

СОДЕРЖАНИЕ

Том 56, номер 5, 2022

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

- Порядок *Cantharellales*: таксономическая и экологическая диверсификация
М. А. Бондарцева, И. В. Змитрович 307
-

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

- Мучнисторосяные грибы (*Erysiphaceae*) на древесных растениях
в городских местообитаниях Свердловской области (Россия)
Т. С. Булгаков, А. Г. Ширяев 323
- Suillus paluster* и *S. ochraceoroseus* (*Boletales*) в Северной Азии
Е. А. Звягина, Н. А. Сазанова, Т. М. Бульонкова 332
- Новые и редкие виды агарикомицетов на древесных интродуцентах
в г. Екатеринбурге (Россия)
А. Г. Ширяев, И. В. Змитрович, О. С. Ширяева 350
-

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

- Метаболитный профиль микромицета *Lecanicillium gracile*, выделенного
из штукатурки и белого камня
К. В. Сазанова, В. Б. Позниовская 357
-

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

- Идентификация *Pestalotiopsis funerea* на пораженных деревьях туи западной
в декоративных насаждениях Московской области (Россия)
С. Д. Каракотов, Н. В. Аршава, М. Б. Башкатова, Т. А. Андреева 366
-

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- Длительное сохранение резистентности к карбендазиму у *Venturia inaequalis*
в Краснодарском крае (Россия)
А. И. Насонов, Г. В. Якуба, Е. В. Лободина 374
-

ХРОНИКА

- К юбилею Мурата Койшыбаева
Ж. Д. Исмухамбетов 379
-
-

Contents

Vol. 56, No. 5, 2022

REVIEWS AND DISCUSSIONS

- Cantharellales*: taxonomical and ecological diversification
M. A. Bondartseva, I. V. Zmitrovich 307
-

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

- Powdery mildews (*Erysiphaceae*) on woody plants in urban habitats
of Sverdlovsk Region (Russia)
T. S. Bulgakov, A. G. Shiryayev 323
- Suillus paluster* and *S. ochraceoroseus* (*Boletales*) in North Asia
E. A. Zvyagina, N. A. Sazanova, T. M. Bulyonkova 332
- New and rare *Agaricomycetes* species on woody alien plants
in Ekaterinburg City (Russia)
A. G. Shiryayev, I. V. Zmitrovich, O. S. Shiryayeva 350
-

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

- Metabolites profile of micromycete *Lecanicillium gracile* isolated
from limestone and plaster
K. V. Sazanova, V. B. Ponizovskaya 357
-

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

- Identification of *Pestalotiopsis funerea* on affected trees of *Thuja occidentalis*
in ornamental plantations of the Moscow Region (Russia)
S. D. Karakotov, N. V. Arshava, M. B. Bashkatova, T. A. Andreeva 366
-

SHORT COMMUNICATIONS

- The long-term resistance to carbendazim in *Venturia inaequalis*
in the Krasnodar Region (Russia)
A. I. Nasonov, G. V. Yakuba, E. V. Lobodina 374
-

CHRONICLE

- Towards the Jubilee of Murat Koishybaev
Zh. D. Ismukhambetov 379
-
-

УДК 582.284.53

ПОРЯДОК *CANTHARELLALES*: ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ

© 2022 г. М. А. Бондарцева^{1,*}, И. В. Змитрович^{1,**}¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: bondartseva@mail.ru

**e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

Поступила в редакцию 21.04.2022 г.

После доработки 25.05.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Обзор посвящен таксономической репрезентации порядка *Cantharellales* в связи с вопросами истории систематики группы и ее экологической диверсификацией. Рассмотрена история систематики кантарелловых грибов и показано, что в настоящее время порядок *Cantharellales* ограничивается не более, чем 550 видами из 31 рода и 5 семейств: *Aphelariaceae* (*Aphelaria*, *Phaeoaphelaria*, *Tumidapexus*); *Botryobasidiaceae* (*Botryobasidium* с анаморфами, *Suillosporium*); *Ceratobasidiaceae* (*Ceratoporia*, *Ceratobasidium* gr.p., *Rhizoctonia*); *Hydnaceae* (*Bergerella*, *Bryoclavula*, *Bulbilla*, *Burgella*, *Burgellopsis*, *Burgoa*, *Cantharellus*, *Clavulina*, *Craterellus*, *Gloeomucro*, *Hydnum*, *Ingoldiella*, *Membranomyces*, *Minimedusa*, *Multiclavula*, *Neoburgoa*, *Parastereopsis*, *Repetobasidiellum*, *Rogersiomyces*, *Sistotrema*, *Sistotremella*); *Tulasnellaceae* (*Pseudotulasnella*, *Stilbotulasnella*, *Tulasnella*). Обсуждены нерешенные проблемы систематики *Cantharellales*. Рассмотрена экоморфологическая и эколого-трофическая диверсификация порядка. Приводится конспект семейств и родов с идентификационными ключами и подробными оригинальными диагнозами таксонов до родового уровня. В заключение отмечается, что в эволюции порядка *Cantharellales* и других крупных групп агарикомицетов наблюдается параллелизм, связанный с освоением грибами сходных адаптивных зон, открывшихся в связи с раннемеловой диверсификацией наземной биоты: колонизацией древесного детрита с образованием гипохноидных, кортициоидных и вторичных резупинатных форм, лесной подстилки с образованием кантареллоидных, клавариоидных и рамариоидных форм, развитием спороношений среди травостоев с редукцией кантареллоидных и вторичным образованием клавариоидных форм, формированием лигнотрофными грибами эктомикориз, орхидной микоризы, колонизациямхов, пленок аэрофитных водорослей и слоевищ лишайников.

Ключевые слова: кантарелловые грибы, ключи для определения, таксономия, экология

DOI: 10.31857/S0026364822050038

ВВЕДЕНИЕ

Кантарелловые грибы, широко известные благодаря типовому роду *Cantharellus* (лисичка), издавна имевшему промысловое значение и поныне используемому в пищевой промышленности, до сих пор мало изучены по части прикладной микологии, между тем экологическая специализация многих кантарелловых грибов и специфические функции, выполняемые ими в сообществах, позволяют предположить, что биотехнологический потенциал этой группы до сих пор раскрыт не в полной мере, а создание естественной системы этих организмов, обладающей широкими прогностическими возможностями, является актуальной задачей.

Цель настоящего обзора — таксономическая репрезентация порядка *Cantharellales* в связи с вопросами истории систематики группы и ее экологической диверсификацией.

ИСТОРИЯ СИСТЕМАТИКИ КАНТАРЕЛЛОВЫХ ГРИБОВ

Род *Cantharellus* был описан французским ботаником Жюссье в 1789 г. (Jussieu, 1789) г., а в качестве типового рода нового порядка *Cantharellales* (Gäumann, 1926) был признан почти полтора столетия спустя (табл. 1).

