Устойчивость к возбудителям рода *Typhula* у сорта Hokushin была выше, чем у родительских форм и сорта Chihokugomugi и соответствовала таковой сорта Nogoshirikomugi, который является основным макаронным сортом на о. Хоккайдо.

Устойчивость к другому возбудителю снежной плесени, аскомицету *S. borealis*, тесно коррелирует с устойчивостью к заморозкам: гриб наносит ущерб в районах, где промерзание почвы предшествует установлению снежного покрова. На о. Хоккайдо это восточные районы, в России – северо-запад Европейской части, Среднее Поволжье, Западная Сибирь. Согласно программе выведения сортов, устойчивых к этим факторам, в Японии в селекцию привлекли двойные гаплоиды, полученные методом культуры пыльцы и пыльников. По мнению Шибата, экстенсивная селекция линий двойных гибридов на устойчивость к *S. borealis* при умеренной численности популяции может быть более эффективна, чем общепринятые методы (Shibata, 1997).

Устойчивость к возбудителям снежной плесени традиционно оценивали в полевых условиях, характеризующихся множеством нестабильных факторов. В результате такой оценки могут быть получены ошибочные и противоречивые результаты. Эти трудности удалось преодолеть благодаря климатическим камерам (Bruehl *et al.*, 1964; Sunderman, 1964). Использование стерильных условий при оптимальных для развития патогена температурах позволяет значительно сократить сроки тестирования. Так, Годэ и Козуб разработали методику оценки устойчивости озимой пшеницы к пушистой снежной плесени, одному из главных криофильных патогенов Канады (Gaudet, Kozub, 1991), а Никаджима и Абе (Nikajima, Abe, 1990) – к *T. incarnata* и *M. nivale*. Одним из факторов повышения устойчивости растений к снежным плесеням является их закаливание. Например, закаливание озимой пшеницы при 2°C от 1 до 6 недель увеличивало устойчивость к патогенам, вызывающим снежную плесень, таким как *Coprinopsis psychromorbida*, *Typhula incarnata* и *Microdochium nivale*, так же как и к мучнистой росе (возб. *Blumaria graminis* f. sp. *graminis*) и полосатой ржавчине (возб. *Puccinia striiformis*). 14 дней было достаточно для полной экспрессии синтеза гена жасмоновой кислоты, алленового оксида азота и разрушающего фруктан энзима β-фруктофунонасидазы в сравнении с 42-дневным закаливанием (Gaudet *et al.*, 2011). Накаджимой и Абе отмечено, то растения озимой пшеницы при 2°C в темноте остаются восприимчивыми, но они быстро приобретают устойчивость при воздействии низких интенсивностей света в 150 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> (Nakajima, Abe, 1996). В этой статье показано, что структура развития устойчивости к снежной плесени существенно отличается от модели, связанной с устойчивостью к замерзанию, хотя обе они обусловлены низкими температурами. Метод выведения в климокамере устойчивых к крапчатой снежной плесени сортов был усовершенствован и позволил сократить срок до 12 недель (Kawakami, Abe, 2003). Авторы предложили оптимальные условия, состоящие из 2 недель для предварительного

го закаливания и самого закаливания, 6 недель для инкубации при 8°C и 2 недели для восстановления роста в теплице для скрининга резистентности. О. Эргон и А.-М. Тронсмо показали на устойчивых американских линиях (C19342, C114106 и P1181268), что хотя закаливание холодом сильно повышает уровень устойчивости к розовой снежной плесени (возб. *M. nivale*) у всех линий пшеницы, у некоторых устойчивых линий какие-то механизмы устойчивости также присутствуют до закаливания холодом (Ergon, Tronsmo, 2006). Интересно, что на растениях озимой пшеницы закаливание при 4°C было более сильным, чем при 2°C, и при матричном потенциале почвы –0,1, чем при 0.01 МПа (Nishio *et al.*, 2008). По мнению авторов, понимание влияния температуры и матричного потенциала почвы во время закаливания растений для определения устойчивости к крапчатой снежной плесени будет полезно при составлении селекционных программ по получению устойчивых к снежным плесеням культиваров в контролируемых условиях окружающей среды. Исследовали два генотипа тритикале, существенно отличающихся по устойчивости к *Microdochium nivale*. Magnat (восприимчивый) и Newo (относительно устойчивый) были дополнительно изучены как модели растений, чтобы проверить роль предварительного закаливания и закаливания в результате индукции резистентности. Без предварительного закаливания холодом оба модельных сорта были восприимчивы к инфекции *M. nivale*, но получили генотипически зависимый уровень резистентности после 4-недельного закаливания при 4°C (Gołębiowska, Wędzony, 2009).

Важными для адаптации к меняющейся среде и минимизации ущерба от снежной плесени с использованием экологически устойчивых методов все еще остаются селекция на устойчивость (Bertrand *et al.*, 2009; Bertrand, Castonguay, 2013; Rohnli, 2013), в сочетании с разъяснением этих механизмов (Gaudet, Laroche, 2013; Yoshida, Kawakami, 2013).

В последнее время работы по устойчивости к снежным плесеням перешли на молекулярный уровень. Так, Крузе с соавт. нашли в геноме озимой пшеницы участки с комбинированной устойчивостью как к снежной плесени, так и холодостойкости (Kruise *et al.*, 2017). На хромосоме 5A был идентифицирован один количественный локус признаков (QTL), связанный как с морозостойкостью, так и с устойчивостью к снежной плесени. Второй QTL, связанный с устойчивостью к морозостойкости, был также найден на хромосоме 5A, а третий – на 4И. Другой QTL, связанный с устойчивостью к снежной плесени был идентифицирован на хромосоме 6И. QTL на хромосоме 5A связанный с обоими признаками, был тесно связан с локусом FR-A2 (морозоустойчивость A2). О QTL на хромосоме 4B, ассоциированный с морозостойкостью и QTL на хромосоме 6B, связанный толерантностью к снежной плесени ранее не сообщалось. Эти участки хромосом могут быть полезными при идентификации источников толерантности для этих признаков.

В России целенаправленных работ по селекции озимых злаковых на устойчивость к снежной плесени нет. Тем не менее в России выполнен ряд исследований по выявлению видов зерновых, устойчивых к различным видам снежных плесеней. Так, в Тюменской области изучали депрессию хозяйственно-ценных признаков в течение вегетационного периода под воздействием *Fusarium nivale* (*Microdochium nivale*) (Trofimova, Bome,

2006). Образцы озимой ржи различались по уровню восприимчивости и/или компенсаторных возможностей. К устойчивым отнесены Чулпан, Ильмень, Исеть, Супермалыш 2, Волна; к средневосприимчивым – Восход 1; к восприимчивым – 8s-191 Россиянка × Гетера, Деснянка × Имериг, Тетра и Сибирь.

На инфекционном фоне проведена иммунологическая оценка 500 сортообразцов мировой коллекции ВИР (г. Санкт-Петербург) и сортов отечественной селекции по проценту выпревания (снежной плесени – авт.) и интенсивности поражения листовой поверхности и отобраны обладающие устойчивостью образцы: сорта отечественной селекции – Шатиловская тетра, Популяции I-82 тетра, Сибирская крупнозернистая, Таёжная, Кировская 89, Вятка 2, Дымка, Росинка, Илим, Фаленская 4, Пурга, Ф4-92, Чулпан 3, Короткостебельная 6, Харьковская 88, Татарская 1, Безенчукская 88, Волхова, Таловская 29; сорта из мировой коллекции ВИР – LAD-287 St-2614, Antonnisme, Leelondzkie Kartowe № 1, Leelondzkie Krotnoslomix × Baltynie (Польша), Eros, Rerus (ГДР), Inzucht 74/2, Inzucht 108/8 (Швеция), к-10953 (Финляндия), Feniks (Бельгия), к-11385 (Югославия), к-11150, к-11389 (Португалия), к-11398 (Грузия), к-11131 (Азербайджан), Белта тетра (Баларусь), Вева (Украина) (Ovsyankina, 2000).

Ряд работ по использованию химического мутагенеза, проведённого на сорте, полученном путём отдалённой гибридизации, привели к получению стабильных урожаев, независимо от капризов погоды, получению зерна высокого качества и устойчивости к снежной плесени. Так были выведены сорта «Памяти Рапопорта» и «Солнечный» (Eiges *et al.*, 2009; 2011; 2016).

## Прогноз развития снежных плесеней

### в связи с изменением климатических условий

В настоящее время в мире происходит быстрое изменение климата. Чаще всего сообщают о глобальном потеплении. Например, в Саратовском ГУ было проанализировано влияние глобального потепления на перезимовку озимых культур (Pryakhina *et al.*, 2012) за период 1941–2010 гг. Анализ показал, что в последние три десятилетия сократился период зимовки и процент гибели озимых культур. Несмотря на многочисленные доказательства этого явления, многие учёные придерживаются иной точки зрения. На самом же деле мы сейчас живем на «пике» сравнительно небольшого локального потепления, после окончания которого начнется новая фаза похолодания (если она уже и не началась) (Klyashtorin, Lyubushin, 2007). Предстоящее похолодание может оказаться самым глубоким за последние несколько тысяч лет, но к нему надо готовиться уже сейчас, поскольку оно явится предвестником следующего ледникового периода (Sorokhtin, 2010). Например, известный учёный А.П. Капица, заведующий кафедрой рационального природопользования географического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова, член-корреспондент РАН, считал, что на земле в настоящее время наступило хотя и слабое, но похолодание (<http://avkrasn.ru/article-130.html>). По его мнению, в настоящее время происходит сильное изменение климата на местах, что видно по представленному сайту <http://planeta.moy.su/blog/>

globalnoe\_poteplenie\_lozh\_veka/2012-02-18-14885. Эксперты по изменению климата NOAA (The National Oceanic and Atmospheric Administration, USA) ранее прогнозировали мягкую зиму, но теперь американские метеорологи предвидят «значительно более холодный, чем обычный месяц для Скандинавии и России», а атмосфера Земли не прогрелась вообще с конца 1950-х годов (<https://realclimatescience.com/2016/03/noaa-radiosonde-data-shows-no-warming-for-58-years/>).

По мнению Наююки Мацумото и Тома Хсианга (Matsumoto, Hsiang, 2016), изменения климата должны содействовать получению сельскохозяйственной продукции дальше в районы севера, где температуры и период для выращивания был ранее ограничен. В эти районы будут введены, по-видимому, более продуктивные и качественные сорта. С потеплением, однако, годный для закаливания период может укорачиваться, и более того растения могут не приспособиться для процесса закаливания к сочетанию более тёплых температур и более короткой длины дня. Так, интродукция новых культур особенно в высокие широты не может быть получена без улучшения ответа на новый фотопериод. Снежный покров, длящийся несколько месяцев, частично заменяется длинным периодом влажных и прохладных условий. Грибы, такие как *Microdochium nivale* и *Pythium* spp., вызывающие факультативные снежные плесени могут стать даже более значимыми, т.к. они могут превалировать в условиях больших колебаний климатических вариаций и меньшей сезонной предсказуемостью. Чтобы справиться с таким феноменом, ключевую роль в естественных экосистемах играет биоразнообразие, но современное сельское хозяйство для продуктивности сфокусировано на единообразии (Kreyling, 2013). Необходимо для регулирования снежных плесеней пересмотреть эту роль и использовать единообразие и биоразнообразие. Изменение климата создаёт большой вызов фермерам и учёным для адаптации в районы с меньшей предсказуемостью.

Можно попытаться приспособиться к регулярным, предсказуемым изменениям климата, чтобы свести к минимуму снижение урожайности за счет различных культурных растений и их внутренней способности. Необходимо пересмотреть роль и использование разнородности и разнообразия в регуляции поражения снежными плесенями. На фоне глобального потепления региональные изменения климата России, по данным сайта «Экологическое образование» ([www.ecoedu.ru/index.php?r=23&id=7](http://www.ecoedu.ru/index.php?r=23&id=7)), будут далеко не одинаковыми, а их влияние на отдельные виды хозяйственной деятельности могут быть как благоприятными, так и пагубными. Данные результатов модельных расчётов того же сайта показывают, что в XXI веке наиболее значимое потепление на территории России ожидается зимой, особенно в Сибири и в Арктике, а к середине XXI века среднегодовое количество осадков в среднем на территории нашей страны возрастёт на  $8,2 \pm 2,5\%$ . Наиболее значительное увеличение количества осадков ожидается зимой. Причём на европейской части России увеличение суммарного количества осадков связано преимущественно с увеличением дождевых осадков, то в Западной и Восточной Сибири – с увеличением выпадения снега. Эта тенденция подтверждается и другими источниками (Meleshko *et al.*, 2004; Rapova, 2011). Как сказал, выступая на Всемирном форуме снега, директор

Института географии РАН В.М. Котляков: «Возникает парадокс – при потеплении, которое сейчас характерно, становится на Земле больше снега. Это происходит на больших пространствах Сибири, где снега больше, чем было один-два десятилетия назад» (<http://ria.ru/eco/20130117/918475810.html#ixzz4FhI7eH>).

В Сибири были отмечены некротроф *Sclerotinia borealis* Bubak & Vleugel (рис. 6), и недавно обнаружен наиболее опасный возбудитель крапчатой снежной плесени, биотроф *Typhula ishikariensis* S. Imai (рис. 13). Первый гриб поражает под снегом лишь повреждённые морозом ткани растений, вызывая так называемую «склеротиниозную снежную плесень» или «склеротиниоз» (англ. *Sclerotinia snow mold* или *Snow scald*). Второй гриб вызывает крапчатую, или серую снежную плесень. *T. ishikariensis* впервые отмечен в Новосибирске в 1998 году (Hoshino *et al.*, 2001) и позже в Томске (Tkachenko *et al.*, 2003). В Финляндии О. Ниссинен отмечал на *Phleum pratense* L., что если температура зимой на глубине узла кущения выше  $-2^{\circ}\text{C}$ , то злаковые поражаются *T. ishikariensis*, ниже – *S. borealis* (Nissinen, 1997). До недавнего времени из-за заморозков и незначительного снежного покрова, защищающего зимующие растения от перепадов температур, из-за повреждений растений морозами в Западной Сибири на озимых зерновых преобладал склеротиниоз.

Очевидно, в будущем в связи с быстрым потеплением климата в Сибири и увеличением выпадения снега, основным заболеванием озимых будет крапчатая снежная плесень. О возможности замены приоритетного *S. borealis* на *T. ishikariensis* в некоторых регионах Канады сообщается в статье Дени Годэ с соавторами (Gaudet *et al.*, 2012) и восточном Хоккайдо (Япония) (Matsumoto, Hoshino, 2013).

## Заключение

Криофильные грибы, вызывающие снежную плесень, широко распространены на территории России и могут приводить к пересеву озимых, как это было в 1994 году. В нашей стране основное внимание в селекционной работе уделяется абиотическим факторам перезимовки и за редким исключением почти не проводятся работы фитопатологов и селекционеров по созданию сортов, устойчивых к возбудителям снежной плесени. Центры выращивания озимых культур в связи с проходящими в настоящее время изменениями климата (см. главу «Прогноз развития снежных плесеней в связи с глобальным потеплением») могут сместиться в азиатскую часть нашей страны, где приоритет лимитирующих факторов с абиотических неизбежно перейдёт на биотические, тем более что такие потенциально опасные низкотемпературные возбудители, как *S. borealis* и адаптированный к низким температурам *T. ishikariensis*, уже отмечены в Западной Сибири (Hoshino *et al.*, 2001; Tkachenko *et al.*, 2003). Хотя в большинстве сельскохозяйственных районов России снежные плесени уменьшили свою отрицательную роль в получении урожая в сравнении с предыдущими годами, происходящие изменения климата могут существенно повлиять как на агрессивность этих патогенов, так и представить новые угрозы для сельскохозяйственных культур в новых местах их культивирования.