В первой трети — середине XX в. наибольшей популярностью среди исследователей пользовалась система Донка (Donk, 1933), в которой кантарелловые грибы рассматривались в качестве подсемейства *Cantharelloideae* семейства *Aphylophoraceae*, а объем группы ограничивался родами *Cantharellus*, *Craterellus* (триба *Cantharelleae*), *Hydnum* (триба *Hydneae*), и *Clavulina* (триба *Clavulineae*). Другие роды, характеризующиеся клавариоидными или кантареллоидными плодовыми телами, были относимы Донком к другим подсемействам: *Clavarioideae* (*Clavaria*, *Clavariadelphus*, *Lachnocla-*

Таблица 1. Роды кантарелловых грибов (порядок *Cantharellales*) в ретроспективе

Год	Род	Автор рода, ссылка	Семейство
1753	<i>Hydnum</i>	Linnaeus (1753)	<i>Hydnaceae</i>
1815	<i>Rhizoctonia</i>	De Candolle (1815)	<i>Ceratobasidiaceae</i>
1821	<i>Cantharellus</i>	Fries (1821)	<i>Hydnaceae</i>
1821	<i>Sistotrema</i>	Fries (1821)	<i>Hydnaceae</i>
1822	<i>Craterellus</i>	Persoon (1822)	<i>Hydnaceae</i>
1888	<i>Clavulina</i>	Schröter (1888)	<i>Hydnaceae</i>
1888	<i>Tulasnella</i>	Schröter (1888)	<i>Tulasnellaceae</i>
1931	<i>Botryobasidium</i>	Donk (1931)	<i>Botryobasidiaceae</i>
1935	<i>Ceratobasidium</i>	Rogers (1935)	<i>Ceratobasidiaceae</i>
1937	<i>Burgoa</i>	Goidànich (1937)	<i>Hydnaceae</i>
1950	<i>Aphelaria</i>	Corner (1950)	<i>Aphelariaceae</i>
1953	<i>Phaeoaphelaria</i>	Corner (1953)	<i>Aphelariaceae</i>
1954	<i>Tumidapexus</i>	Crawford (1954)	<i>Aphelariaceae</i>
1958	<i>Suillosporium</i>	Pouzar (1958)	<i>Botryobasidiaceae</i>
1964	<i>Pseudotulasnella</i>	Lowy (1964)	<i>Tulasnellaceae</i>
1967	<i>Multiclavula</i>	Petersen (1967)	<i>Hydnaceae</i>
1971	<i>Minimedusa</i>	Weresub, LeClair (1971)	<i>Hydnaceae</i>
1972	<i>Ingoldiella</i>	Shaw (1972)	<i>Hydnaceae</i>
1975	<i>Membranomyces</i>	Jülich (1975)	<i>Hydnaceae</i>
1976	<i>Parastereopsis</i>	Corner (1976)	<i>Hydnaceae</i>
1978	<i>Rogersiomyces</i>	Crane, Schoknecht (1978)	<i>Hydnaceae</i>
1980	<i>Gloeomucro</i>	Petersen (1980)	<i>Hydnaceae</i>
1981	<i>Repetobasidiellum</i>	Eriksson et al. (1981)	<i>Hydnaceae</i>
1982	<i>Stilbotulasnella</i>	Bandoni, Oberwinkler (1982)	<i>Tulasnellaceae</i>
1984	<i>Sistotremella</i>	Eriksson et al. (1984)	<i>Hydnaceae</i>
2002	<i>Ceratoporia</i>	Ryvarden, de Meijer (2002)	<i>Ceratobasidiaceae</i>
2007	<i>Burgella</i>	Diederich, Lawrey (2007)	<i>Hydnaceae</i>
2014	<i>Bulbilla</i>	Diederich et al. (2014)	<i>Hydnaceae</i>
2014	<i>Burgellopsis</i>	Diederich et al. (2014)	<i>Hydnaceae</i>
2016	<i>Neoburgoa</i>	Lawrey et al. (2016)	<i>Hydnaceae</i>
2020	<i>Bergerella</i>	Lawrey et al. (2020)	<i>Hydnaceae</i>
2020	<i>Bryoclavula</i>	Masumoto, Degawa (2020)	<i>Hydnaceae</i>

dium, *Masseola*, *Pistillaria* и *Ramaria*) и *Phylacterioidae* (*Thelephora* spp.).

В начале 1940-х гг. А.С. Бондарцев и Р. Зингер опубликовали систему полипоровых грибов, в основу которой положили онтогенетический критерий (Bondarzew, Singer, 1941). Порядок *Aphyllophorales* в этой системе, в зависимости от типов развития плодовых тел, подразделяется на подпорядки *Corticineae* (резупинатные плодовые тела с гладким, бугорчатым или складчатым гименофором), *Cyphellineae* (чашевидные плодовые тела, расположенные одиночно или на общей подстилке), *Polyporineae* (сидячие до распростертых плодовые тела с трубчатым или реже шиповидным гименофо-

ром), *Phylacteriineae* (плодовые тела разного типа развития, производящие дымчатые бородавчатые споры), *Clavariineae* (ортотропные простые или разветвленные плодовые тела, куда отнесены все кантарелловые грибы).

В 1964 г. Донк (Donk, 1964) проводит ревизию своей системы, в частности, повышает *Aphyllophoraceae* до ранга порядка (*Aphyllophorales*), что в большей степени соответствовало консенсусу таксономического сообщества, в рамках которого выделяет, среди прочих, семейства *Cantharellaceae* (*Cantharellus*, *Craterellus*, *Pseudocraterellus*), *Hydnaceae* (*Hydnum*), а также семейство *Clavulinaceae* (*Clavulina*).

Пармасто в своем “Конспекте системы кортициевых грибов” (Parmasto, 1968) придерживается системы Донка (Donk, 1964), но включает в семейство *Clavulinaceae* род *Clavulicium*, характеризующийся распростертыми плодовыми телами. Такого рода перенос — важное событие в систематике группы, знаменующее переоценку признаков, лежащих в основе подразделения базидиальных грибов на семейства и порядки.

С середины XX в. систематики обратили внимание на группу базидиомицетов, имеющих стихобазидии (митоз происходит по продольной оси базидии) (Rogers, 1932; Linder, 1940; Donk, 1964). Как оказалось, к ним принадлежат роды как с ортотропными (*Cantharellus*, *Hydnum*, *Clavulina*), так и резупинатными (*Sistotrema*, *Tulasnella*) плодовыми телами, причем филогенетические связи между некоторыми из упомянутых родов постулировались даже при сохранении их в различных семействах искусственной системы (Donk, 1964).

Крайзель (Kreisel, 1969), продолжая линию Гоймана (Gäumann, 1926), рассматривает кантарелловые грибы в рамках порядка *Cantharellales*, но трактует этот порядок широко, включая в него все гомобазидиомицеты, имеющие ортотропные плодовые тела, т.е. семейства *Hydnaceae* (incl. *Cantharellaceae*), *Clavulinaceae*, *Gomphaceae*, *Fistulinaceae*, *Clavariaceae*, *Pterulaceae*, *Sparassidaceae*, *Bondarzewiaceae*, *Hericiaceae*, *Auriscalpiaceae*. Учитывая, что к 1969 г. филогенетические связи между некоторыми из перечисленных семейств были очевидны, система Крайзеля представляла в какой-то степени шаг назад в сравнении с системой Донка (Donk, 1964).

Важную веху в таксономии кантарелловых грибов знаменовал выход работы Корнера (Corner, 1970), сделавшего морфологически более гомогенными семейства, содержащие роды клавариоидных и кантареллоидных грибов: *Amylariaceae* (*Amylaria*), *Aphelariaceae* (*Aphelaria*, *Corticirama*, *Phaeoaphelaria*, *Tumidapexus*), *Clavariaceae* (*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*, *Scytinopogon*), *Clavariadelphaceae* (*Araecoryne*, *Ceratellopsis*, *Chaetothyphula*, *Clavariadelphus*, *Мухомycidium*, *Pistillaria*, *Pistillina*, *Typhula*), *Clavicornaceae* (*Clavicornia*), *Clavulinaceae* (*Clavulina*), *Hericiaceae* (*Dentipratulum*, *Hericum*, *Mucronella*), *Hymenochaetaceae* (*Clavariachaete*), *Lachnocladiaceae* (*Lachnocladium*), *Physalacriaceae* (*Hormomitaria*, *Physalacria*, *Pseudotyphula*), *Pterulaceae* (*Allantula*, *Deflexula*, *Dimorphocystis*, *Parapterulicium*, *Pterula*, *Pterulicium*), *Ramariaceae* (*Delentaria*, *Kavinia*, *Lentaria*, *Ramaria*). Таксоном, принадлежащим к кантарелловым грибам в системе Корнера, является принимавшееся им семейство *Clavulinaceae*. Роды *Cantharellus*, *Craterellus* и *Pseudocraterellus* (*Cantharellaceae*) были рассмотрены этим автором ранее (Corner, 1966). Род *Hydnum* Корнером в его работах не рассматривался.

Оригинальная система кантарелловых грибов принадлежит Локэну (Loefer, 1984). Этот исследователь порядок *Cantharellales* понимал узко — с включением лишь двух олиготипных семейств *Cantharellaceae* и *Clavulinaceae*, однако выделял также порядки *Clavariales* (семейства *Clavariaceae*, *Hericiaceae*, *Lachnocladiaceae*, *Pterulaceae*, *Sparassidaceae*), *Hydnales* (семейство *Hydnaceae*) и *Physalacriales* (семейство *Physalacriaceae*). Эта, основанная на морфологических данных, система отражала тенденцию к девальвации рангов высших таксонов базидиомицетов, наметившуюся в начале 1980-х гг. При этом порядок *Clavariales* выглядел гетерогенным даже в свете современных Локэну данных.

Широкую известность получила система Юлиха, опубликованная им в работе “Higher taxa of Basidiomycetes” (Jülich, 1982), где была сделана “...смелая попытка синтезировать все новое, что за последнее время высказано по систематике базидиальных грибов” (Parmasto, 1983). В преамбуле Юлих объясняет свою руководящую идею: создать дробные гомогенные таксономические единицы, которые станут возможным включать в филогенетическое древо. Характеризуя это стремление автора его критик Пармасто отмечает: “Гомогенность большинства семейств и ряда порядков в системе Юлиха несомненна, но это достигнуто ценой разделения базидиомицетов на 62 порядка и 261 семейство” (Parmasto, 1983), причем 31 порядок и более 120 семейств были описаны Юлихом как новые для науки.

Таксоны кантарелловых грибов в современном понимании были размещены в этой системе в порядках *Ceratobasidiales* (*Ceratobasidiaceae*), *Tulasnellales* (*Tulasnellaceae*), *Botryobasidiales* (*Botryobasidiaceae*), *Sistotrematales* (*Sistotremataceae*), *Cantharellales* (*Clavulinaceae*, *Cantharellaceae*, *Hydnaceae*), причем последний порядок включал также чуждый собственно кантарелловым грибам элемент (семейства *Clavariaceae*, *Sparassidaceae*, *Physalacriaceae*, *Typhulaceae*, *Albatrellaceae*).

Наиболее близким к анцестральным формам гомобазидиомицетов Юлих считал порядок *Cantharellales*, что имело в спекулятивной филогенетике XX в. определенную предысторию (Corner, 1966; Zmitrovich, 2002), из которого несколькими крупными ветвями выводил все множество остальных порядков. Очень немногие положения филогенетической реконструкции Юлиха выдержали проверку временем, что нельзя сказать об описанных им таксонах. Все они остаются валидными и многие из них по необходимости используются современными авторами.

Поскольку с течением времени изменялись подходы к выбору признаков, определяющих систематическое положение видов и родов, изменялось и их положение в системе. Так, в разные периоды в состав порядка *Cantharellales* включались

Таблица 2. Роды кантарелловых грибов, изученные методами молекулярной систематики

Роды	Авторы
<i>Botryobasidiaceae</i>	
<i>Botryobasidium</i>	Moncalvo et al. (2006)
<i>Ceratobasidiaceae</i>	
<i>Rhizoctonia</i> (incl. <i>Ceratobasidium</i> spp.)	Moncalvo et al. (2006); Oberwinkler et al. (2013)
<i>Hydnaceae</i>	
<i>Bulbillia</i>	Diederich et al. (2014)
<i>Burgella</i>	Lawrey et al. (2007); Diederich et al. (2014)
<i>Burgellopsis</i>	Diederich et al. (2014)
<i>Burgoa</i>	Lawrey et al. (2007); Diederich et al. (2014)
<i>Cantharellus</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Clavulina</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Craterellus</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Hydnum</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Membranomyces</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Minimedusa</i>	Lawrey et al. (2007)
<i>Multiclavula</i>	Masumoto, Degava (2020)
<i>Neoburgoa</i>	Lawrey et al. (2016); Masumoto, Degava (2020)
<i>Rogersiomyces</i>	Psurtseva et al. (2016)
<i>Sistotrema</i>	Larsson (2007); Hibbett et al. (2014)
<i>Sistotremella</i>	Masumoto, Degawa (2020)
<i>Tulasnellaceae</i>	
<i>Tulasnella</i>	Moncalvo et al. (2006); Mack et al. (2021)
<i>Stilbotulasnella</i>	Bandoni, Oberwinkler (2011)

семейства *Clavariaceae*, *Physalacriaceae*, *Pterulaceae*, *Typhulaceae* (в настоящее время рассматриваются в составе порядка *Agaricales*), *Clavariadelphaceae* (*Gomphales*), *Sparassidaceae* (*Polyporales*, *Albatrellaceae* (*Russulales*)).