## Рисунки

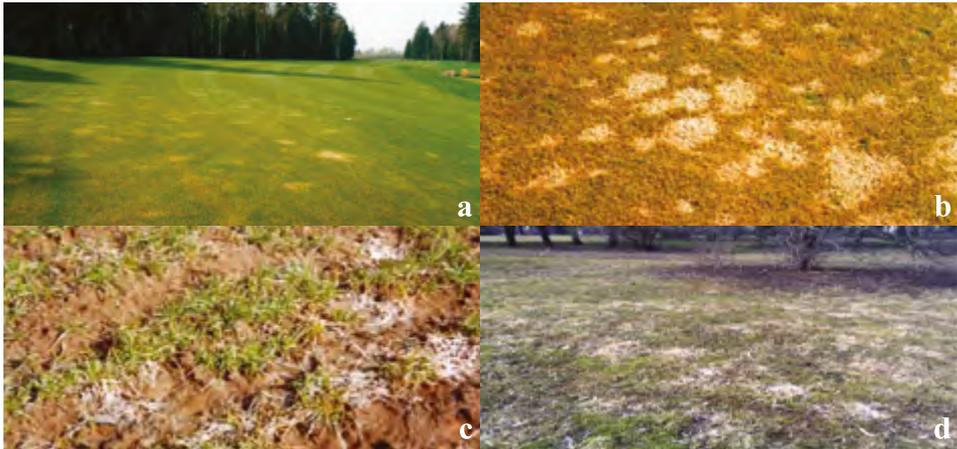


Рис. 1. Крапчатая снежная плесень (возб. *Typhula ishikariensis* S. Imai), а, б. Гольф-клуб, Нагатино, Московская область; с. озимая пшеница; д. газон Главного ботанического сада РАН

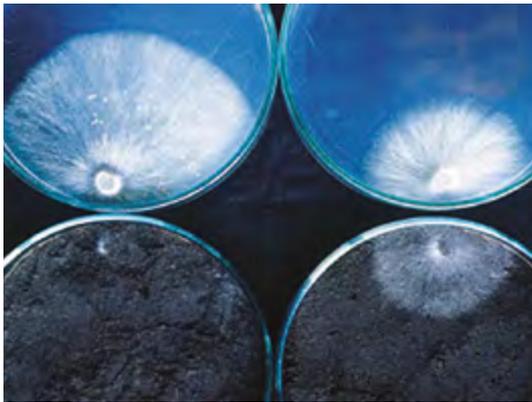


Рис. 2. Опыт на питательной агаровой среде демонстрирует природу снежных плесеней, избегания антагонизма при условиях среды приближенной к условиям под снежным покровом. Рост мицелия *Typhula ishikariensis* при 0°C (вверху справа) в два раза меньше, чем при оптимальной температуре 10°C (вверху слева); однако когда культуры покрыты нестерильной почвой, рост мицелия значительно ухудшается при 10°C (внизу справа), но не при 0°C (внизу слева) из-за активности антагонистов, которые могут расти при 10°C (Matsumoto, Hsiang, 2016)

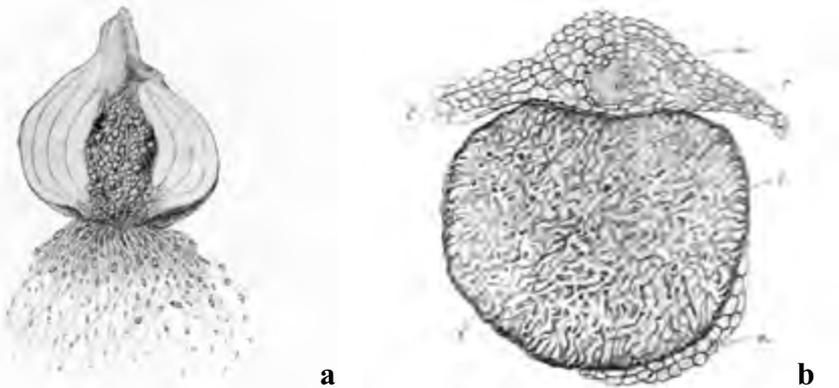


Рис. 3. Склероциальный гриб, поражающий тюльпан (по Elenkin, 1911). а. Разрез растения вдоль (видны склероции на корнях и внутри луковицы); б. Разрез склероция (видны четко различающиеся клетки оболочки и меддулы)

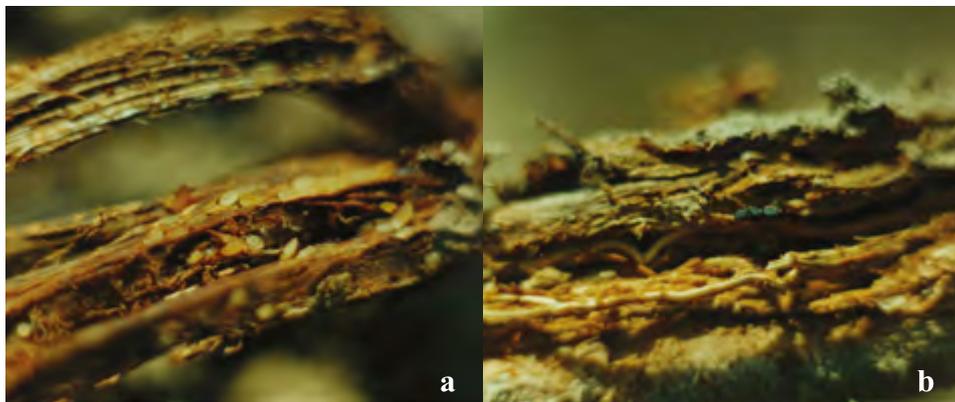


Рис. 4. Поражение подземных корневищ хмеля грибом *Typhula ishikariensis*. а. Незрелые склероции. б. Зрелые склероции



Рис. 5. Поражение донца и луковицы тюльпана грибом *Typhula ishikariensis*



Рис. 6. Поражение озимой пшеницы *Sclerotinia borealis*

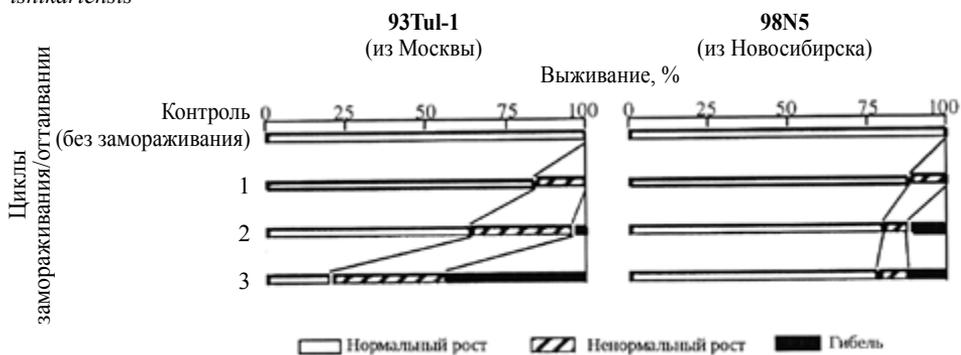


Рис. 7. Устойчивость к замораживанию российских склероциев *Typhula ishikariensis* при циклах замораживания/оттаивания (по Hoshino et al., 2001)

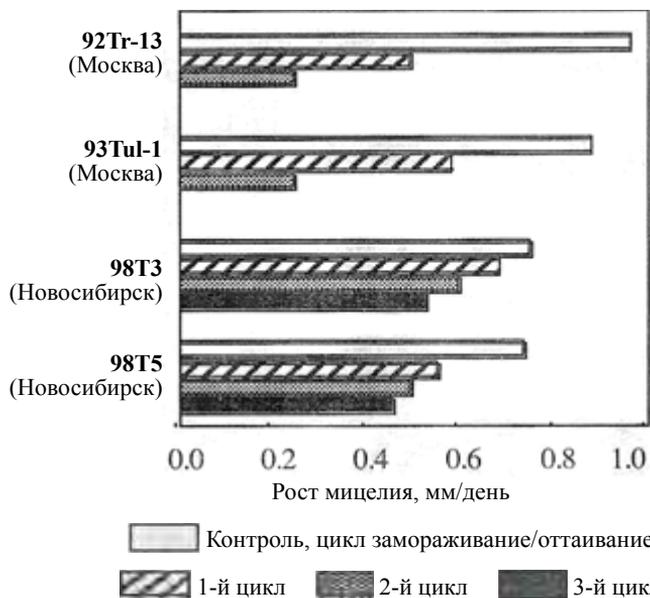


Рис. 8. Влияние циклов замораживания/оттаивания на рост мицелия из склероциев *Typhula ishikariensis* московских и сибирских изолятов (по Hoshino et al., 2001)



Рис. 9. Заражение некротрофом *Sclerotinia borealis* сеянцев сосны 1-го года через поражённый злаковый сорняк



Рис. 10. Поражение *Sclerotinia nivalis*: а. пиретрум (*Pyrethrum sp.*); б. ярутка полевая (*Thlaspi arvense*); с. ромашка непахучая (*Matricaria inodora*); д. нивяник (*Leucanthemum sp.*)



Рис. 11. Поражение сеянцев сосны 1-го года грибом *Typhula ishikariensis*



Рис. 12. Схема ди-мон скрещивания. В чашку Петри с агаром высевают дикарион и монокарион, который играет здесь роль тестера. После встречи колонии их оставляют расти ещё 3 недели. В это время происходит/не происходит перенос ядер из дикариона в монокарион. Затем переносят кусок среды с мицелием из колонии монокариона на расстоянии 1 см от места встречи двух колоний в свободное место на той же чашке Петри. Мицелий из выросшей через 1–2 недели колонии проверяют под микроскопом на пряжки, которые служат доказательством переноса ядер из дикариона в монокарион.



Рис. 13. Крапчатая снежная плесень (*возб. Typhula ishikariensis*) в ЦСБС СО РАН, Новосибирск, 1998 г.

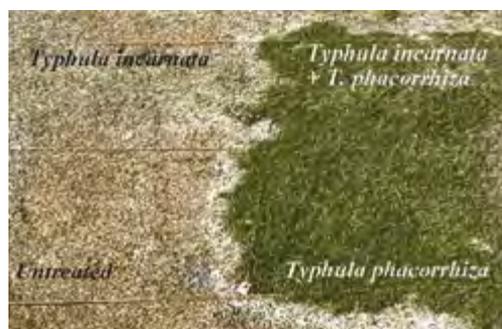


Рис. 14. Опыт по использованию *Typhula phacorrhiza* против возбудителя снежной плесени *Typhula incarnata* (no Hsiang, 2000)



Рис. 15. Внешний вид злака, на котором развивается сапротроф *Typhula phacorrhiza* (склероции на ножках), ГБС РАН, Москва

## Таблицы

Таблица 1

Возбудители облигатных и факультативных снежных плесеней (по Matsumoto, Hsiang, 2016)

Возбудители облигатных снежных плесеней <sup>1</sup>	Возбудители факультативных снежных плесеней <sup>1</sup>
Низкотемпературный базидиомицет (ЛТВ), возб. <i>Coprinus psychromorbidus</i>	<i>Ceratobasidium gramineum</i>
<i>Phacidium abietis</i>	<i>Microdochium nivale</i>
<i>Pythium iwayamai</i>	<i>Pythium graminicola</i>
<i>Racodium therryanum</i> <sup>2</sup>	<i>Pythium paddicum</i>
<i>Sclerotinia borealis</i>	<i>Rhynchosporium secalis</i>
<i>Sclerotinia nivalis</i>	<i>Sclerotinia trifoliorum</i>
Гриб суппонуке, возб. <i>Athelia sp.</i>	
<i>Typhula incarnata</i>	
<i>Typhula ishikariensis</i>	
<i>Typhula trifolii</i>	

<sup>1</sup> Возбудители облигатных снежных плесеней преобладают исключительно в зимний период, в то время как возбудители факультативных снежных плесеней могут развиваться в течение вегетационного периода растений-хозяев.

<sup>2</sup> По современным данным эти возбудители внедряются в растения-хозяев не под снежным покровом, а в толще снежного покрова, заражая древесные растения, и не являются возбудителями снежных плесеней (Hoshino et al, 2013).

Таблица 2

Круг растений-хозяев гриба *Sclerotinia borealis*

Семейство	Виды
Alliaceae	<i>Allium fistulosum</i> L.
Asteraceae	<i>Helianthus tuberosus</i> L.
Brassicaceae	<i>Brassica campestris</i> L. × <i>B. chinensis</i> L.
Campanulaceae	<i>Campanula postenshulagiana</i> Roem. et Schmit.
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i> L.
Iridaceae	<i>Iris ensata</i> var. <i>hortensis</i> Makino (японский ирис) <i>I. germanica</i> L. (германский ирис) <i>I. hollandica</i> Hort. (голландский ирис) <i>I. pseudoacous</i> L.
Pinaceae	<i>Pinus sylvestris</i> L.
Poaceae	<i>Agrostis canina</i> L., <i>Agropyron dasystachum</i> (Hook.) Schrib., <i>A. desertorum</i> (Fisch.) Schult., <i>A. intermedium</i> (Host.) Beauv., <i>A. semicostatum</i> (Steud.) Nees. ex Boiss., <i>A. sibiricum</i> (Willd.) Beauf., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Arrhenotherum elatius</i> (L.) J. Presl. & C. Presl., <i>Bromus erectus</i> Huds., <i>B. inermis</i> Leyss., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Elymus canadensis</i> L., <i>E. sibiricus</i> L., <i>Festuca elatior</i> L., <i>F. gigantea</i> (L.) Vill., <i>F. rubra</i> L., <i>Lolium perenne</i> L., <i>Phleum pratense</i> L.