Привлечение в систематику более надежных, нежели морфологические, маркеров дивергенции групп, а именно — филогенетически значимых маркерных последовательностей ДНК (Moncalvo et al., 2006; Hibbett et al., 2014; He et al., 2019) (табл. 2), позволило, во-первых, уточнить объем порядка *Cantharellales* и подтвердить его таксономический ранг, а во-вторых — выявить основные филогене-

тические линии этого порядка, соответствующие рангу семейств: 1) *Aphelariaceae* (*Aphelaria*, *Phaeoaphelaria*, *Tumidapexus*); 2) *Botryobasidiaceae* (*Botryobasidium* с анаморфами, *Suillosporium*); 3) *Ceratobasidiaceae* (*Ceratoporia*, *Ceratobasidium* gr.p., *Rhizoctonia*); 4) *Hydnaceae* (*Bergerella*, *Bryoclavula*, *Bulbillia*, *Burgella*, *Burgellopsis*, *Burgoa*, *Cantharellus*, *Clavulina*, *Craterellus*, *Gloeomucro*, *Hydnum*, *Ingoldiella*, *Membranomyces*, *Minimedusa*, *Multiclavula*, *Neoburgoa*, *Parastereopsis*, *Repetobasidiellum*, *Rogersiomyces*, *Sistotrema*, *Sistotremella*); 5) *Tulasnellaceae* (*Pseudotulasnella*, *Stilbotulasnella*, *Tulasnella*). Таким образом, в настоящее время порядок *Cantharellales* ограничивается не более, чем 550 видами из 31 рода и 5 семейств.

НЕРЕШЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ КАНТАРЕЛЛОВЫХ ГРИБОВ

Несмотря на то, что использование данных молекулярной систематики существенно стабилизировало макросистему кантарелловых грибов, в систематике этой группы до сих пор остается нерешенным целый ряд проблем.

Прежде всего, очевидной является гетерогенность рода *Sistotrema*, который распадается минимум на 4 независимые клады: 1) сестринская роду *Hydnum* клада, включающая типовой вид *S. confluens*, а также *S. alboluteum* и *S. muscicola*; 2) независимая и пока никак не названная клада *S. raduloides*; 3) клада, включающая *S. oblongisporum*, *S. brinkmannii*, *S. resinicystidium*, внутри которой располагается род проблематического телеоморфного статуса *Rogersiomyces* (Psurtseva et al., 2016) и это название, по-видимому, в будущем закрепится за филородом; 4) клада, включающая *S. eximum*, *S. efibulatum*, *S. octosporum*, *S. sernanderi*, подходящим для которой из ныне описанных родовых названий будет *Urnobasidium* (Parmasto, 1968).

Исследования ультраструктуры септальных пор типового вида рода *Ceratobasidium* — *C. calosporum* — показали, что он существенно отличается от других представителей рода и по ряду характеристик (долипоры с неперфорированной парентосомой) сравним с представителями другого порядка — *Auriculariales*; ситуация осложняется тем, что этот вид пока не изучен в молекулярно-таксономическом отношении (Weiss, Oberwinkler, 2001; Moncalvo et al., 2006; Oberwinkler et al., 2013). Как уже отмечалось нами ранее (Bondartseva, Zmitrovich, 2021), это обстоятельство может иметь таксономические последствия: если данные молекулярной таксономии подтвердят, что *Ceratobasidium* s.str. и основанное на этом роде семейство *Ceratobasidiaceae* уже не имеют отношения к порядку *Cantharellales* и большинству остающихся в нем видов, относимых ранее к роду *Ceratobasidium* (большинство из них попадает в род *Rhizoctonia*), то для группы родов, близких или идентичных

Таблица 3. Морфотипы кантареллоидных грибов

Морфотип	Роды
В форме бульбилл	<i>Bergerella</i> , <i>Bulbilla</i> , <i>Burgella</i> , <i>Burgellopsis</i> , <i>Burgoa</i> , <i>Minimedusa</i> , <i>Neoburgoa</i>
Водные гифомицеты (ингольдианские грибы)	<i>Ingoldiella</i>
Гипохноидный	<i>Botryobasidium</i> с анаморфами, <i>Ceratobasidium</i> gr.p., <i>Repetobasidiellum</i> , <i>Rhizoctonia</i> , <i>Rogersiomyces</i> , <i>Sistotrema</i> , <i>Sistotremella</i> , <i>Suillosporium</i> , <i>Tulasnella</i>
Кортициоидный	<i>Membranomyces</i> , <i>Sistotrema</i>
Одонтоидный	<i>Sistotrema</i>
Пориоидный	<i>Ceratoporia</i> , <i>Sistotrema</i>
Клавариоидный	<i>Clavulina</i> , <i>Bryoclavula</i> , <i>Multi clavula</i>
Рамариоидный	<i>Aphelaria</i> , <i>Clavulina</i> , <i>Phaeoaphelaria</i> , <i>Tumidapexus</i>
Мукронеллоидный	<i>Gloeomucro</i>
Кантареллоидный	<i>Cantharellus</i> , <i>Craterellus</i> , <i>Parastereopsis</i> ²
Гидноидный	<i>Hydnum</i>

² Спектр переходов к клитоцибоидному – аррениоидному морфотипам.

Rhizoctonia, возникнет необходимость описания нового семейства. Пока этого не сделано, семейство *Ceratobasidiaceae* классифицируется в порядке *Cantharellales* (He et al., 2019).

Неблагополучной остается ситуация с соотношением морфо- и филовидов в родах *Hydnum*, *Cantharellus*, *Craterellus* (Dahlman et al., 2000; Ostrow, Beenken, 2004; Foltz, 2013; Buick et al., 2014; Swenie et al., 2018; Cao et al., 2021; Zhang et al., 2022), а это – широко распространенные таксоны макромицетов, активно описываемые в региональных микобиотах, и невыработанность концепции в таких условиях затрудняет работу полевых микологов.

Род *Botryobasidium* был описан позднее, нежели некоторые анаморфные роды, входящие по молекулярным данным в его состав (*Acladium* Link, 1809; *Alysidium* Kunze, Schmidt, 1817, *Haplotrichum* Link 1824; *Allescheriella* Hennings, 1897), что может иметь номенклатурные последствия – см. McNiell et al. (2012).