Круг растений-хозяев гриба *Sclerotinia nivalis*

Семейство	Виды
Apiaceae	<i>Angelica acutiloba</i> Kitagawa, <i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Roehl, <i>Panax ginseng</i> C.A. Meyer
Asteraceae	<i>Antennaria carpatica</i> (Wahlenb.) Bluff & Finget., <i>Anthemis rigescens</i> Willd., <i>Arctium lappa</i> L., <i>Arnica alpina</i> (L.) Olin, <i>A. frigida</i> C.A. Mey. ex Iljin, <i>A. montana</i> L., <i>Artemisia moritima</i> L., <i>A. tilesii</i> Ledeb., <i>Aster alpinus</i> L., <i>A. gaspensis</i> Victorin, <i>A. novi-belgii</i> L., <i>A. sibiricus</i> L., <i>A. subintegerrimus</i> (Trautv.) Ostenf., <i>A. thomsonii</i> C.B. Clarke, <i>Centaurea montana</i> L., <i>Chrysanthemum coronarium</i> L., <i>Doronicum oblongifolium</i> DC, <i>Erigeron canadensis</i> L., <i>Helianthus tuberosus</i> L., <i>Helichrysum avenaceum</i> (L.) Moench, <i>Lactuca sativa</i> L., <i>Leucanthemum alpinum</i> Lam., <i>L. leucolepsis</i> (Briq. & Cavillier) Horvatic, <i>L. maximum</i> Marconi, <i>L. subglaucum</i> De Larambergue, <i>L. vulgare</i> Lam., <i>L. waldsteinii</i> (Sch.Bip.) Pouzar, <i>Ligularia altaica</i> DC, <i>Tripleurospermum perforatum</i> (Mérat) M.Lainz., <i>Pyrethrum cinerariifolium</i> Trev., <i>P. punctatum</i> (Desr.) Bordz. ex Grossh. & Schischk., <i>Saussurea maximowiczii</i> Herder, <i>S. pulviflora</i> DC, <i>Solidago compacta</i> Turcz.
Boraginaceae	<i>Myosotis barbata</i> L.
Brassicaceae	<i>Arabis alpina</i> L., <i>Aubrieta deltoides</i> (L.) DC, <i>Brassica campestris</i> L., <i>B. napus</i> Hook., <i>Erysimum hieracifolium</i> L., <i>Hutchinsia alpina</i> (L.) R.Dr., <i>Lactuca sativa</i> L., <i>Thlaspi arvense</i> L.
Campanulaceae	<i>Campanula barbata</i> L., <i>C. glomeratas</i> L., <i>C. hondoensis</i> Kitam., <i>C. justiniana</i> Wit., <i>C. colenotiana</i> C.A. Meg., <i>C. latifolia</i> L., <i>C. longistyla</i> Fomin, <i>C. olympica</i> Boiss., <i>C. persicifolia</i> L., <i>C. rotundifolia</i> L., <i>C. scheuchzeri</i> Vill., <i>C. thessala</i> Maire, <i>C. tridentata</i> Schreb., <i>Edraianthus parnassicum</i> (Boiss. et Spr.) Halascy.
Caryophyllaceae	<i>Silene acaulis</i> L., <i>Stellaria media</i> L., <i>Viscaria alpina</i> (L.) G. Don.
Crassulaceae	<i>Sedum lydium</i> Boiss., <i>Sedum</i> sp.
Dipsacaceae	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.
Fabaceae	<i>Hedysarum alpinum</i> L., <i>Lupinus arcticus</i> S. Wats., <i>L. polyphyllus</i> Lindl., <i>Trifolium</i> sp.
Gentianaceae	<i>Gentianella lingulata</i> (C. Agardh) N.M. Pritch.
Hamamelidaceae	<i>Hamamelis</i> sp.
Hemerocalidaceae	<i>Hemerocalis</i> sp.
Iridaceae	<i>Iris germanica</i> L.
Liliaceae	<i>Tulipa</i> × <i>hybrida</i>
Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i> L.
Polemoniaceae	<i>Phlox</i> sp.
Ranunculaceae	<i>Amonastrum crinitum</i> (Luz.) Holub, <i>Ranunkulus oreophyllus</i> Bieb.
Rosaceae	<i>Potentilla rupestris</i> L.
Scrophulariaceae	<i>Leptandra sibirica</i> (L.) Nutt. ex G. Don.

Таблица 4

Круг растений-хозяев гриба *Typhula ishikariensis*\*

Семейство	Виды
Alliaceae	<i>Allium</i> sp., <i>A. karataviense</i> Regel
Asteraceae	<i>Alyssum saxatile</i> L., <i>Artemisia</i> sp., <i>A. stellerii</i> Bess.
Boraginaceae	<i>Myosotis stricta</i> L.
Brassicaceae	<i>Arabis aernosa</i> Scop., <i>A. alpina</i> L., <i>A. caucasica</i> Willd., <i>Brassica campestris</i> L., <i>B. napus</i> ., <i>B. napus</i> var. <i>oleifera</i> , <i>Draba aizoides</i> Pall., <i>D. sibirica</i> (Pall.) Thell., <i>Iberis sempervirens</i> L., <i>Sisymbrium</i> sp., <i>Thlaspi arvense</i> L.
Campanulaceae	<i>Campanula persicifolia</i> L.
Cannabaceae	<i>Humulus lupulus</i> L.
Caryophyllaceae	<i>Arenaria purpurescens</i> Ramond, <i>Cerastium argenteum</i> Bieb., <i>C. biebersteinii</i> DC, <i>C. tomentosum</i> L., <i>Coronari flos-jovis</i> A.Br., <i>Dianthus deltoides</i> L., <i>D. gratianopolitanus</i> Vill., <i>D. plumaris</i> L., <i>Lychnis</i> sp., <i>Sagina saginoides</i> (L.) D.-T., <i>Silene coei-rosa</i> A.Br., <i>Stellaria media</i> L.
Crassulaceae	<i>Sedum acre</i> L., <i>S. sieboldii</i> Sweet., <i>S. tenuifolia</i> Fisch. ex Link Glaz.
Сyperaceae	<i>Carex flava</i> L.
Fabaceae	<i>Lotus corniculatus</i> L., <i>Medicago sativa</i> L., <i>Trifolium sativum</i> L., <i>Trifolium</i> sp.
Hemerocalidaceae	<i>Hemerocalis hybrida</i>
Hyacinthaceae	<i>Muscari paradoxum</i> (Fish. et Mey) Koch., <i>M. poliantum</i> Boiss., <i>M. tubergiana</i> Hoog ex Turfil, <i>Ornithogallum balansae</i> Boiss.
Iridaceae	<i>Iris germanica</i> L., <i>Sisynthium angustifolium</i> Mill.
Lamiaceae	<i>Salvia sclarea</i> L., <i>Satureja hortensis</i> L., <i>Stachis lanata</i> Crantz., <i>Thymus serpyllum</i> L., <i>Th. citriodorus</i> = <i>Th. pulegioides</i> × <i>Th. vulgaris</i>
Liliaceae	<i>Colchicum</i> sp., <i>Tulipa</i> × <i>hybrida</i> , <i>Xiphium</i> sp.
Pinaceae	<i>Pinus sylvestris</i> L.
Poaceae	<i>Agropyron cristatum</i> Gaertn., <i>A. inerme</i> (Scribn. et Sm.) Rudb., <i>A. intermedium</i> (Host.) Beauv., <i>A. repens</i> Beauv., <i>A. smithii</i> Rudb., <i>Agrostis tenuis</i> L., <i>A. vulgaris</i> With., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>A. arundinaceus</i> Poir., <i>Arrhenotherum elatius</i> (L.) J. Presl. & C. Presl., <i>Avena sativa</i> L., <i>Bromus carinatus</i> Hook. et Am., <i>B. inermis</i> Leyss., <i>B. tectorum</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Deschampsia elongata</i> (Hook) Munro, <i>Festuca pratensis</i> Hugs., <i>F. glauca</i> 'Aurea', <i>F. rubra</i> L., <i>Holcus lunatum</i> L., <i>Hordeum nodosum</i> L., <i>H. vulgare</i> L., <i>Lolium multiflorum</i> Lam., <i>L. perenne</i> L., <i>Phalaris arundinaceae</i> L., <i>Phleum pratense</i> L., <i>Poa polustris</i> L., <i>P. pratensis</i> L., <i>P. trivialis</i> L., <i>Secale cereale</i> L., <i>Sesleria coerulea</i> (L.) Ard., <i>Stipa columbiana</i> var. <i>nelsonii</i> (Scribn.) Hitchc., <i>Triticum aestivum</i> L., <i>T. vulgare</i> Vill., <i>Typhoides arundinaceae</i> L.
Polemoniaceae	<i>Phlox douglasii</i> Yook., <i>Ph. subulata</i> L.
Rosaceae	<i>Potentilla</i> sp., <i>P. atrasanqunea</i> Lodd., <i>P. leucopolitana</i> P.J. Muel., ex F. Schultz.

\* В таблице представлены растения-хозяева комплексного вида *T. ishikariensis* без учёта разделения на два биологических вида. Биологический вид II отмечен только на видах сем. Poaceae.

## References

*Aarnæs J.O.* (2002) Katalog over makro- og mikrosopp angitt for Norge og Svalbard // Synopsis Fungorum. Vol. 16, p. 1–412 (in Norwegian, English summary).

*Amano Y.* (1997) Current works for the development of wheat varieties resistant to snow molds in Hokkaido. In: International Workshop on Plant-Microbe Interactions at Low Temperature Under Snow, Nov. 25–28, 1997. Sapporo, Japan, p. 240–244.

*Andreeva N.F., Tupenevich S.M.* (1963) Vyprevanie ozimyykh khlebov [Dumping-off of winter crops] / Rasprostranenie vreditel'ey i bolezney s.-kh. kul'tur v 1962 g. i prognoz ikh poyavleniya v 1963 g. [Distribution of pests and diseases of agricultural plants in the USSR in 1962, and the forecast of their appearance in 1963]. Leningrad, p. 159–160 (in Russian).

Vyprevaniye ozimyykh khlebov [Dumping-off of winter crops]. Rasprostraneniye vreditel'ey i bolezney sel'skokhozyaystvennykh kul'tur v SSSR v 1962 godu i prognoz iz poyavleniya v 1963 godu [The spread of pests and diseases of agricultural crops in the USSR in 1962 and the forecast from the appearance in 1963]. Leningrad, p. 159–160 (in Russian).

Anonymous (2007) 4-e izdanie diska “Zhertvy politicheskogo terrora v SSSR”. Mezhdunarodnoe obshchestvo “Memorial”. [4th edition of the CD “The victims of political terror in the USSR.” “Memorial” International Society]. <http://list.memo.ru/index6.htm> (in Russian).

Anonymous (2017): Spisok pestitsidov i agrokhimikatov, razreshennykh k primeneniyu na territorii Rossiyskoy Federatsii (Prilozhenie k zhurnalu “Zashchita rasteniy”). [List of pesticides and agrochemicals permitted for use in the Russian Federation (Supplement to the journal “Plant Protection”). Zashchita i karantin rasteniy (prilozhenie k zhurnalu) [Protection and quarantine of plants (appendix to the journal)]. 5: 792 p. (in Russian).

Anonymous (2016) OBZOR fitosanitarnogo sostoyaniya posevov sel'skokhozyaystvennykh kul'tur v Rossiyskoy Federatsii v 2015 godu i prognoz razvitiya vrednykh ob'yektov v 2016 godu [REVIEW of phytosanitary condition of crops in the Russian Federation in 2015 and the forecast for the development of harmful objects in 2016]. Ministry of Agriculture of the Russian Federation.] Moscow. 576 p. (in Russian).

*Årsvoll K.* (1975) Fungi causing winter damage on cultivated grasses in Norway // Meld. Norg. LandbrHøgsk. 54(9) 49 p.

*Årsvoll K.* (1977) Effects of hardening, plant age, and development in *Phleum pratense* and *Festuca pratensis* on resistance to snow mould fungi // Meld. Norg. LandbrHøgsk. 56(1): 1–14.

*Årsvoll K., Larsen A.* (1977) Effect of nitrogen, phosphorus, and potassium on resistance to snow mould fungi and in freezing tolerance in *Phleum pratense* // Meld. Norg. LandbrHøgsk. 57(1) 1–14.

*Årsvoll K., Smith J.D.* (1978) *Typhula ishikariensis* and its varieties, var. *idahoensis* comb. nov. and var. *canadensis* var. nov. // Can. J. Bot. 56: 348–364

*Badet T., Peyraud R., Raffaele S.* (2015) Common protein sequence signatures associate with *Sclerotinia borealis* lifestyle and secretion in fungal pathogens of the *Sclerotiniaceae* // Front Plant Sci. 24. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2015.00776>. Accessed 03 February 2016.

- Baron V.S., Dick A.C., Najda H.G., Salmon D.F. (1993) Cropping systems for spring and winter cereals under simulated pasture: yield and yield distribution // *Can. J. Plant Sci.* 73: 122–129.
- Barry R.G., Jania J., Birkenmajer K. (2011) A.B. Dobrowolski – the first cryospheric scientist – and the subsequent development of cryospheric science // *Hist. Geo Space Sci.* 2: 75–79.
- Bergero R., Girlanda M., Verese G.C., Intili D., Luppi A.M. (1999) Psychrooligotrophic fungi from Arctic soils of Franz Joseph Land // *Polar Biol.* 21(6): 361–368.
- Bertrand A., Castonguay Y. (2013) Molecular changes in recurrently selected populations of forage legumes. In: Yoshida M., Matsumoto N., Imai R. (eds) *Plant and microbe adaptations to cold in a changing world*. New York: Springer, p. 209–217.
- Bertrand A., Castonguay Y., Cloutier J., Couture L., Hsiang T., Dionne J., Laberge S. (2009) Genetic diversity for pink snow mold resistance in greens0type annual bluegrass // *Crop Sci.* 49: 589–599.
- Blackwell M., Hibbert D.S., Taylor J.W., Spatafora J.W. (2006) Research Co-ordination Networks: a phylogeny for kingdom Fungi (Deep Hypha) // *Mycologia*. 98: 829–837 doi:10.3852/mycologia.98.6.829.
- Boland G.J., Melzer M.S., Hopkin A., Higgins V., Nassuth A. (2004) Climate change and plant diseases in Ontario // *Can. J. Plant Pathol.* 26: 335–350.
- Boulter J.I., Boland G.J., Trevors J.T. (2002): Assessment of compost for suppression of *Fusarium* patch (*Microdochium nivale*) and *Typhula* blight (*Typhula ishikariensis*) snow molds of turfgrass // *Biological control*. 25: 162–172 (doi: 10.1016/S1049-9644(02)00060-9).
- Boyce J.S. (1961) *Forest Pathology*, 3rd edition. New York: McGraw-Hill., 572 p.
- Bridge P. (2010) List of Non-lichenized Fungi from the Antarctic Region. Version 2.3.3. [http://www.antarctica.ac.uk/bas\\_research/data/access/fungi/index.htm](http://www.antarctica.ac.uk/bas_research/data/access/fungi/index.htm).
- Bruehl G.W. (1967a) Lack of significant pathogenic specialization within *Fusarium nivale*, *Typhula idahoensis*, and *T. incarnata* and correlation of resistance in winter wheat to these fungi // *Plant Dis. Rep.* 51: 810–814.
- Bruehl G.W. (1967b) Effect of plant size on resistance to snow mold of winter wheat // *Plant Dis. Rep.* 51: 815–819.
- Bruehl G.W. (1967c) Correlation of resistance to *Typhula idahoensis*, *T. incarnata* and *Fusarium nivale* in certain varieties of winter wheat // *Phytopathology*. 57: 308–310.
- Bruehl G.W. (1982) Developing wheat resistant to snow mold in Washington State // *Plant Dis.* 66: 1090–1095.
- Bruehl G.W., Cunfer B.M. (1971) Physiologic and environmental factors that affect the severity of snow mold of wheat // *Phytopathology*. 61: 792–798 (doi: 10.1094/Phyto-61-792).
- Bruehl G.W., Cunfer B.M. (1975) *Typhula* species pathogenic to wheat in the Pacific Northwest // *Phytopathology*. 65: 755–760.
- Bruehl G.W., Fisher W.R., Nagamitsu M. (1964) Resistance to snow mold of winter wheat // *Phytopathology*. 54: 1432.
- Bruehl G.W., Machtmes R., Kiomoto R. (1975) Taxonomic Relationships Among *Typhula* Species as Revealed by Mating Experiments // *Phytopathology*. 65: 1108–1114.

Bruehl G.W., Nagamitsu M., Nelson W.L., Peterson C.J., Rubenthaler C.L. (1978) Registration of 'Sprague' wheat // Crop Sci. 18: 695–696.

Bruehl G.W., Sprague R., Fisher W.R., Nagamitsu M., Nelson W.L., Vogel O.A. (1966) Snow molds of winter wheat in Washington. Washington Agric. Exp. Stn. Bull. 677: 1–21.

Burpee L.L. (1994) Interaction among low-temperature-tolerant fungi: Prelude to biological control // Can. J. Plant Pathol. 16: 247–250 (doi: 10.1080/07060669409500762).

Burpee L.L., Kaye L.M., Goultly L.G., Lawton M.B. (1987) Suppression of grey snow mold on creeping bentgrass by an isolate of *Typhula phacorrhiza* // Plant Disease. 71: 97–100 (doi: 10.1094/PD-71-0097).

Cainrs A.J., Howarth C.J., Pollock C.J. (1995) Characterization of acid invertase from the snow mould *Monographella nivalis*: a mesophilic enzyme from a psychrophilic fungus // New Phytologist. 1995. 130: 391–400.