Также необходим специальный анализ таксонов агонимитетов, существующих в стадии бульбилл. Очевидно, это своеобразная форма, которую приобретают вегетативные структуры гриба в условиях развития среди слоевищ лишайника или среди водорослевых пленок. Однако, пока базидиальные спороношения и дополнительные вегетативные структуры, характеризующие эти организмы, не найдены, мы не можем проводить морфологическое ограничение соответствующих родов. По сути, это формальные таксоны, сам родовой статус которых требует подтверждения. Возможно, более логичным было бы выделение в современных классификаторах таких родов в группу неясного таксономического положения. Более смелая альтернатива – провизорное вклю-

чение соответствующих видов в сестринские хорошо очерченные филороды.

Наличие мейоза в спороносном органе *Rogersiomyces*, пока что именуемом базидией, требует специального доказательства с выявлением синаптомемальных комплексов. Некоторые особенности этого органа, в частности, апикальные “стеригмы”, не дающие каплю Буллера, развитие их в синнемах, не исключают возможности, что мы имеем дело со своеобразными конидиеносцами. Интересно, что эта стадия гриба была описана и как анаморфный род *Hyphobasidiofera* (Matsushima, Matsushima, 1996).

Интерес представляет природа крупной инсерции в ITS-области целого ряда таксонов кантарелловых грибов, затрудняющая выравнивание нуклеотидных последовательностей и ITS-штрихкодирование (Nilsson et al., 2008).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КАНТАРЕЛЛОВЫХ ГРИБОВ

Несмотря на то, что типовой род порядка характеризуется достаточно дифференцированными базидиомами, наиболее распространенным среди его представителей морфотипом является гипохноидный (распростертые по древесному или травянистому субстрату базидиомы без формирования плотного гимения) (табл. 3).

Такой морфотип свойственен представителям родов *Botryobasidium*, *Suillosporium* (*Botryobasidiaceae*), *Rhizoctonia*, (*Ceratobasidiaceae*), *Rogersiomyces*, *Sistotremella*, отдельные представители *Sistotrema* (*Hydnaceae*), *Pseudotulasnella*, *Tulasnella* (*Tulasnellaceae*). Некоторые таксоны, характеризующиеся в основе гипохноидным морфотипом, способны к формированию на поверхности мицелиального

войлока макроскопических пропагул плотной текстуры — бульбилл; такая особенность свойственна родам *Bergerella*, *Bulbilla*, *Burgella*, *Burgellopsis*, *Burgoa*, *Minimedusa*, *Neoburgoa* (*Hydnaceae*).

Известный из мелких лесных водоемов род *Ingoldiella* (*Hydnaceae*) представлен своеобразной водной экоморфой, для которой характерно формирование многоклеточных нитевидных пропагул бесполого размножения.

Морфотипы, характеризующиеся более плотной текстурой распростертых по субстрату базидиом, — кортициоидный (*Membranomyces*, *Sistotrema* spp.), одонтиоидный, или пориоидный (*Sistotrema* spp.) в порядке представлены не столь широко.

Ортотропные морфотипы также имеют распространение среди представителей порядка. Клавариоидный морфотип, характеризующийся напочвенными булавовидными или цилиндрическими одиночными базидиомами, свойствен родам *Bryoclavula*, *Clavulina* и *Multiclavula* (*Hydnaceae*); рамариоидный морфотип, отличающийся разветвленными базидиомами, свойствен части видов рода *Clavulina*, а также родам *Aphelaria* и *Paraphelaria* (*Aphelariaceae*). Мукронеллоидный морфотип, представленный мелкими множественно развивающимися поверх древесного субстрата клавариоидными базидиомами свойственен роду *Gloeomicro* (*Hydnaceae*). Кантареллоидный морфотип, характеризующийся воронковидными базидиомами с радиально-морщинистым, складчатым до почти пластинчатого гименофора свойственен родам *Cantharellus*, *Craterellus* и *Parastereopsis* (*Hydnaceae*). Гидноидный морфотип, отличающийся от кантареллоидного наличием шиповидного гименофора, свойственен роду *Hydnum* s.str. (*Hydnaceae*); редуцированный вариант базидиом гидноидного морфотипа свойственен *Sistotrema confluens* из того же семейства — ортотропные базидиомы этого вида пластичны по форме, часто с редуцированной ножкой и воронковидной, либо шпательевидной шляпкой и гидноидным до ирпикоидного гименофора.

В трофическом отношении кантарелловые грибы разнообразны. Ботриобазидиевые грибы (семейство *Botryobasidiaceae*) колонизируют валяжную древесину, древесный детрит и лесную подстилку, вызывая белую гниль с очень слабой лакказной активностью (Nagy et al., 2019; Bondartseva, Zmitrovich, 2018). Цератобазидиевые грибы (семейство *Ceratobasidiaceae*) сочетают сапротрофную, биотрофную и симбиотрофную (орхидная микориза) трофические стратегии. Анаморфный род *Rhizoctonia* включает ряд фитопатогенных видов (Bondartseva, Zmitrovich, 2021). Сходные тенденции демонстрируют представители тюляnellовых грибов (семейство *Tulasnellaceae*). Представители семейства афеляриевых (*Aphelariaceae*) — гумусовые сапротрофы, способные к формиро-

ванию эктомикоризы. Семейство *Hydnaceae* более разнообразно в трофическом отношении. Высшие представители семейства способны к утилизации гумуса и формированию эктотрофной микоризы (роды *Cantharellus*, *Clavulina*, *Craterellus*, *Hydnum*) (Rinaldi et al., 2008; Cao et al., 2021). Для рода *Multiclavula* свойственна колонизация грибом пленок аэрофитных водорослей с образованием примитивного базидиолишайника. Грибы родов *Bryoclavula*, *Bergerella*, *Bulbilla*, *Burgoa*, *Burgellopsis*, *Minimedusa*, *Neoburgoa* являются лихенофилами (Bondartseva, Zmitrovich, 2020a, 2020b; Diedrich et al., 2018; Cao et al., 2021).

КОНСПЕКТ СИСТЕМЫ КАНТАРЕЛЛОВЫХ ГРИБОВ

Cantharellales Gäum., Vergl. Morph. Pilze: 495, 1926.

= *Tulasnellales* Rea, Brit. basidiomyc.: 739, 1922.

= *Ceratobasidiales* Jülich, Bibliothca Mycol. 85: 344, 1982.

= *Botryobasidiales* Jülich, Bibliothca Mycol. 85: 344, 1982.

= *Sistotrematales* Jülich, Bibliothca Mycol. 85: 352, 1982.

Септы долипоровые, парентосомы сплошные, либо с немногочисленными перфорациями. Базидии, если имеются, стихического, реже хиастического типа, с 1–8 (чаще всего с 2–6) стеригмами. Прорастают базидиоспоры вторичными спорами или непосредственно мицелием. Гифальная система мономитическая или саркомономитическая, пряжки на гифах имеются или отсутствуют. Базидиомы ортотропные (клавариоидные, рамариоидные, кантареллоидные, гидноидные, клитоцибоидные, аррениоидные) или плагиотропные (гипохноидные, кортициоидные, стереоидные), иногда не образуются; бесполные формы в виде светлоокрашенного мицелия или бульбилл. Сапротрофы (гумусовые, ксилосапротрофы), симбиотрофы (эктомикориза, орхидная микориза), лихенофильные грибы, базидиолишайники.

Диагностическая таблица семейств

1. Базидии имеются, хиастического типа. Базидиомы ортотропные с желатинизированной тканью *Aphelariaceae*
- Базидии, если имеются, стихического типа. Базидиомы ортотропные или плагиотропные, но не желатинизированные 2
2. Базидиоспоры прорастают вторичными спорами 3
- Базидиоспоры прорастают непосредственно гифами 4
3. Эпибазидии отделяются от гипобазидии септообразными перетяжками *Tulasnellaceae*
- Эпибазидии, если имеются, в виде удлиненных стеригм, без перетяжек на границе с гипобазидией *Ceratobasidiaceae*
4. Граница между пробазидией и метабазидией не выражена; базидии головчатые или боченковидные; базидиомы плагиотропные, гипохноидные *Botryobasidiaceae*
- Граница между пробазидией и метабазидией выражена в виде центральной перетяжки; базидии урниформные, утриформные или цилиндрические; базидиомы плагиотропные или ортотропные *Hydnaceae*

Семейство 1. *Aphelariaceae* Corner, Beih. Nova Hedw. 33: 5, 1970.

Базидиомы ортотропные, разветвленные, с округлыми или уплощенными фертильными ветвями и стерильным основанием, развивающиеся на почве или древесине. Склероций имеется или отсутствует. Гифальная система мономитическая, гифы с пряжками или без пряжек. Цистиды (лептоцистиды) имеются или отсутствуют. Базидии хиастические, 4-споровые. Базидиоспоры эллипсоидальные или каплевидные, мелкие, гладкие, неамилоидные; прорастают непосредственно гифами. На почве или древесине. Сапротрофы.

Диагностическая таблица родов

1. Ветви базидиомы не уплощенные; базидиоспоры каплевидные *Tumidapexus*
— Ветви базидиомы уплощенные; базидиоспоры эллипсоидальные 2
2. Ткань белая или гиалиновая *Aphelaria*
— Ткань коричневая *Phaeoaphelaria*

Род 1. *Aphelaria* Corner, Monograph of Clavaria and allied Genera (Annals of Botany Memoirs No. 1): 180, 690, 1950.

Базидиомы ортотропные, обычно одиночные, прямостоячие, коралловидные, дихотомически или регулярно разветвленные. Ветви обычно уплощенные, покрыты гладким гимением, более или менее дихотомически ветвящиеся, белые или бледноокрашенные. Склероций имеется или отсутствует, стерильное основание мощное, пеньковидное. Ткань восковидно-мясистая или субжелатинозная до почти хрящевидной, белая или гиалиновая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, обычно с вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым. Цистиды имеются (лептоцистиды) или отсутствуют. Базидии хиастические, 4-споровые, утриформные. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, слегка неравнобокие, с выраженной стенкой и часто крупной липидной каплей, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке и древесине. Сапротрофы.

Тип рода: *Clavaria dendroides* Jungh., 1838.

Род 2. *Phaeoaphelaria* Corner, Ann. Bot., Lond., n.s. 17: 357, 1953.

Базидиомы ортотропные, обычно одиночные, прямостоячие, дихотомически или регулярно разветвленные. Ветви уплощенные, с нижней стороны покрыты гладким гимением, более или менее дихотомически ветвящиеся, бурые или серовато-коричневые. Стерильное основание имеется. Ткань кожисто-деревянистая до роговидной, коричневая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пряжек, невздутые, со слегка утолщенными стенками. Цистид нет. Базидии хиастические, 4-споровые, утриформные. Базидиоспоры эллипсоидальные с вытянутым апикулюсом, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

На древесине. Сапротрофы. Вызывают белую гниль.

Тип рода: *Phaeoaphelaria australiensis* Corner, 1953.

Род 3. *Tumidapexus* D.A. Crawford, Trans. and Proc. Roy. Soc. N.Z. 82: 626, 1954.

Базидиомы ортотропные, обычно одиночные, прямостоячие, коралловидные. Ветви округлые в сечении, с амфиленным гладким гимением, у основания трихотомически, в апикальной части дихотомически дихотомически ветвящиеся, со вздутыми вершинами, беловато-сероватые. Стерильное основание имеется. Ткань мясисто-восковидная, беловато-гиалиновая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками (часто открытыми или множественными), вздутые, со слегка утолщенными стенками. Цистид нет. Базидии хиастические, 4-споровые, утриформные. Базидиоспоры каплевидные, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

На почве. Сапротрофы.

Тип рода: *Tumidapexus ravus* D.A. Crawford, 1954.

Семейство 2. *Botryobasidiaceae* Jülich, Bibliotheca Mycol. 85: 357, 1982.

Базидиомы плагиотропные, гипохноидные до плечатых. Гифальная система мономитическая, гифы с пряжками или без пряжек. Цистиды (септоцистиды) имеются или отсутствуют. Базидии стихические, 2–8-споровые, без выраженной перетяжки. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, навикулярные, веретенновидные или каплевидные, гладкие, неамилоидные; прорастают непосредственно гифами. На древесине или в лесной подстилке. Сапротрофы.

Диагностическая таблица родов

1. Цистиды (септоцистиды) имеются; базидиоспоры веретенновидные *Suillosporium*
— Цистид нет; базидиоспоры эллипсоидальные (до почти шаровидных) или навикулярные *Botryobasidium*

Род 1 (4). *Botryobasidium* Donk, Meded. Nederl. Mycol. Vereen. 18–20: 116, 1931.

= *Botryohypochnus* Donk, Meded. Nederl. Mycol. Vereen. 18–20: 118, 1931.