Cavelier M., Maroquin C. (1978) Interférence d'une epidemie provoquée pour la premiéfoir en Belgique par *Typhula incarnata* Lasch ex Fr. et d'une recrudescence de la jaunisse nanisante de l'otge sur encourageon. Caractéresation des symptoms at evaluation de leur incidence respective sur les rendements. Parasitica: 34: 277–295 (in French, English summary).

Cheng J. (2017) Structural basis for the binding of antifreeze proteins from a snow mold fungus to ice. A thesis submitted to the Division of Life Science. Hokkaido University, Sapporo, Japan. 100 p.

Cheng M., Gay P.A., McBeath J.H. (2001) Determination of chitinolytic activity in under differing environmental conditions. In: D.M. Huber (ed.): Proc. of biocontrol in new millennium: building for the future on past experience / Purdue University Press, West Lafayette, 57–52.

Christova P.K., Christov N.K., Imai R. (2006) A cold inducible multidomain cystatin from winter wheat inhibits growth of the snow mold fungus, *Microdochium nivale* // Planta. 223: 1207 doi:10.1007/s00425-005-0169-9.

Cho H.S., Shin J.S., Kim J.H., Hong T.K., Cho D.H., Kang J.Y. (2013) First Report of Sclerotinia Rot Caused by *Sclerotinia nivalis* on *Panax ginseng* in Korea // RPD (Research in Plant Disease. 19(1): 49–54 (in Korean with English summary).

Chumakov A.E. (1961) Vyprevanie ozimyykh [Damping-off of winter crops] / Rasprostranenie vrediteley i bolezney sel'skokhozyaystvennykh kul'tur v RSFSR v 1960 godu i ikh prognoz poyavleniya v 1960 [Distribution of pests and diseases of agricultural crops in RSFSR in 1960 and forecast their emergence in 1961]. Leningrad, 1961, p. 73–75 (in Russian).

Cunfer B.M., Bruehl G.W. (1973) Role of basidiospores as propagules and observations on sporophores of *Typhula ishikariensis* // Phytopathology. 63: 115–120.

Dan'kova T.N. (2009) Russkaya sel'skokozyaystvennaya terminologiya kontsa XX – nachala XXI vv. [Russian agricultural terminology late XX – early XXI centuries: (in the terminology of plant material)]. Voronezh: Voronezh State Agricultural University. 237 p. (in Russian).

Dobrowolski A.B. (1923) Historia naturalna lodu. Warszawa: Kasa Pomocy im. Dr. J. Mianowskiego, 940 p. (in Polish with French summary).

- Drayton F.L., Groves J.W. (1943) A new *Sclerotinia* causing a destructive disease of bulbs and legumes // *Mycology*. 35: 517–528.
- Duman J.G., Xu L., Nevan L.G., Tursman D., Wu D.W. (1991) Haemolymph proteins involved in insect subzero temperature tolerance: ice nucleators and antifreeze proteins. Insect at low temperatures. Leed R.E., Denlinger D.L. eds. London, UK: Chapman & Hall, p. 94–127.
- Ebenebe C., Fehrman H. (1974) Evolution of a number systemic fungicides for the control of *Typhula incarnata* in winter barley // *PflKrankh.* 12: 711–716.
- Eiges N.S., Kuznetsova N.L., Volchenko G.A., Artamonov V.D., Vaisfeld L.I., Dolgova S.P., Kakhrianova N.N., Volchenko S.G. (2009) Mnozhestvennyye mutatsii ozimoy pshenitsy, opredelyayushchie khozyaystvenno tsennyye priznaki [Multiple mutations winter wheat defining economically valuable signs] // *Visnyk Ukrain's'kogo tovarytstva genetikiv i selektsioneriv* [Bulletin of the Ukrainian association of Geneticists and Breeders], 7(2): 269–275 (in Russian, English summary).
- Eiges N.S., Volchenko G.A., Vaisfeld L.I., Volchenko S.G. (2011) Povyshenie adaptivnykh svoystv u ozimoy pshenitsy metodom khimicheskogo mutageneza [Getting adaptive properties of winter wheat by chemical mutagenesis]. Materialy V Vseukrainskoy naukovo-praktychnoy konferentsii molodykh uchenykh "Ekologichni problemy sel'crogospodarskogo vyrobnytstva" [Proceedings of V All-Ukrainian scientific-practical conference of young scientists "Ecological problems of agricultural production"]. Yaryomche, p. 28–29 (in Russian, English summary).
- Eiges N.S., Volchenko G.A., Volchenko S.G., Dukhanin Ya.A., Kuznetsova N.L., Upelniak V.P., Khanov V.G. (2016) Novyy sort ozimoy yaagkoy pshenitsy Solnechnaya, poluchenny s ispol'zovaniyem metoda khimicheskogo mutageneza I.A. Rapoport [New variety of winter wheat Solnechnaya received using the methods of chemical mutagenesis by I.A. Rapoport] // "Innovatsionnyye tekhnologii v APK: teoriya i praktika. Sbornik statey IV Vseros. nauchno-prakt. konf., ["Innovative technologies in the agro-industrial complex: theory and practice." Collection of articles IV All-Russian scientific and practical conference], Penza, March 21–22, 2016, p. 124–130 (in Russian, English summary).
- Ekstrand H. (1955) Hostsädens jeh vallgräsens övervintering // *Meddelanden Statens Växtskyddanstalt*. 67: 1–125 (in Swedish, English summary).
- Elenkin A.A. (1911) O gribnykh boleznyakh lukovykh tyul'panov [About fungal diseases of tulip bulbs] // *Bolezni rasteniy* [Diseases of Plants]. 5: 105–124. (in Russian, German summary).
- Elovson R., Nilsson C. (1992) Test for tolerance to gray snow mould (*Typhula* spp.) in winter barley // *Norw. J. Agr. Sci. Supplement No.7*, p. 51–54.
- Elvebakk A., Pterstrud P. (1966) A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria (Skrifter nr. 198) (Oslo, Norway: Norsk Polar institute).
- Ergon A., Tronsmo A.M. (2006) Components of Pink Snow Mould Resistance in Winter Wheat are Expressed Prior to Cold Hardening and in Detached Leaves // *J. Phytopathology*. 154: 134–142.
- Fan X., Zhang J., Yang L., Zhang Q.H., Li G.Q. (2012) First report of *Sclerotinia nivalis* causing white mold disease on *Sedum sarmentosum* in China // *Journal of Phytopathology*. 160: 595–598.

Fisher W.R., Bruehl G.W. (1964) Efficacy of various blackening agents in hastening snow melt, a possible tool in snow mold control // *Phytopathology*. 54(12): 1432.

Flowler D.B., Gusta L.V. (1979) Selection for winter hardiness in wheat I. Identification of genotypic variability // *Crop Sci.* 19: 769–772.

Francis B.M. (1994) In: *Toxic Substances in the Environment*. John Willey & Sons, New York. 360 p.

Frank J.A., Sanders P.I. (1994) ICIA5504: a novel, broad-spectrum, systemic turfgrass fungicide. British Crop Protection Conf. “Pests and Diseases”, Brighton, U.K. 2. 871–876.

Fu J.F., Su D., Zhou R.J. (2012) Sclerotinia Rot of Windflower (*Pulsatilla koreana* Nakai) Caused by *Sclerotinia nivalis* in China // *Plant Disease*. 96(12): 1825.

Fushtey S.G. (1980) Chemical control of snow mold in bentgrass turf in southern Ontario // *Can. Plant Dis. Surv.*, 60: 225–231.

Fushtey S.G., Frank R. (1981) Distribution of mercury residues from the use of mercurial fungicides on golf course greens // *Can. J. Soil Sci.* 61: 525–527 (doi: 10.414/cjss81-060).

Gakaeva T.Yu., Cheredova K.V., Orina A.S., Gavrilova A.P. (2017) *Microdochium*: “Chto v imeni moyom?” [*Microdochium*: What is in my name?]. *Sovremennaya mikologiya v Rossii* [Modern Mycology in Russia]. T. 6, p. 4–6 (in Russian).

Gaudet D., Laroche A. (2013) Mechanisms of snow mold resistance in wheat. In: Yoshida M., Matsumoto N., Imai R. (eds) *Plant and microbe adaptations to cold in a changing world*. New York: Springer, p. 319–330.

Gaudet D.A. (1986) Effect of temperature on pathogenicity of sclerotial and non-sclerotial isolates of *Coprinus psychromorbidus* under controlled conditions // *Can. J. Plant Pathol.* 8: 394–399.

Gaudet D.A., Bhala M.K. (1988) Survey for snow mold disease of winter cereals in central and northern Alberta // *Can. Plant. Div. Surv.* 68(1): 15–18.

Gaudet D.A., Kozub G.C. (1991) Screening winter for resistant to cottony snow mold under controlled conditions // *Can. J. Plant Sci.* 71: 957–965.

Gaudet D.A., Laroche A., Yoshida M. (1999) Low temperature-wheat-fungal interactions: A carbohydrate connection // *Physiologia Plantarum*. 106(4): 437–444.

Gaudet D.A., Tronsmo A.M., Laroche A. (2012) Climate Change and Plant Diseases. Temperature Adaptation in a Changing Climate. Nature at Risk. Prof. K.B. Storey, Prof. K.K. Tanino eds. Chapter 10. UK, Oxfordshire – USA: CABI, p. 144–159.

Gaudet D.A., Wang Y., Frick M., Puchalski B., Penniket C., Quillet T., Robert L., Singh J., Laroche A. (2011) Low temperature induced defence gene expression in winter wheat in relation to resistance to snow moulds and other wheat diseases // *Plant Science*. 180: 99–110.

Gladders P., Coley-Smith J.R. (1978) *Rhizoctonia tuliparum* a winter-active pathogen // *Trans. British Mycol. Soc.* 71(1): 129–139.

Gladders P., Coley-Smith J.R. (1979) *Rhizoctonia tuliparum* a winter-active pathogen // *Trans. British Mycol. Soc.* 72(2): 251–260.

- Gladders P., Coley-Smith J.R. (1980) Host infection by *Rhizoctonia tuliparum* // Trans. British Mycol. Soc. 74(3): 579–586.
- Golelebiowska G., Wędzony M. (2009) Cold-hardening of winter triticale ( $\times$  *Triticale* Wittm.) results in increased resistance to pink snow mould *Microdochium nivale* (Fr., Samuels & Hallett) and genotype-dependent chlorophyll fluorescence modulation // Acta Physiol. Plant. 31: 1219.
- Gor'kovenko V.S., Oberyukhtina L.A., Kurkina E.A. (2009) Vredonosnost' griba *Microdochium nivale* v agrotsenoze ozimoy pshenitsy [The harmfulness of the fungus *Microdochium nivale* in the agrocenosis of winter wheat]. Zashchita i karantini rasteniy [Protection and quarantine of plants]. 1: 34–36 (in Russian).
- Gossen B.D., Hsiang T., Murray T.D. (2001) Managing snow mold of winter cereals and turf. Plant-microbe interactions at low temperature under snow. Chapter 2. Sapporo, Hokkaido National Agricultural Experiment Station. 13–21.
- Gould Ch.J., Byther R.S. (1979) Disease of tulips // Washington State University Cooperative Extension. Extension Bull. 711: 1–22.
- Gounot A.M. (1999) Microbial life in permanently cold soils. Cold-adapted organisms: Ecology, physiology, enzymology and molecular biology. Margesin R., Schinner F. editors. Berlin: Springer, p. 3–16.
- Graham L.A., Liou Y.C., Walker V.K., Davies P.L. (1997) Hyperactive antifreeze protein from beetles // Nature. 388(6644): 727–728.
- Griffith M., Ewart K.V. (1995) Antifreeze proteins and their potential use in frozen foods // Biotechnology Advances. 13: 375–402.
- Groves J.W., Bowerman C.A. (1955) *Sclerotinia borealis* in Canada // Can. J. Bot. 33: 591–594.
- Gulaev V.V. (1948) Vyprevaniye seyantsev sosny v lesnykh pitomnikakh [Damping off of pine seedlings in forest nurseries]. Trudy po lesnomu khozyaystvu Tatarskoy lesnoy opytnoy stantsii [Proceedings Forestry Tatar Forest Experimental Station]. Kazan. 9: 44–49 (in Russian).
- Gulaev V.V. (1950) Vyprevaniye seyantsev sosny v lesnykh pitomnikakh [Damping off of pine seedlings in forest nurseries]. Moscow, Leningrad: Publishing House "Goslesbumizdat", 11 p. (in Russian).
- Haegermark U. (1979) Negra broddehandlingeförsök pe Hösten I hostvelte med benomyl och triadimefon // Växtskyddsnotiser. 43: 138–139 (in Swedish).
- Hardner P.R., Troll J. (1973) Antagonism of *Trichoderma* spp. to sclerotia of *Typhula incarnata* // Plant Dis. Rep. 57: 924–926.
- Hiilovaara-Teijo M., Hannukkala A., Griffith M., Yu X.-M., Pihakaski-Maunsbach K. (1999) Snow-Mold-Induced Apoplastic Proteins in Winter Rye Leaves Lack Antifreeze Activity // Plant Physiology. 121(2): 665–674
- Hirane S. (1960) Studies on Pythium snow blight of wheat and barley, with special reference to the taxonomy of the pathogens // Trans. Mycol. Soc. Jpn.. 2: 82–87. (in Japanese with English abstract).
- Hoftun H. (1978) Lagring av purre: I. Verknad av sorter og ved hausting. Meldinger fra Norges Landbrukshøgskole. 57. 1–26 (in Norway., English summary).
- Hoham R.W., Blinn D.W. (1979) Distribution of cryophilic algae in an arid region, the American Southwest // Phycologia. 18(2): 133–145.
- Hoham R.W., Frey F.M., Mohn W.W., Felio J.H., Todd S., Duncan J.E., Banghard J.B. (2008) The Optimum Growth Temperatures of Three Species of Green

*Cloromonas* Snow Algae from Upstate New York and the White Mountains, Arizona // *Arct. Antarct. Alp. Res.* Vol. 40(2): 355–363.

Hoham R.W., Mohn W.W. (2004) The optimum pH of four strains of acidophilic snow algae in the genus *Cloromonas* (Chlorophyta) and possible effect of acid precipitation // *Phycology*. 21(4): 603–609.

Holston C.S. (1953) Observation and experiment on snow mold of winter wheat in Washington state // *Plant Dis. Rep.* 37: 354–359.

Hömmö L.M. (1994) Screening winter rye cultivars for snow mould (*Microdochium nivale*) resistance // *Plant Pathology*. 42(4): 740–750.

Honkura R., Matsumoto N., Inoue T. (1986) *Typhula ishikariensis* biotype C, a snow mold fungus, can complete its life cycle without snow cover // *Trans. Mycol. Soc. Japan.* 27: 207–210.

Hoshino T., Kiriaki M., Nakajima T. (2003a) Novel thermal hysteresis proteins from low temperature basidiomycete, *Coprinus psychromorbidus* // *Cryo-Letters*. 24(3): 133–134

Hoshino T., Kiriaki M., Ohgiya S., Fujiwara M., Kondo H., Nishimiya Y., Yumoto I., Tsuda S. (2003b) Antifreeze proteins from snow mold fungi // *Can. J. Bot.* 81: 1175–1181.

Hoshino T., Kiriaki M., Tsuda S., Ohgiya S., Kondo H., Yukota Y., Yumoto I. (2008) United States Patent. US 7, 442, 769 B2. 20 p.

Hoshino T., Matsumoto N. (2012) Cryophilic fungi to denote in the cryosphere // *Fungal Biology Review*. 26(2-3): 102–105 (doi: 10.1016/j.fbr.2012.08.003).

Hoshino T., Matsumoto N. (2013) Environmental influence the psychrophily of fungi and oomycetes in cryosphere // *Karstenia*. 53: 49–54.

Hoshino T., Ohgiya S., Shimanuki T., Ishizaki K. (1996) Production of low temperature active lipase from the pink snow molds, *Microdochium nivale* (syn. *Fusarium nivale*) // *Biotechnology Letters*. 18(5): 509–510.

Hoshino T., Tajimi A., Fujiwara M., Higashiyama T., Tkachenko O.B., Saito I., Matsuyama H., Yumoto I. (2008) Heat resistant bio-control agents against snow mold (*Typhula incarnata* and *T. ishikariensis*) in various materials from several cold regions. Proc. Int. Symp. on identification and use of microbial resources for sustainable agriculture. National Agr. Res. Center for Kyushu Okinawa Region, p. 88–97.

Hoshino T., Terami F., Tkachenko O.B., Tojo M., Matsumoto N. (2010) Mycelial growth of the snow mold fungus, *Sclerotinia borealis*, improved at low water potentials: an adaptation to frozen environment // *Mycoscience*. 51(2): 98–103.

Hoshino T., Tkachenko O.B., Kiriaki M., Yumoto I., Matsumoto N. (2004) Winter damaged caused by *Typhula ishikariensis* on conifer seedlings and hop roots collected in the Volga-Ural regions of Russia // *Can. J. Plant Pathol.* 26(3): 391–396.

Hoshino T., Tkachenko O.B., Tronsmo A.M., Kawakami A., Morita N., Ohgiya S., Ishizaki K., Matsumoto N. (2001) Temperature sensitivity and freezing resistance among isolates of *Typhula ishikariensis* from Russia // *Búvísindi. Icel. Agr. Sci.* 14(1): 61–65.

Hoshino T., Tojo M., Kanda H., Herrero M.L., Tronsmo A.M., Kiriaki M., Yokota Y., Yumoto I. (2002) Chilling resistance of isolate of *Pythium ultimum* var. *ultimum* from the Arctic and Temperate Zones // *Cryo Lett.* 23: 151–156.

- Hoshino T., Tojo M., Kanda H., Okada G., Ohgiya S., Ishizaki R. (1999) A filamentous fungus, *Pythium ultimum* Throw var. *ultimum* isolated from moribund moss colonies from Svalbard, Northern islands of Norway. *Polar Biosci.* 12: 68–75.
- Hoshino T., Tojo M., Tronsmo A.M. (2000) *Pythium* blight of moss colonies (*Sanionia uncinata*) in Finmark // *Polarflokken.* 24: 161–164.
- Hoshino T., Tronsmo A.M., Matsumoto N., Araki T., Georges F., Goda T., Ohgiya S., Ishizaki K. (1997) How psychrophilic fungus, *Typhula ishikariensis* survive in northernmost Norway? – frost resistant and temperature sensitivity – // *Proceedings of the Finnish-Japanese Workshop “Molecular and physiological aspects of cold and chilling tolerance of northern crops”*, March 17–20. 1997. Agricultural Research Centre of Finland, Jokioinen, p.114–115.
- Hoshino T., Xiao N., Tkachenko O.B. (2009) Cold adaptation in phytopathogenic fungi causing snow molds // *Mycoscience.* 50(1): 26-38 (doi: 10.1007/S10267-008-0452-2).
- Hoshino T., Xiao N., Yajima Y., Kida K., Tokura K., Murakami R., Tojo M., Matsumoto N. (2013b) Ecological strategies of snow molds to tolerate freezing stress. *Plant and Microbe Adaptations to Cold in a Changing World: Proceedings of the Plant and Microbe Adaptation to Cold Conference, 2012.* Imai R. Yoshida M., Matsumoto N. editors. New York: Springer. P. 285–292.
- Hoshino T., Xiao N., Yajima Y., Tkachenko O.B. (2013c) Fungi in Cryosphere: Their Adaptations to Environments. Part 1. Biodiversity in Cold Ecosystems. Chapter 4. Cold-adapted Microorganisms. Edited by Isao Yumoto. Norfolk, UK: Caister Academic Press, p. 51–68.
- Hoshino T., Yajima Y., Tkachenko O.B., Degawa Y., Matsumoto N. (2013a) Diversity and Evolution of Fungal Phytopathogens Associated with Snow. *Advances in Medicine and Biology.* Vol. 69. Chapter V. Edited by Leon V. Berhardt. New York: Nova Science Publishers, Inc., p. 69–82.
- Hossfeld R. (1974) Förderung der *Typhula*-Föule an Wintergeräte durch Rinsalz von Fungiziden zur Halmbruchbekämpfung // *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes.* 26(1): 19 (in Germany).
- Hsiang T. (1997) Diversity and management of snow mold diseases of grasses. *Proc. of Int. Workshop “Plant-microbe interactions at low temperature under snow”*. Sapporo. 132–142.
- Hsiang T. (2000) Biological control of turfgrass snow molds // *GreenMaster.* 35(5): 12–15.
- Hsiang T., Matsumoto N., Millett S.M. (1999) Biology and management of *Typhula* snow mold of turfgrass // *Plant Disease.* 83(9): 788-798 (doi: 10.1094/PDIS.1999.83.9.788).
- Hsiang T., Wu C., Cook S. (1999) Residual efficacy of *Typhula phacorrhiza* as a biocontrol agent of grey snow mold on creeping bentgrass // *Can. J. Plant Pathol.* 21(4): 382–387 (doi: 10.1080/0706069909501175).
- Hsiang T., Wu C. (2000) Genetic relationships of pathogenic *Typhula* species assessed by RAPD, ITS-RFLP and ITS sequencing // *Mycol. Res.* 104(1): 16–22.
- Huber D.M., McKey H.C. (1968) Effect of temperature, crop, and depth of burial on the survival of *Typhula idahoensis* sclerotia // *Phytopathology.* 58: 961–962.

*Ikeda S., Hoshino T., Matsumoto N., Kondo N.* (2015) Taxonomic reappraisal of *Typhula variabilis*, *Typhula laschii*, *Typhula intermedia* and *Typhula japonica* // *Mycoscience*. 56: 549–559.

*Imai S.* (1930) On the Clavariaceae of Japan // *Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.* 11(1): 70–77.

*Iriki N., Kawakami A., Nakajima T., Nakata K., Kuwabara T.* (2000) Field resistance of winter wheat to *Typhula ishikariensis* and *Microdochium nivale*. Abstracts of NJF seminar no 311 “Plant and microbe adaptation to winter environments in northern areas”, Akureyri, Iceland. 23–24.

*Iriki N., Kuwabara T.* (1993) Half Diallel Analysis of Field Resistance of Winter Wheat to *Typhula ishikariensis* Biotype A in Artificially Infected Plots // *Japan J. Breed.* 43: 495–501.

*Iriki N., Kuwabara T., Takata K. e.a.* (1997) Inheritance and improvement of snow mold resistance in winter wheat. In: International Workshop on Plant-Microbe Interactions at Low Temperature Under Snow, Nov. 25–28, 1997. Sapporo, Japan, p. 228–232.

*Iriki N., Murray T.D., Jones S.S., Amano J., Salmon D.F., Shibata S., Kosareva I.A., Kawakami A.* (2001) Breeding cereals for winter survival. In: Low Temperature Plant Microbe Interaction Under Snow. Chamber 12. Hokkaido National Agricultural Experiment Station, p. 143–155.

*Iriki N., Nakajima T., Kawakami A.* (1992) Reaction of winter wheat cultivars of artificially inoculated seed-born pink snow mold // *Breeding Science*. 52(3). 231–233 (doi:10.1270/jsbs.52.231).

*Jackson N., Fenstermacher J.M.* (1969) Typhula blight; its cause, epidemiology and control // *J. Sports Turf Res. Inst.* 45: 67–73.

*Jamalainien E.A.* (1974) Resistance in winter cereals and grasses to low-temperature parasite fungi // *Ann. Rev. Phytopathology*. 12: 281–302.

*Jamalainien E.A., Fenstermacher J.M.* (1969) Typhula blight, its cause, epidemiology and control // *J. Sports Turf Inst.* 45: 69–72.

*Jarvis K.J., Whitting M.F.* (2006) Phylogeny and biogeography of ice crawlers (Insecta: Grylloblattodea) based on dix molecular lici: Designating conservation atatus for Grylloblattodea species // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 41(1): 222–237.

*Javed ZUR.* (1978) Germination of sclerotia of *Rhizoctonia tuliparum*, the cause of grey-rot disease of tulip // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. 19(1): 47–54.

*Johansson P.M., Johnsson I., Gerhardson B., Hökeberg M.* (2003) Suppression of wheat-seedling diseases caused by *Fusarium culmorum* and *Microdochium nivale* using bacterial seed treatment // *Plant Pathol.* 52: 219–227 (doi: 10.1046/j.1365-3059.2003.00815.x).

*Johnston A.* (1977) To Serve Agriculture, the Lethbrige Research Station. 1906–1976. Res. Branch, Canada Depart. of Agriculture, Lethbrige. Histotical Series. p. 9.

*Kallio A.* (1966) Chemical control of snow mold (*Sclerotinia borealis*) on four varieties of bluegrass (*Poa pratensis*) in Alaska // *Plant Dis. Rep.* 50: 69–72.

*Karatygin I.V., Nezdoiminogo E.L., Novozhilov Y.K., Zhurbenko M.P.* (1999) Russian Arctic Fungi. Annotated Checklist. St. Petersburg: Khimiko-pharmatsevticheskaya Akademiya Press. 212 p.

*Kask K.* (1963) Tifulez ozimyykh kul'tur v Estonskoy SSR Тифулез озимых культур в Эстонской ССР [Typhula diseases of winter crops in the Estonian SSR]. In *Kratkiye itogi nauchnykh issledovaniy po zashchite rasteniy v Pribaltiyskoy zone v 1962 g.* [Brief results of scientific research on plant protection in the Baltic area in 1962]. T. 5. Riga, p. 95–96 (in Russian).

*Kawakami A., Abe J.* (2003) Method of assessing resistance of wheat to speckled snow mold (*Typhula ishikariensis*) under controlled conditions // *Journal of General Plant Pathology*. 69(5): 307–309.

*Kawakami A., Abe J., Matsumoto N.* (1997) A method of assessing resistance to speckled snow mold (*Typhula ishikariensis*) in winter wheat under controlled conditions. In: *International Workshop on Plant-Microbe Interactions at Low Temperature Under Snow*, Nov. 25–28, 1997. Sapporo, Japan, p. 275–277.

*Khokhryakov M.* (1935) Maloizvestnaya bolezn' ozimyykh khlebov (sklerotiniya) [A little-known disease of winter crops (*Sclerotinia*)] // *Zashchita rasteniy [Protection of plants]*, 4: 94–97 (in Russian).

*Khokhryakova T.M.* (1983) Tifulyoz i sklerotinioz zlakovykh trav na severo- i severo-zapade Nechernozomnoy zony RSFSR [Typhula blight and Sclerotinia rot infection of grasses in the north and the north-west of the Non-Chernozem zone of the RSFSR]. In *sbornik nauchnykh trudov "Izuchenie sortov kormovykh, ovoshchnyykh kul'tur i kartofelya dlya ispol'zovaniya v selektsii i proizvodstve v usloviyakh Kraynego Severa"* [Collection of scientific articles "Study of varieties of fodder, vegetable crops and potatoes for use in breeding and production in the Far North"]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii [Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding]*. 82: 45–51 (in Russian, English summary) <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302011683>.

*Kleijer G.* (1988) La réde nos variétés de blé à la pourriture des neiges // *Revue Suisse Agric.* 20(2): 65–67 (in French, English abstract).

*Klyashorin L.B., Lyubushin A.A.* (2007) Cyclic Climate changes and fish productivity. Moscow, VNIRO Publishing, 2007. 230 p. (in Russian).

*Knudsen H.* (2006) Mycology in Greenland – an introduction // *Medd. Grønland Biosci.* 56(1): 7–16.

*Kohn L.M.* (1979) A monographic revision of the genus *Sclerotinia* // *Mycotaxon*. 9: 365–444.

*Kondo H., Hanada Y., Sugimoto H., Hoshino T., Garnham C.P., Davies P.L., Tsuda S.* (2012) Ice-binding site of snow mold fungus antifreeze protein deviated from structural regularity and high conservation // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 109(24): 9860–9365.

*Kostenko E.S.* (2012) Sovershenstvovanie priyomov fitosanitarnogo monitoring I zashchity gazonnykh travostoev ot osnovnykh vrednykh organizmov (shezhnoy pleseni I Zhukov shchelkunov) [Improving methods of pest monitoring and protection of turf grass stands on the main harmful organisms (snow mold and beetles, wireworms)]. Russian State University – Moscow Agricultural Academy, Moscow. Diss. Cand. Biol. Sci. (in Russian).

*Kreyling J.* (2013) Winter climate change and ecological implication in temperature systems. In: *Yoshida M., Matsumoto N., Imai R.* (eds) *Plant and microbe adaptations to cold in a changing world*. New York: Springer, p. 29–40.

Kruse E.B., Carle S.W., Wen N., Skinner D.Z., Murray T.D., Garland-Campbell K.A., Carter A.H. (2017) Genomic Regions Associated with Tolerance to Freezing Stress and Snow Mold in Winter Wheat // G3: Genes, Genomes, Genetics. 7(3): 775–780.

Kuperman F.M., Moiseychik V.A. (1977) Vyprevaniye ozimyykh kul'tur [Damping-off of winter crops]. Leningrad: Publishing House "Gidrometeoizdat". 168 p. (in Russian).

Kuwabara T., Abe J., Iriki N., Tsuchiya T., Nikajima (1996) New genetic resources for resistance to snow molds in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Breeding Science. 46: 409–411.

Kuzina E.V., Burkhanov F.F., Davshedshin T.K., Silishchev N.N., Loginov O.N. (2011) Biologicheskii metod bor'by s snezhnoy plesen'yu ozimoy pshenitsy v usloviyakh respubliki Bashkortostan [Biological control with snow mold in the Republic of Bashkortostan] // Agrarnaya Rossiya [Agricultural Russia]. 2: 22–24 (in Russian).

Kuz'michev E.P., Sokolova E.S., Kulikova E.G. (2001) Common Fungal Diseases of Russian Forests. Gen. Tech. Rep. NE-279. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station. 137 p.

Kuz'michev E.P., Sokolova E.S., Mozolevskaya E.G. (2004) Bolezni drevesnykh rasteniy: spravochnik [Bolezni i vrediteli v lesakh Rossii. Tom 1.] Diseases of woody trees: directory [Diseases and pests in Russian forests] – Moscow: VNIILM, 120 p. (in Russian).

Kuznetzova A.P. (1953) Novyy vid griba *Typhula humulina* A. Kuzn. na podzemnykh steblyakh khmelya [A new species of the fungus *Typhula humulina* A. Kuzn. on the underground stems of hops]. Botanicheskiye materialy otdela sporovykh rasteniy Botanicheskogo instituta AN SSSR [Botanical materials of the Spore Plant Department of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences]. Leningrad. 9: 143–145 (in Russian).

Larter E.N. (1995) Triticale. In: Harvest of Gold. The History of Field Crop Breeding in Canada, University Extension Press, University of Saskatchewan, Saskatoon, p. 122–129.

Lawton M.B., Burpee L.L. (1990) Effect of rate and frequency of application of *Typhula phacorrhiza* on biological control of *Typhula* blight of creeping bentgrass // Phytopathology. 80: 70–73 (doi: 10.1094/Phyto-80-70).

Lawton M.B., Burpee L.L., Goult L.G. (1986) Factors influencing the efficacy of a biofungicide control of grey snow mold on turfgrass. Proc. Br. Crop. Prot. Conf. 1. 393–398.

Lebeau J.B. (1964) Control of snow mold by regulating winter soil temperature // Phytopathology. 54: 695–698.