Базидиомы резупинатные, гипохноидные, арахноидные, плечатые или нежно грандиноидные. Гифальная система мономитическая. Гифы с пряжками или без пряжек, дикариотические или многоядерные, имеют долипоры со сплошными парентесомы; тонкостенные или с утолщенными стенками, ветвящиеся преимущественно под прямым углом. Пряжки, если имеются, без пролиферации. Базидии субцилиндрические, короткоцилиндрические до субурновидных, тонкостенные, с 2–8 тонкими стеригмами. Базидиоспоры от узколадьевидных (навикулярных) до широколадьевидных, лимонобразные, шаровидные, овальные, изредка эллипсоидные или цилиндрические, тонко- или реже толстостенные, с гладкой, реже шиповатой (игольчатой) оболочкой. Наличие вторичных спор не отмечено, базидиоспоры прорастают ростковыми трубочками. Хламидоспоры обычно отсутствуют, но если

имеются, то у очень немногих видов в плодовых телах или в чистой культуре. Анаморфы типа *Haplotrichum* Link, характеризующиеся цепочками акропетально образующихся бластоконоидий обычно лимонovidной формы и усеянных характерными рубцами, известны для целого ряда видов.

Сапротрофы на сильно разрушенной древесине и мелких древесно-растительных остатках. Вызывают белую гниль.

Тип рода: *Corticium subcoronatum* Höhn. et Litsch., 1907.

Род 2 (5). *Suillosporium* Pouzar, Česká Mykol. 12 (1): 31, 1958.

Базидиомы резупинатные, гипохноидные, арачноидные, пленчатые. Гифальная система мономитическая. Гифы с пряжками, с удлиненными или укороченными сегментами с выраженной стенкой, ветвящиеся преимущественно под прямым углом. Базидии вначале головчатые, затем короткоцилиндрические. В гимении имеются септоцистиды с пряжками. Базидиоспоры веретеновидные, с выраженной стенкой, гладкие, инамидные, индекстриноидные, слабоцианофильные.

Сапротрофы на сильно разрушенной древесине и мелких древесно-растительных остатках. Вызывают белую гниль.

Тип рода: *Pellicularia cystidiata* D.P. Rogers, 1943.

Семейство 3. *Ceratobasidiaceae* G.W. Martin, Lloydia 11: 114, 1948.

Базидиомы плагиотропные, гипохноидные до пленчатых и пориоидных. Гифальная система мономитическая, гифы с пряжками или без пряжек. Дендрогифиды имеются или отсутствуют. Базидии стихические, 2–4-споровые, без выраженной перетяжки; у некоторых видов базидиальная стадия отсутствует. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, каплевидные, гладкие, неамилоидные; прорастают вторичными blastospорами. На древесине или в лесной подстилке. Сапротрофы, гембиотрофы, микоризообразователи, эндофиты.

Диагностическая таблица родов

- | | |
|---|--------------------|
| 1. Базидиомы пориоидные; пряжки на гифах имеются | <i>Ceratoporia</i> |
| – Базидиомы гипохноидные; пряжки на гифах отсутствуют | <i>Rhizoctonia</i> |

Род 1 (6). *Ceratoporia* Ryvarden et de Meijer, Syn. Fung. 15: 44, 2002.

Базидиомы пориоидные, резупинатные, пленчатые, беловатые, очень тонкие; поры крупные, нерегулярные, до 2 мм шир. Гифальная система мономитическая. Гифы с пряжками, тонкостенные, невздутые. В гимении дендрогифиды. Базидии булабовидные, длинные, с удлиненными до 10 мкм стеригмами. Базидиоспоры веретеновидные, крупные, тонкостенные, гладкие, инамидные, индекстриноидные, ацианофильные.

Сапротрофы на сильно разрушенной древесине. Вызывают белую гниль.

Тип рода: *Ceratoporia perplexa* Ryvarden et de Meijer 2002.

Род 2 (7). *Rhizoctonia* DC. in Lamarck et DC., Fl. Franç. Edn 3, 5/6: 110, 1815; sanct. Fr., Syst. Mycol. 2 (1): 265, 1822; nom. cons., typ. cons. (Art. 14).

= *Moniliopsis* Ruhland, Arb. biol. Bund Anst. Land-u. Forstw. 6: 76, 1908.

= *Ceratobasidium* D.P. Rogers, Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 17 (5): 4, 1935 pr. p. max.

= *Thanatephorus* Donk, Reinwardtia 3: 376, 1956.

= ?*Uthatabasidium* Donk, Reinwardtia 3: 376, 1956.

= *Koleroga* Donk, Fungus, Wageningen 28: 35, 1958.

= ?*Waitea* Warcup et P.H.B. Talbot, Trans. Br. Mycol. Soc. 45 (4): 503, 1962.

= *Ceratorhiza* R.T. Moore, Mycotaxon 29: 94, 1987.

Агономитетная стадия в виде субстратного мицелия или склероциев; представлена широкими гифами без пряжек. Гифальная система мономитическая. Гифы вначале тонкостенные и гиалиновые, но позднее могут становиться толстостенными и имеющими светло-бурю окраску, ветвящимися более или менее под прямым углом или канделябровидно и часто монилиоидные (четкообразные) — с везикулярными вздутиями. Склероции, если имеются, сливающиеся, черные, с многослойной пигментированной стенкой и гиалиновой медулярной частью. Базидиальная стадия представлена холобазидиями (в отдельных случаях с продольными септами), организованными в гипохноидных базидиомах. Иногда первый гипохноидный слой базидиальных кластеров зарастает последующими. Базидии укороченные (почти шаровидные или бочковидные), с широкими в базальной части стеригмами, 2–4-споровые. Базидиоспоры тонкостенные, гладкие от почти шаровидных до цилиндрических, прорастают вторичными баллистоспорами.

На почве и лесной подстилке, древесном детрите, на корнях и клубнях травянистых растений в качестве сапротрофов, фитопатогенов, эндофитов; формируют орхидную микоризу.

Тип рода: nomen conservandum, typus conservandus *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn, 1858 (CBS 739.95).

Семейство 4. *Hydnaceae* Chevall., Fl. Gén. Env. Paris 1: 270, 1826.

= *Clavulinaceae* Donk, Beih. Nova Hedwigia 1 (4): 407, 1970.

= *Cantharellaceae* J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3.1 (25–32): 413, 1888.

= *Sistotremataceae* Jülich, Bibliothca Mycol. 85: 392, 1982.

= *Pterygellaceae* Jülich, Bibliothca Mycol. 85: 386, 1982.

Базидиомы ортотропные — клавариоидные, рамириоидные, кантареллоидные, гидноидные, клитоцибоидные, аррениоидные, либо плагиотропные — гипохноидные, кортициоидные, грандиниоидные, одонтоидные, либо отсутствуют, а пропативная стадия представлена бульбилами. Базидии стихические, с выраженной центральной перетяжкой — урновидные, утриформные, цилиндрические, 2–8-споровые; у некоторых видов базидиальная стадия отсутствует. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, веретеновидные, каплевидные, гладкие, неамилоидные; прорастают непосредственно гифами. На древесине, в лесной подстилке, на слоевищах лишайников и пленках аэрофитных водорослей. Сапротрофы (подстилочные, ксилотрофы) эктомикоризообразователи, лихенофильные грибы.