Lebeau J.B. (1975) Antagonism between isolates of a snow mold pathogen // Phytopathology. 65: 877–880.

Lee C.K., Lee S.H., Choi Y.J., Park M.J., Shin H.D. (2010) Sclerotial Rot of *Aralia elata* Caused by *Sclerotinia nivalis* in Korea // Plant Pathol. J. 26(4): 426.

Levendorfs J.P., Eberhard T.H., Levendorfs J.J., Gerhardson B., Hökeberg M. (2008) Biological control of snow mould (*Microdochium nivale*) in winter cereals by *Pseudomonas brassicacearum*, MA<sub>250</sub> // BioControl. 53(4): 651–665.

- Levitin M.M., Tyuterev S.L.* (2003) Gribnye bolezni zernovykh kultur [Fungal diseases of cereals] // *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant Protection and Quarantine]. 11: 2–46 (in Russian English summary).
- Li G., Wang D., Jiang D., Huang H.C., Laroche A.* (2000) First report of *Sclerotinia nivalis* on lettuce in central China // *Mycol. Res.* 104: 232–237.
- Lipps P.E.* (1980) The influence of temperature and wheat potential on asexual reproduction of *Pythium* spp. associated with snow rot of wheat // *Phytopathology*. 70: 794–797.
- Lipps P.E., Bruehl G.W.* (1978) Snow rot of winter wheat in Washington // *Phytopathology*. 68: 1120–1127.
- Lips P.E.* (1980) A new species of *Pythium* isolated from wheat beneath snow in Washington // *Mycologia*. 72(6): 1127–1133 (doi: 10.2307/3759566).
- Lips P.E., Bruehl G.W.* (1980) Infectivity of *Pythium* spp. in Snow Rot of Wheat // *Phytopathology*. 70(8): 723–726.
- Litschko L.D., Burpee L.L., Goulty L.G., Hunt L.A., McKersie B.D.* (1988) An evaluation of winter wheat for resistance to the snow mold fungi *Microdochium nivale* (Fr.) Samu & Hall and *Typhula ishikariensis* Imai // *Can. Plant Dis. Surv.* 68(2): 161–168.
- Loveless A.R.* (1951) Observations on the biology of clover rot // *Ann. Appl. Biol.* 38: 642–664.
- Mahatabuddin Sh., Nishimiya Y.O., Miura A., Kondo H., Tsuda S.* (2016) Critical Ice Shaping Concentration (CISC): A New Parameter to Evaluate the Activity of Antifreeze Proteins // *Cryobiology and Cryotechnology*. 62(2): 95–103.
- Marchant H.J.* (1982) Snow algae from the Australian snowy mountains // *Phycologia*. Vol. 21. N 2, p. 178–184.
- Mardanov A.V., Beletsky A.V., Kadnikov V.V., Ignatov A.N., Ravin N.V.* (2014) Draft genome sequence of *Sclerotinia borealis*, a psychrophilic plant pathogenic fungus // *Genome Announc.* 2(1):e01175-13. doi:10.1128/genomeA.01175-13.
- Margesin R., Neuner G., Storey K.B.* (2007) Cold-loving microbes, plants, and animals-fundamental and applied aspects // *Naturwissenschaften*. Vol. 94. N 2, p. 77–99.
- Maryina-Cheremnykh O.G., Khizmatullina G.M.* (2015) Vzaimosvyaz' agroklimaticheskikh usloviy na zabolevayemost' i ustoychivost' sortov posevov ozimoy pshenitsy k snezhnoy pleseni [Agro-climatic conditions effect on the incidence and resistance of varieties of winter wheat to snow mold]. *Vestnik Mariyskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of the Mari State University]. Seriya "Sel'skoye i lesnoye khozyaystvo" [Series "Agriculture and Forestry"]. 3: 32–36 (in Russian, English Summary).
- Maryina-Cheremnykh O.G., Khizmatullina G.M.* (2016) Snezhnaya plesen' na posevakh ozimyykh zernovykh kul'tur [Snow mold on winter crops]. *Vestnik Mariyskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of the Mari State University]. Seriya "Sel'skoye i lesnoye khozyaystvo" [Series "Agriculture and Forestry"]. 3(7): 35–38 (in Russian, English Summary).
- Matsumoto N.* (1994) Ecological adaptation of low temperature plant pathogenic fungi to diverse winter climates // *Can. J. Plant Pathol.* 16(3): 237–240.
- Matsumoto N.* (1998) Biological control of snow mold. In: X. P. Li, T. Chen (eds.). *Plant cold hardness*. NY: Plenum. 343–350.

Matsumoto N. (2009) Snow Molds: A Group of Fungi that Prevail under Snow. Minireview // *Microbes Environ.* 24(1): 14–20 (doi: 10.1264/jsme2.ME09101).

Matsumoto N., Araki T. (1982) Field observation of snow mold pathogens of grasses under snow cover in Sapporo // *Bull. Hokkaido Pref. Agric. Exp. Stn.* 135: 1–10.

Matsumoto N., Hoshino T. (2008) Fungi in Snow Environments: Psychrophilic Molds – A Group of Pathogens Affecting Plants under Snow. In: *Series on Progress in Mycological Research. Fungi from Different Environments.* /editors J.K. Misra, S.K. Deshmukh. Enfield (NH), Jersey, Plymouth: Science Publishers, p. 169–188.

Matsumoto N., Hoshino T. (2013) Change in Snow Mold Flora in Eastern Hokkaido and its Impact on Agriculture. In: *Proceedings from Plant and Microbe Adaptation to Cold 2012.* Yoshida M., Matsumoto N., Imai R. (eds). New York, Heidelberg, Dordrecht, London: Springer, p. 255–261.

Matsumoto N., Hsiang T. (2016) Snow Mold: The Battle Under Snow Between Fungal Pathogens and Their Plant Hosts. Singapore: Springer, 136 p.

Matsumoto N., Sato T, Araki T. (1982) Biotype differentiation in the *Typhula ishikariensis* complex and their allopatry in Hokkaido // *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.* 48: 275–280.

Matsumoto N., Tajimi A. (1985a) Field survival of sclerotia of *Typhula incarnata* and of *T. ishikariensis* biotype A // *Can. J. Bot.* 63: 1126–1128.

Matsumoto N., Tajimi A. (1985b) Preliminary experiments for biological control of snow mold caused by *Typhula incarnata* and *T. ishikariensis*. Proc. XV Int. Grassland Congr. Kyoto, Japan. 787–788.

Matsumoto N., Tajimi A. (1987) Bacterial flora associated with the snow mold fungi, *Typhula incarnata* and *T. ishikariensis* // *Ann. Phytopathol. Soc. Japan.* 53: 250–253.

Matsumoto N., Tajimi A. (1988) Life history strategy in *Typhula incarnata* and *T. ishikariensis* biotypes A, B, and C as determined by sclerotium production // *Can. J. Bot.* 66: 2485–2490.

Matsumoto N., Tajimi A. (1991) *Typhula ishikariensis* biotypes B and C, a single biological species // *Trans. Mycol. Soc. Jpn.* 32: 273–281.

Matsumoto N., Tajimi A. (1992) Biological control of *Typhula ishikariensis* on perennial ryegrass // *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.* 58: 741–751 (doi: 10.3186/jjphytopath.58.741).

Matsumoto N., Tkachenko O.B., Hoshino T. (2001) The pathogenic species of *Typhula*. In: *Low Temperature Plant Microbe Interactions Under Snow.* Chapter 5. Hokkaido National Agricultural Experiment Station, p. 49–59.

Matsumoto N., Tronsmo A.M., Shimanuki T. (1996) Genetic and biological characteristics of *Typhula ishikariensis* isolates from Norway // *Eur. J. Plant Pathol.* 102(5): 431–439 (doi: 10.1007/BF01877137).

Matthews S.L., McCracken I.R., Lonergan G. (1995) Mercury contamination of gold courses due to pesticide use // *Bull. Environ. Contain. Toxicol.* 55: 390–397.

McBeath J.H. (2001) Effects of *Trichoderma atroviride* on snow mold diseases of turfgrass in interior Alaska. In D. M. Huber (ed.) *Proceedings of Biocontrol in a New Millennium: Building for the Future on Past Experience.* Purdue University Press, West Lafayette, p. 98–101.

- McBeath J.H.* (2002) Snow mold-plant-antagonist interactions: survival of the fittest under the snow. The Plant Health Instructor (<http://apsnet.org/publications/apsnetfeatures/Pages/SnowMold.aspx>) (doi: 10.1094/PHI-I-2002-1010-01).
- McKey H.C., Reader J.M.* (1953) Snow mold in Idaho's winter wheat // Idaho Agric. Exp. Stn. Bull. 200: 1–5.
- McLeod J.G.* (1995) Rye. In: Harvest of Cold: The History of Field Crop Breeding in Canada, p. 113–121.
- Meleshko V.P., Golitsyn G.S., Govorkova V.A., Demchenko P.F., Eliseev A.V., Kattsov V.M., Malevsky-Malevich S.P., Mokhov I.I., Nadezhina E.D., Semenov, V.A., Sporyshev P.V., Hon V.C.* (2004) Vozmozhnyye antropogennyye izmeneniya klimata Rossii v XXI veke: otsenki po ansamblyu klimaticheskikh modeley [Possible anthropogenic climate change in Russia in the XXI century: evaluation of the ensemble of climate models] // Meteorologiya i gidrologiya. [Meteorology and Hydrology]. 4: 38–49 (in Russian and English).
- Mendelsohn R., Nordhaus W.D., Shaw D.* (1994) The Impact of Global Warming on Agriculture: A Ricardian Analysis // The American Economic Review. 84(4): 753–771.
- Mielke H.* (1990) Untersuchungen zur Typhula-Fäule unter Berücksichtigung ihrer Bekämpfung. Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem. Berlin: Parey, 70 s. (in German).
- Miyamoto T., Koda K., Kawaguchi A., Uraki Y.* (2017) Ligninolytic Activity at 0°C of Fungi on Oak Leaves Under Snow Cover in a Mixed Forest in Japan // Microb Ecol. doi: 10.1007/s00248-017-0952-8.
- Morita R.Y.* (1975) Psychrophilic bacteria // Bacteriol. Rev. 39(2): 144–167.
- Murakami R., Yajima Y., Kida K., Tokura K., Tojo M., Hoshino T.* (2015) Surviving freezing in plant tissues by oomycetous snow molds // Cryobiology. 70(2): 208–210.
- Murray T., Jones S., Adams A.* (1999) Snow mold diseases of winter wheat in Washington // Plant Disease, cooperative extension Washington State University. [http://smallgrains.wsu.edu/wp-content/uploads/2013/10/EB1880\\_Snowmold.pdf](http://smallgrains.wsu.edu/wp-content/uploads/2013/10/EB1880_Snowmold.pdf).
- Murray T.D., Jones S.S.* (1997) Current status of development of winter wheat varieties resistant to snow mold in Washington State. USA In: International Workshop on Plant-Microbe Interactions at Low Temperature Under Snow, Nov. 25–28, 1997. Sapporo, Japan, p. 245–249.
- Nakajima T., Abe J.* (1990) A method for assessing resistance to snow molds *Typhula incarnata* and *Microdochium nivale* in winter wheat incubated at the optimum growth temperature ranges of the fungi // Can. J. Bot. 68: 343–346 (doi: 10.1139/b90-045).
- Nakajima T., Abe J.* (1996) Environmental factors affecting expression resistance to pink snow mold caused by *Microdochium nivale* in winter wheat // Can. J. Bot. 74(11): 1783–1788 (doi: 10.1139/b96-2150).
- Nazarova L.N., Dymchenko A.M., Polyakova T.M., Zhokhova T.P.* (2000) Sistema zashchity ozimoy rzhi ot snezhnoy pleseni [Winter rye protection measures against snow mold] // AGROXXI. 7: 2–3 (in Russian).
- Nazarova L.N., Motovilin A.A., Korneva L.G. et al.* (2006) Progressiruyushchiye bolezni ozimoy i yarovoy pshenitsy [Progressive diseases of winter and spring wheat] // Zashchita i karantin rasteniy [Protection and quarantine of plants]. 7: 12–14 (in Russian).

*Nedoluzhko A.I.* (2004) Biologicheskie osnovy i metody sozdaniya iskhodnogo materiala dlya selektsii sadovykh khrizantem na yuge Primoryya [Biological bases and methods of creating the raw material for selection of garden chrysanthemums in the south of Primorye] // Vestnik DVO RAN [Bulletin of FEB RAS]. 4: 74–77. (in Russian, English summary).

*Nelson E.B.* (1992) Biological control of turfgrass diseases. Ext. Publ. Inf. Bul. Cornell University, Ithaca, NY. 220: 78–90.

*Nelson E.B., Craft C.M.* (1992) Suppression of Typhula blight with top-dressing amended with composts and organic fertilizers // Biol. Cult. Tests. 58: 961–962.

*Nishio Z., Iriki N., Takata K., Ito M., Tabiki T., Murray T.D.* (2008) Influence of Cold-Hardening and Soil Matric Potential on Resistance to Speckled Snow Mold in Wheat // Plant Dis. 92(7): 1021–1025.

*Nissinen O.* (1996) Analyses of climatic factors affecting snow mould injury in first-year timothy (*Phleum pratense* L.) with special reference to *Sclerotinia borealis* // Acta Universitatis Ouluensis A. 289:1–115.

*Nissinen O.* (1997) Interaction between factors causing winter damage in timothy (*Phleum pratense* L.) with special reference to *Sclerotinia borealis* and *Typhula* spp. // Proc. Int. Workshop on “Plant-Microbe Interaction at Low Temperature Under Snow”. Nov. 25–28, 1997, Northern regional center, Sapporo, Japan, p. 9–18.

*Novik N.A.* (1975) Biologicheskiye osobennosti vzbuditeley snezhnoy pleseni ozimoy rzhi *Fusarium nivale* (Fr.) Ces., *Typhula incarnata* Lasch. ex Fr. i puti snizheniya porazhayemosti zabolevaniyem v usloviyakh Belorussii [Biological features of the causative agents of snow mold of winter rye *Fusarium nivale* (Fr.) Ces., *Typhula incarnata* Lasch. ex Fr. and ways to reduce disease affection in Belarus]. Minsk. Thesis Cand. Biol. Sci. (in Russian, Belarusian summary).

*Ochiman K.* (1999) Change in isolation frequency of *Typhula ishikariensis* from turfgrass under snow cover on golf courses // Mycoscience. 40: 373–375.

*Olvang H.* (1992) Chemical control of winter damaging fungi on cereals // Norwegian J. Agric. Sci. 7: 55–61.

*Ovsyankina A.V.* (2000) Struktura populyatsiy vzbuditeley kornevoy gnili i snezhnoy pleseni ozimoy rzhi i otbor iskhodnogo materiala dlya selektsii us-toychivyykh sortov [Structure of populations of pathogens of root rot and snow mold of winter rye and selection of raw material for breeding resistant varieties]. Bol'shie Vyazemy, Moskovskaya oblast', VNIIF [Ladze Vyazemy, Moscow region, All-Russian Res. Inst. of Phytopathology]. Thesis Cand. Biol. Sciences (in Russian).

*Ozaki M.* (1979) Ecological study of *Sclerotinia* snow blight disease of orchard grass // Bull. Hokkaido Pref. Agric. Exp. Stn. 42: 55–65 (in Japanese).

*Ozerskaya S., Kochkina G., Ivanushkina N., Gilichinsky D.A.* (2009) Fungi in Permafrost. Margesin R., ed. Permafrost Soils, Soil Biology 16. Berlin: Springer. P. 85–95.

*Panova M.L.* (2011) Obzor vozmozhnogo vliyaniya izmeneniya klimaticheskikh faktorov na sel'skoye khozyaystvo na territorii yuzhnykh rayonov Zapadnoy Sibiri [Review of the possible impact of changes in climatic conditions for agriculture in the territory of the southern regions of Western Siberia] // Mat.

II Vseros. nauch.-prakt. konf., posv. stoletiyu PGSGA [Proc. II All-Russian scientific-practical. Conf., dedicated centennial PGSGA], Jan., 15, 2011. Samara, p. 33–35 (in Russian).

Paul Y.S., Sharma R.C. (2003) Mycoflora of Northwest Himalayas (Himachal Pradesh). Dehra Dun: International Book Distributors. 243 p.

Remsburg R.E. (1940) Studies in the genus *Typhula* // Mycologia. 32(1): 52–96.

Petrov V.I. (1983) Patogennaya mikoflora rornevoy sistemy mnogoletnikh zlakovykh trav v Khibinakh [Pathogenic microflora of root growth in perennial grasses in Khibiny]. In sbornik nauchnykh trudov “Izuchenie sortov kormovykh, ovoshchnykh kul'tur i kartofelya dlya ispol'zovaniya v selektsii i proizvodstve v usloviyakh Kraynego Severa” [Collection of scientific articles “Study of varieties of fodder, vegetable crops and potatoes for use in breeding and production in the Far North”]. Bull. Appl. Bot. Genet. Plant Breed. 82: 38–45 (in Russian, English summary).

Røed H. (1969) Et bigrag til oppklaring av forholdet mellom *Typhula graminum* Karst. og *Typhula incarnata* Lasch. ex Fr. // Friesia. 9(2): 219–225 (in Norwegian, English summary).

Polityko P.M. (1988) Tifulez ozimyykh zernovykh [Typhula blight of winter cereals] // Zashchita rasteniy [Plant protection]. 12: 18 (in Russian).

Potatsova E.G. (1960) Fungi of *Typhula* genus in the USSR // Bot. J. 45: 567–572 (in Russian, English summary).

Prochenko E.P. (1968) Novye dannye o sklerotsial'nykh boleznnykh tyulpanov [New data about sclerotial diseases of tulips] // Mikologiya i Fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]. 2(3): 252–253 (in Russian, English summary).

Prochenko E.P. (1967) *Typhula borealis* Ekstrand na tyul'panakh v SSSR [*Typhula borealis* Ekstrand on tulips in the USSR] // Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]. 1(1): 107–109 (in Russian, English summary).

Pryakhina S.I., Guzhova E.I., Kuznetsova S.A., Zlobin R.I. (2012) Vliyanie global'nogo potepleniya na perezimovku ozimyykh kultur [The Impact of Global Warming on Wintering of the Winter Crops] // Izvestiya Saratovskogo universiteta [Proceedings of the Saratov University] 12(2): 37–40 (in Russian, English summary).

Pukhal'sky A.V. (1937) Povrezhdeniye ozimyykh khlebov gribom sklerotiniya [Damage of winter breads with Sclerotinia fungus] // Sotsialisticheskoye rasteniyevodstvo [Socialist plant growing]. 21: 53–61 (in Russian).

Ramsey G.V. (1924) *Sclerotinia intermedia* n. sp. A cause of decay of salsify and carrots // Phytopathology. 14: 323–327.

Raymond J.A. (2011) Algal ice-binding proteins change the structure of sea ice // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 108(24): 3653–3658.

Raymond J.A., Janech M.G. (2009) Ice-binding proteins from enoki and shiitake mushrooms // Cryobiology. 58(2): 151–156.

Robinson C.H. (2001) Cold adaptation in Arctic and Antarctic fungi // New Phytologist. 151(2): 341–353.

Rognli J.A. (2013) Breeding for improved winter survival in forage grasses. In: Yoshida M., Matsumoto N., Imai R. (eds) Plant and microbe adaptations to cold in a changing world. New York: Springer, p. 197–208.

Root T.R., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C., Pounds J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature*. 421, 57–60.

Russell N.J. (1990) Cold adaptation of microorganisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. London. B 926. P. 595–611.

Saccardo P.A. (1925–1928) *Sylloge Fungorum*. XXIV: 1179.

Saito I. (1997) *Sclerotinia nivalis*, sp. nov., the pathogen of snow mold of herbaceous dicots in Northern Japan // *Mycoscience*. 38: 227–236 (doi: 10.1007/BF02460857).

Saito I., Tkachenko O.B. (2003) Low temperature species of *Sclerotinia* causing plant diseases in winter. Chapter 10. In: Hung-Chang Huang, Surya N. Acharya (eds.): *Advanced in plant diseases management*. Research Singpost, Kerala, India, 195–214.

Saito I. (1998) Non-gramineous hosts of *Myriosclerotinia borealis* // *Mycoscience*. 39: 145–153.

Sakhibgareev A.A., Garipova G.N. (2010) Борьба с болезнями озимых зерновых культур в Башкортостане [Control of diseases of winter cereals in Bashkortostan] // *Zashchita i karantin rasteniy* [Protection and quarantine of plants]. 7: 35 (in Russian).

Salmon D.F., Turkington T.K. (1997) Breeding winter wheat and triticale adapted to high snow-fall areas of Alberta, Canada. In: *International Workshop on Plant-Microbe Interactions at Low Temperature Under Snow*, Nov. 25–28, 1997. Sapporo, Japan, p. 233–239.

Sarycheva L.M. (2010) Vliyaniye regulyatorov rosta rasteniy i fungitsidov na patogenez infektsionnogo vypadeniya i urozhaynost' ozimyykh zernovykh kul'tur [Effect of plant growth regulators and fungicides on the pathogenesis of infection and loss of productivity of grain crops]. Russian State University – Moscow Agricultural Academy, Moscow. Thesis Cand. Biol. Sci. (in Russian).

Savdie I., Whitewood R., Raddatz R.L. e.a. (1991) Potential for winter wheat production in western Canada: A CERES model winterkill assessment // *Can. J. Plant Sci.* 71: 21–30.

Schmidt S.K., Frankel S.R., Wagner R., Lynch R. (2013) Do Growth Kinetics of Snow-mold Fungi Explain Exponential CO<sub>2</sub> Fluxes Through the Snow? Imai R., Yoshida M., Matsumoto N., eds. *Plant and Microbe Adaptation to Cold in a Changing World*. New York, Heidelberg, Dordrecht, London: Springer. P. 245–253.

Schneider E.F., Seaman W.L. (1986) *Typhula phacorrhiza* on winter wheat // *Can. J. Plant Pathol.* 3: 269–276 (doi: 1080/07060668609501799).

Schneider E.F., Seaman W.L. (1988) Saprophytic behavior of three *Typhula* species on winter wheat substrates // *Can. J. Plant Pathol.* 10: 289–296 (doi: 10.1080/07060668809501702).

Scholille S.D., Roderick G.K. (2010) Evolutionary diversification of cryophilic *Grylloblatta* species (Grylloblattodea: Grylloblattidae) in alpine habitats of California // *BMC Evolutionary Biology*. 10(1): 163 (doi: 10.1186/1471-2148-10-163).

Serafinchon A. (2001) Snow mold, grey or speckled. Government of Alberta. (<http://www.agric.gov.ab.ca>).

Seraya L.G. (2001) Vozbuditel' seroy (pyatnistoy) snezhnoy pleseni grib *Typhula ishikariensis* S. Imai: biologiya, ekologiya, patogenez i obosnovanie priyomov sashchity [The causative agent of gray (spotted) snow mold fungus *Typhula ishikariensis* S. Imai: biology, ecology, pathogenesis and justification of methods of protection]. Russian State University – Moscow Agricultural Academy, Moscow. Thesis Cand. Biol. Sci. (in Russian).

Shavrova L.A. (1989) Parazitnye griby introdutsirovannykh rasteniy v usloviyakh Kol'skogo poluostrova [Parasitic fungi of introduced plants under Kola Peninsular conditions]. Leningrad: Publishing House "Nauka", 151 p. (in Russian).

Shavrova L.A., Kislykh E.E. (1987a) Bor'ba so sklerotsial'noy gnil'yu mnogoletnikov [Control of sclerotial rot of perennial] // Zashchita rasteniy [Plant Protection]. 3: 39 (in Russian).

Shavrova L.A., Kislykh E.E. (1987b) Kompleksnyye mery bor'by protiv sklerotsial'noy gnili mnogoletnikov [Complex measures of control the sclerotic rot of perennials]. Dekorativnyye rasteniya i zelenoye stroitel'stvo za Polyarnym krugom [Decorative plants and green construction beyond the Arctic Circle]. Apatity: Publishing House "Academy of Sciences of the USSR", p. 76–78 (in Russian).

Shchukovskaya A.G., Tkachenko O.B., Shesteporov A.A. (2012) Fauna nematod ozimoy pshenitsy sorta Lyutestsns 147, porazhyonnoy rozovoy snezhnoy plesen'yu v Istrinskom rayone Moskovskoy oblasti [The fauna of nematodes in winter wheat of the variety Lutescens 147, damaged by pink snow mold in the Istra district of Moscow region]. Mat. konf. "Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami" [Proc. Conf. "Theory and practice of prevention of parasitic diseases"]. Moscow. VIGIS. 13: 463–466 (in Russian, English summary).

Shchukovskaya A.G., Tkachenko O.B., Shesteporov A.A. (2013) Mikogelminty protiv rozovoy snezhnoy pleseni ozimoy pshenitsy [Mycohelminths against pink snow mold of winter wheat] // Zashchita i karantin rasteniy [Plant Protection and Quarantine]. 11: 24–26 (in Russian, English summary).

Shchukovskaya A.G., Tkachenko O.B., Shesteporov A.A. (2014) Primenenie mikogel'minta *Aphelenchoides saprophilus* dlya umen'sheniya stepeni porazheniya rozovoy snezhnoy plesen'yu (*Microdochium (Fusarium) nivale* (Fr.) Samuels & I.C. Hallett) ozimoy pshenitsy [Application of mycohelminth to reduce degree of damage by pink snow mold of winter wheat] // Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal [Russian Parasitological Journal]. 2: 114–120 (in Russian, English summary).

Shelepova O.V., Voronkova T.V., Kondrat'eva V.V., Danilina N.N. (2009) Fiziko-biologicheskie osobennosti zimuyushchikh lukovits tulpanov v modeliruemykh usloviyakh vypravaniya [Physiological and biochemical characteristics of wintering tulip bulbs in a simulated environment damping off] // Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rasteniy [Physiology and biochemistry of cultivated plants]. 41(5): 74–77. (in Russian, English summary).

Shesteporov A.A., Tkachenko O.B., Shchukovskaya A.G., Ovsyankina A.V. (2014) Patent for invention No. 2548199 A method for obtaining a biological preparation for the protection of winter cereals from pink snow mold *Microdochium nivale*. Application No. 20141001283. Priority of the invention on January 17, 2014 Registered in the State Register of Inventions of the Russian Federation on March 19, 2015.

*Shibata S.* (1997) Winter wheat breeding on snow mold resistance by using doubled haploids. In: International Workshop on Plant-Microbe Interactions at Low Temperature Under Snow, Nov. 25–28, 1997. Sapporo, Japan, p. 233–239.

*Shiryayev A.G.* (2013a) Spatial Heterogeneity of the Species Composition of a Clavarioid Fungi's Complex in the Eurasian Arctic // *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Siberian ecological journal]. 4: 495–505 (in Russian, English summary).

*Shiryayev A.G.* (2013b) Geographical specificity of the tundra and boreal biota of Clavarioid fungi in Chukotka // *Byul. Mosk. o-va Ispytateley Prirody. Otd. Biol.* [Bull. of Moscow Soc. Naturalists. Department of Biology]. 118(5): 67–79. (in English, Russian summary)

*Shiryayev A.G.* (2014) Prostranstvennaya differentsiatsiya bioty klavarioidnykh gribov Rossii: ekologo-geograficheskiy aspekt [Spatial differentiation of biota of clavarioid fungi of Russia: ecological and geographical aspect]. Doctoral dissertation. MSU, Moscow.

*Shiryayev A.G., Gorbunova I.A.* (2012) Osobennosti raspredeleniya zonal'nykh kompleksov klavarioidnykh gribov yugo-vostochnoy chasti Zapadnoy Sibiri [The distribution specificity of the zonal Clavarioid mycocomplexes in the south-eastern part of West Siberia]. 2(10): 3–11 (in Russian, English summary).

*Shiryayev A.G., Stavishenko I.V.* (2008) New data on aphyllorphoroid fungi of Visim nature reserve (Sverdlovsk region) // *Микология и фитопатология*. 42(2): 152–166 (in English, abstract in Russian).

*Shiryayev A.G.* (2004) Clavarioid fungi of Urals. I. Boreal forest zone // *Микология и фитопатология*. 38(4): 59–71. (in English, abstract in Russian).

*Shiryayev A.G.* (2006) Clavarioid fungi of Urals. III. Arctic zone // *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 40(4): 204–306.

*Sidebottom C., Buckley S., Purney P., Twigg S., Jarman C., Holt C., Telford J., McArthur A., Worrall D., Hubbard R., Lillford P.* (2000) Heat-stable antifreeze protein from grass // *Nature*. 406:256.

*Šķipsna J.* (1958) Pētījumi par ziemāju sniega pelējumu – Tifulosi (*Typhula itoana* Im., *Typhula idahoensis* Remsb.) un tās apkarošanu siemas kviešu sējumos Latvijas PSR rietumu joslas rajonos // *Augsne Raša*. 7: 221–239 (in Latvian).

*Smith J.D.* (1981) Snow molds of winter cereals: guide for diagnosis, culture, and pathogenicity// *Can. J. Plant Pathol.* 3(1): 15–25 (doi: 10.1080/07060668109501398).

*Smith J.D.* (1993) Tolerance to freezing and thawing. Stress Tolerance of Fungi. Jennings D.H. ed. New York, USA: Marcel Dekker Inc. P. 145–171.

*Smith J.D., Davidson JGN* (1979) *Acremonium boreale* n. sp., a sclerotial, low-temperature tolerant, snow mold antagonist // *Can. J. Bot.* 57: 2122–2239 (doi: 10.1139/b79-265).

*Smith J.D., Gossen B.D.* (1989) Interaction of *Coprinus psychromorbidus*, *Acremonium boreale* and an unidentified low-temperature pathogen of bentgrass turf. Proc. 10<sup>th</sup> Ann. Plant Pathol. Soc. Alberta, Brooks, AB, Canada. 20 p.

*Smith J.D., Jackson N., Woolhouse A.R.* (1989) Fungal disease of amenity turf grasses. New York: E. & F.N. Spon. 401 p.

*Smith J.D., Stynes BA, Moore KJ* (1970) Benomyl stimulated growth of Basidiomycetes on turf // *Plant Dis. Rep.* 54: 774–775.

- Snider C.S., Hsiang T., Zhao G., Griffith M.* (2000) Role of ice nucleation and antifreeze activities in pathogen and growth of snow molds // *Phytopathology*. 90(4): 354–361.
- Sokolova E.I., Alekseeva I.A.* (1977) Sravnitel'naya effektivnost' biologicheskikh i khimicheskikh preparatov v bor'be s tifuleozom khmelya [Comparative efficacy of biological and chemical agents in the fight against of *Typhula* hop disease]. Proceedings, Gor'kovsky sel'skokhozyaystvennyy institut [Gorky Agricultural Institute]. T. 118, p. 55–57 (in Russian).
- Sorokhtin O.G.* (2010) Chto zhe nam grozit: global'noye potepleniye ili global'noye pokholodaniye klimatata [What is threatening us: global warming or global climate cooling] // *Vestnik Rossiyskoy akademii nauk* [Bulletin of the Russian Academy of Sciences]. 4: 23–32 (in Russian, English summary).
- Sousa R.J., Sunderman D.W., Whitmore J.C., O'Brien* (1992) Registration of 'Survivor' wheat // *Crop Sci.* 32: 833.
- Sprague R.* (1956) Wheat snow mold in Eastern Washington 1955 to 1956. *Plant Dis. Rep.* 40: 640–642.
- Sprague R., Fisher W.R., Figaro P.* (1961) Snow mold tolerance in winter grains // *Northwest Science*. 35: 166.
- Stakhov V.L., Gubin S.V., Maksimovich S.V., Rebrikov D.V., Saviylova A.M., Koshkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E., Vorobyova E.A.* (2008) Microbial communities of ancient seeds derived from permanently frozen Pleistocene deposits // *Microbiologiya*. 77(3): 348–355 (in Russian, English summary).
- Stiegler Ch., Rode M., Sass O., Otto J.-Ch.* (2014) An Undercooled Scree Slope Detected by Geophysical Investigation in Sporadic Permafrost below 1000 M ASL, Central Austria // *Permafrost and Periglacial Processes*. 25(3): 194–207.
- Stoskopf N.C.* (1995) Winter wheat. In: *Harvest of gold. The history of field crop breeding in Canada*. A.E. Slinkard and D.R. Knott, eds. Saskatoon: University Extension Press, University of Saskatchewan, Saskatoon, p. 52–66.
- Sunderman D.W.* (1964) Modification of the Cormack and Lebeau technique for inoculating winter wheat with snow mold-causing *Typhula* species // *Plant Dis. Rep.* 48: 394–396.
- Sunderman D.W., McKey H.C.* (1968) Snow-mold-tolerant winter wheats // *Crop Sci.* 60: 630–631.
- Sunderman D.W., Sousa E., Birzer D., Whitmore J.* (1992) Registration of 'Blizzard' wheat // *Crop Sci.* 31: 490–491.
- Takamatsu S.* (1989) Snow molds in winter wheat: studies on occurrence of *Pythium* snow rot. *Spec. Bull. Fukui Agric. Exp. Stn.* 9:1–135 (in Japanese with English summary).
- Takenaka S., Arai M.* (1993) Dynamics of three snow mold pathogens *Pythium paddicum*, *Pythium iwayamai*, and *Typhula incarnata* in barley plant tissues // *Can. J. Bot.* 71(5): 757–763 (doi: 10.1139/b93-087).
- Taktarova N.G.* (2015) Prichiny gibeli ozimoy pshenitsy v Udmurtskoy respublike [Causes of death of winter wheat in the Udmurt Republic] // *Vestnik Mariyskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: sel'skokhozyaystvennyye nauki. Ekonomicheskkiye nauki.* [Bulletin of the Mari State University. Series: agricultural sciences. Economic sciences.]. 2: 55–59 (in Russian, English summary).

Tazina S.V. (2005) Obosnovanie zashchity ozimyykh zernovykh kul'tur ot infektsionnogo vypadeniya rasteniy [Justification protective measures against infectious loss of plants]. Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy, Moscow. Thesis Cand. Biol. Sci. (in Russian).

Terui M. (1941) *Typhula japonica* n. sp. isolated from decayed leaves of the rape plant // Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 17: 40–49.

Timina L.T., Tkachenko O.B. (2010) Obnaruzhenie vzbuditelya krapchatoy snezhnoy pleseni *Typhula ishkariensis* na svyokle pri khranении [Detection of pathogen of speckled snow mold *Typhula ishkarensis* on beet storage] // Immunologiya, allergologiya, infektologiya [Immunology, allergology, infectology]. 1: 134 (in Russian).

Tkachenko O.B. (1983) Biologicheskie osnovy bor'by so sklerotsial'nymi gnilyami [Biological basis of tulip sclerotial rot control]. Avtoreferat kandidata biologicheskikh nauk [The author's abstract of the candidate of biological sciences.]. Moscow: Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev. 16 p. (in Russian).

Tkachenko O.B. (1995) Adaptation of the fungus *Typhula ishkariensis* Imai to the soil inhabitation // Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]. 29(3): 14–19 (in Russian with English summary).

Tkachenko O.B. (2003) Seleksiya ozimyykh zernovykh na ustoichivost' k snezhnoy pleseni [Selection of winter crops for resistance to snow mold] // Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]. 3: 101–108 (in Russian, English summary).

Tkachenko O.B. (2006) Nizkotemperaturnyye sklerotsial'nyye griby – limitiruyushchiy faktor zimuyushchikh introdutsiruyemykh rasteniy [Low-temperature sclerotic fungi – the limiting factor of wintering introduced plants]. Avtoreferat dissertatsii na soiskaniye uchonoy stepeni doktora biologicheskikh nauk [The dissertation author's abstract on competition of a scientific degree of the doctor of biological sciences]. Moscow, Main Botanical Garden RAS. 38 p. (in Russian).

Tkachenko O.B. (2012) Rasprostraneniye i krug khozyayev naiboleye opasnykh vzbuditeley snezhnykh pleseney – sklerotsial'nykh gribov *Sclerotinia borealis*, *S. nivalis* i *Typhula ishkariensis* [Distribution and host range of the most dangerous pathogens snow mold – sclerotial fungi *Sclerotinia borealis*, *S. nivalis* and *Typhula ishkariensis*] // Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada [Bulletin of the Main Botanical Garden]. 198(4): 319–320. (in Russian, English summary).

Tkachenko O.B. (2013) Snow mold fungi in Russia. In: Plant and microbe adaptation to cold in changing world: proceedings of the plants and microbe adaptation to cold conference 2012. Imai R, Yoshida M., Matsumoto N. (eds). New York: Springer, p. 293–303.

Tkachenko O.B., Hoshino T. (2014) Cryophilic fungi and oomycetes and their peculiarities // Mikologiya i Fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]. 48(4): 215–219 (in Russian, English summary).

Tkachenko O.B., Hoshino T., Chikin Yu.A. (2003a) Vozbuditel' krapchatoy (seroy) snezhnoy pleseni v Zapadnoy Sibiri [Causative agent of speckled (gray) snow mold in Western Siberia] // Zashchita i karantin rasteniy [Plant protection and quarantine]. N. 10, p. 43 (in Russian).

*Tkachenko O.B., Matsumoto N., Shimanuki T.* (1997) Mating patterns of east-European isolates of *Typhula ishikariensis* S. Imai with isolates from distant regions // Mikologiya i Fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]. 31(1): 68–72 (in English, Russian summary).

*Tkachenko O.B., Saito I., Novozhilova O.A.* (2003b) A new snow mold *Sclerotinia* fungus in Russia // J. Russ. Phytopathol. Soc. 4: 53–67 (in Russian, English elect. version).

*Tojo M., Newsham K.K.* (2012) Snow moulds in polar environments // Fungal Ecology. 5(4): 395–402.

*Tojo M., Van West P., Hoshino T., Kida K., Fujii H., Hakoda A., Kawaguchi Y., Mühlhauser H.A., Den Berg A.N., Küpper F.C., Herrero M.L., Klemsdal S.S., Tronsmo A.M., Kanda H.* (2012) *Pythium polare*, a new heterothallic oomycete causing brown discoloration of *Santonina uncinata* in the Arctic and Antarctica // Fungal Biol. 116: 756–768.

*Tomiyama K.* (1955). Studies on the snow blight disease of winter cereals // Rep. Hokkaido Agric. Exp. Stn. 1955. Vol. 47. N 1. P. 1–234. (in Japanese with English summary).

*Tosi S., Casado B., Gerdol R., Caretta G.* (2002) Fungi isolated from Antarctic mosses // Polar Biol. 25(4): 262–268.

*Traquair J.A.* (1980) Conspicuity of an unidentified snow mold basidiomycete and a *Coprinus* species in the section Herbicolaе // Can. J. Plant Path. 2: 105–115.

*Trofimova Yu.B., Bome N.A.* (2006) Parametry vredonosnosti snezhnoy pleseni i ustoychivost' sortov ozimoy rzhi k bolezni [Parameters snow mold severity and resistance of winter rye varieties to disease]// Vestnik zashchity rasteniy [Plant Protection Newsletter]. 1: 33–36 (in Russian).

*Tronsmo A.M., Hsiang T., Okuyama H., Nakajima T.* (2001) Low temperature disease caused by *Microdochium nivale*. Low Temperature Plant Microbe Interaction Under Snow. Chapter 5. Hokkaido National Agricultural Experiment Station, p. 75–86.

*Tumanov I.I., Borodina I.N., Oleynikova T.V.* (1935) Rol' snezhnogo pokrova pri perezimovke ozimyykh posevov (vyprevaniye) [Role of the snow cover at the overwintering of winter crops (damping-off)] // Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii [Proceedings of applied botany, genetics and breeding]. Ser. 3. N 6, p. 3–57 (in Russian).

*Tupenevich S.M.* (1940) Snezhnaya plesen' pri vyprevanii ozimyykh khlebov vesnoy I obosnovanie bor'by s ney Snow mold [Snow mold with damping-off of winter crops in the spring and a substantiation of measures to combat it]. In: Izvestiya vysshikh kursov po prikladnoy zoologii i fitopatologii [Proceedings of the higher courses in Applied Zoology and Phytopathology]. Leningrad. 10: 5–108 (in Russian).

*Tupenevich S.M.* (1966) Vyprevanie ozimyykh khlebov vesnoy [Damping-off of winter crops in the spring] // Trudy Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta zashchity rasteniy [Proceedings of the All-Union Research Institute of Plant Protection]. Moscow: Publishing House "Kolos". N 28 (126–130). (in Russian).

*Tupenevich S.M., Shirko V.N.* (1939) Мероприятия по борьбе с гибелью озимых весной от *Sclerotinia graminearum* Elen. [Measures for preventing losses of winter cereals in the spring from *Sclerotinia graminearum* Elen.] // Pl. Prot. 18: 85–99 (in Russian with English summary) Union of Japanese Society for Systematic Biology (2003) <http://issz.sakura.ne.jp/> (in Japanese).

*Uzuhashi S., Tojo M., Kakishima M.* (2010) Phylogeny of the genus *Pythium* and description of new genera // Mycoscience. 51(5): 337–365.

*Vargas J.M.* (1994) Management of Turfgrass diseases. CRC Press. Inc., Boca Raton, Florida, USA. 320 p.

*Vergara G.V., Bughara S.S., Jung G.* (2004) Genetic viability of grey snow mould (*Typhula incarnata*) // Mycological Research. 108(11): 1283–1290.

*Wang C.W., Ai J., Qin H.Y., Yang Y.M., Fan S.T., Liu Y.X., Zhao Y., Xu P.L.* (2016) First Report of *Sclerotinia nivalis* Causing Sclerotinia Rot on Hardy Kiwifruit (*Actinidia arguta*) in China // Plant Disease. 100(9): 1952.

*Watkins J.E.* (1999) Turfgrass fungicide trade names. Nebraska Cooperative Extension NF 95–214 (Revised June 1999) (<http://ianrpubs.unl.edu/plantdisease/nf214.htm>).

*Weinstein R.N., Montiel P.O., Johnstone K.* (2000) Influence of growth temperature on lipid and soluble carbohydrate synthesis by fungi isolated from fell-field soil in the maritime Antarctic // Mycologia. 92(2): 222–229.

*Wentz F.J., Ricciardulli L., Hilburn K., Mears C.* (2007) How Much More Rain Will Global Warming Bring? // Science. 317(5835): 233–235.

*Wöli P.R., Helander M., Nissinen O., Saikkonen K.* (2006) Subseptibility of endophyte-infected grasses to winter pathogens (snow molds) // Can. J. Bot. 84: 1043–1051.

*Wong P.T.W., McBeath J.H.* (1999) Plant protection by cold-adapted fungi. Biotechnological applications of cold-adapted organisms. R. Margezin, R. Schinner (eds.). Heidelberg, Germany. 177–190.

*Wu C., Hsiang T.* (1999) Mycelial growth, sclerotial production and carbon utilization of three *Typhula* species // Can. J. Bot. 77: 312–317 (doi: 10.1139/cjb-77-2-312).

*Wu C., Hsiang T., Yang L., Lin L.X.* (1998) Efficacy of *Typhula phacorrhiza* as biocontrol agent of grey snow mould of creeping bentgrass // Can. J. Bot. 76(7): 1276–1281.

*Xiao N., Hanada Y., Seki H., Kondo H., Tsuda S., Hoshino T.* (2014) Annealing condition influences thermal hysteresis of fungal type ice-binding proteins // Cryobiology. 68(1):159–161.

*Xiao N., Inaba Sh., Tojo M., Degawa Y., Fujiu S., Hanada Y., Kudoh S., Hoshino T.* (2010a) Antifreeze activities of various fungi and Stramenopila isolated from Antarctica // North American Fungi. 5(5): 215–220.

*Xiao N., Suzuki K., Noshimiya Yo., Kondo H., Miura A., Tsuda S., Hoshino T.* (2010b) Comparison of functional properties of two fungal antifreeze proteins from *Antarcomyces psychrotrophicus* and *Typhula ishikariensis* // FEBS Journal. 277: 394–403.

*Xu H., Griffith M., Patten C.L., Glick B.R.* (1997) Isolation and characterization of an antifreeze protein with ice nucleation activity from the plant growth promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR 12–2 // Can. J. Microbiol. 44(1): 64–73.

Xu H., Zhou R., Fu J.F., Yang F.Y., Liu Z. (2015) Characterization of *Sclerotinia nivalis* causing Sclerotinia rot of *Pulsatilla koreana* in China // Eur. J. Plant Pathol. 143(1) 1–9.

Yajima Y., Tojo M., Chen B., Hoshino T. (2017) *Typhula* cf. *subvariabilis*, new snow mould in Antarctica // Mycologia, 8 (in press).

Yamaguchi T., Honda N., Hoshino T., Arai M., Tojo M. (2015) Identification of snow mold pathogens occurred on barley in Fukui prefecture in 2015. In: Abstracts of the annual meeting of the phytopathological society of Japan, Kansai Branch, Tokushima, September.

Yang Y., Chen F., Hsiang T. (2006) Fertile sporophore production of *Typhula phacorrhiza* in the field is related to temperatures near freezing // Can. J. Microbiol. 52: 9–15.

Yoshida M., Tamura K. (2011) Research on Fructan in Wheat Temperate Forage Grasses in Japan // Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ. 45(1): 9–14.

Yoshida M., Kawakami A. (2013) Molecular analysis of fructan metabolism associated with freezing tolerance and snow mold resistance of winter wheat. In: Yoshida M., Matsumoto N., Imai R. (eds) Plant and microbe adaptations to cold in a changing world. New York: Springer, p. 231–243.

Zhou R.J., Fu H.J., Yang F.Y., Liu Z. (2012) First Report of Sclerotinia Rot of Chinese Atractylodes Caused by *Sclerotinia nivalis* in China // APS. Plant Disease. 96(12): 1823 [http://www.apsnet.org/publications/plantdisease/2012/December/Pages/96\\_12\\_1823.1.aspx](http://www.apsnet.org/publications/plantdisease/2012/December/Pages/96_12_1823.1.aspx).

# **Снежные плесени**

(история изучения, возбудители,  
их биологические особенности)

Формат 70x100/16  
Гарнитура Таймс  
Усл. печ. л. 5,85. Уч.-из. л. 4,8.  
Тираж 300 экз.  
Заказ №

Российская академия наук  
119991, Москва, Ленинский проспект, 14  
[www.ras.ru](http://www.ras.ru)

Верстка, корректура ООО «Нюанс»  
Москва, ул. Дмитрия Ульянова, д. 26 а, стр. 2  
[www.nyans.ru](http://www.nyans.ru)

Отпечатано в цифровой типографии ООО «Буки Веди»  
115093, Москва, Партийный пер., д. 1, корп. 58  
[www.bukivedi.com](http://www.bukivedi.com)

Издано в авторской редакции