Диагностическая таблица родов

1. Базидиомы расплывающиеся в воде..... *Gloeomucro*
– Базидиомы не расплывающиеся в воде 2
2. Базидиомы ортотропные (клавариоидные, рамариоидные, кантареллоидные до клитоцибоидно-аррениоидных, гидноидные) 3
– Базидиомы плагиотропные (гипохноидные, кортициоидные, грандиниоидные, одонтоидные) или отсутствуют; иногда гриб проявляется в виде бульбилл 5
3. Базидиомы растут на почве..... *Clavulina*
– Базидиомы появляются на пленках аэрофитных водорослей или протонем мхов 5
4. Грибы формирует на субстрате чешуевидно-пустуловидные лишайниковые вегетативные структуры *Multiclavula*
– Лишайниковые вегетативные структуры на субстрате отсутствуют..... *Bryclavula*
5. Конидии имеются 6
– Конидии отсутствуют 8
6. Конидии почти шаровидные; базидиомы трубковидные *Parastereopsis*
– Конидии иной формы; базидиомы не образуются..... 7
7. Конидии узкие, гифовидные, часто разветвленные; конидиеносцы до 120 мкм дл. *Ingoldiella*
– Конидии цилиндрические, конидиеносцы короткие, <10 мкм дл. *Burgella*
8. Бульбиллы отсутствуют 15
– Бульбиллы имеются 9
9. Бульбиллы <100 мкм шир. 10
– Бульбиллы >100 мкм шир. 12
10. Бульбиллы рыхло расположены 11
– Бульбиллы плотно прикреплены к субстрату или погружены в него *Neoburgoa*
11. Беловатые бульбиллы присутствуют *Burgoa*
– Беловатые бульбиллы всегда отсутствуют *Bryclavula*
12. Бульбиллы <200 мкм шир. 13
– Бульбиллы 200–500 мкм шир. *Bulbilla*
13. Бульбиллы белые, 100–200 мкм шир. *Burgellopsis*
– Бульбиллы буровато-красноватые, 25–35 мкм шир. *Bergerella*
14. Базидиомы гипохноидные без выраженной подстилки, гифиды имеются 15
– Базидиомы с развитой подстилкой или ортотропные, гифиды отсутствуют 16
15. Цистиды имеются; базидиоспоры эллипсоидальные *Sistotremella*
– Цистид нет; базидиоспоры веретеновидно-аллантоидные *Repetobasidiellum*
16. Спороносцы (базидии?) в синнемах *Rogersiomyces*
– Спороносцы в синнемах отсутствуют 17
17. Без пружек; базидиомы кортициоидные, пленчатые *Membranomyces*
– Базидиомы разнообразной формы; пружки имеются у плагиотропных форм (у ортотропных – имеются или отсутствуют) 18
18. Гименофор шиповидный; базидиомы ортотропные или плагиотропные 19
– Шиповидный гименофор отсутствует; базидиомы ортотропные 20
19. Базидиомы ортотропные, гидноидные *Hudnum*, *Sistotrema (confluens)*
– Базидиомы плагиотропные – гипохноидные, кортициоидные, грандиниоидные, одонтоидные *Sistotrema*

20. Шляпка с центральным отверстием; ножка поляя *Craterellus*
– Шляпка без центрального отверстия; ножка выполенная *Cantharellus*

Род 1 (8). *Bergerella* Diederich et Lawrey in Lawrey, Sikaroodi, Gillevet et Diederich, *Bryologist* 123 (2): 159, 2020.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие агрегации бульбилл – четко оформленных клубеньков 20–45 мкм в сечении с плотной медулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы темно-красные, разбросаны на рыхлом мицелии.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пружек, нередко со вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкулярической части с утолщенными стенками, короткоклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые.

На слоевищах лишайников рода *Physcia*.

Тип рода: *Bergerella atrofusca* Diederich et Lawrey, 2020.

Род 2 (9). *Bryoclavula* H. Masumoto et Y. Degawa, *Mycol. Progr.* 19 (7): 708, 2020.

Базидиомы ортотропные, растут на субстратах, покрытых протонемами мхов и аэрофитных водорослей, мелкие, клавариоидные, неразветвленные или слегка разветвленные в апикальной части. Стерильное основание имеется, голое. Бульбиллы на субстрате не образуются. Ткань восковидно-мясистая, гигрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пружками. Цистиды отсутствуют. Базидии стихические, 4 (6)-споровые, утриформные или почти урно-видные. Базидиоспоры эллипсоидальные, гладкие, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

Базидиолишайник.

Тип рода: *Bryoclavula phycophila* H. Masumoto et Y. Degawa, 2020.

Род 3 (10). *Bulbilla* Diederich, Flakus et Etayo, *Lichenologist* 46 (3): 340, 2014.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие погруженные в таллом хозяина одиночные бульбиллы – четко оформленные клубеньки 200–700 мкм в сечении с плотной медулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы кремовые до серовато-коричневатых, без субкулярического мицелия.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пружек, тонкостенные, короткоклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые.

На слоевищах и в гимении лишайников.

Тип рода: *Bulbilla applanata* Diederich, Flakus et Etayo, 2014.

Род 4 (11). *Burgella* Diederich et Lawrey, *Mycol. Progr.* 6 (2): 62, 2007.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие агрегации бульбилл – четко оформленных клубеньков 60–300 мкм в сечении с плотной ме-

дулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы желтые, собраны в коралловидные агрегации.

Гифальная система мономитическая. Гифы с нерегулярными пряжками, нередко со вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, короткоклеточные или длиноклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

На слоевищах лишайников (часто в гимении апотециев).

Тип рода: *Burgella flavoparmeliae* Diederich et Lawrey, 2007.

Род 5 (12). *Burgellopsis* Diederich et Lawrey, Lichenologist 46 (3): 344, 2014.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие агрегации бульбилл – четко оформленных клубеньков 60–150 мкм в сечении с плотной медулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы белые, беспорядочно разбросанные среди соредиев лишайника-хозяина.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пряжек, нередко со вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, короткоклеточные или длиноклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

На слоевищах лишайников (среди соредиев).

Тип рода: *Burgellopsis nivea* Diederich et Lawrey, 2014.

Род 6 (13). *Burgoa* Goid., Boll. R. Staz. Patalog. Veget. Roma, N.S. 17: 354, 1937.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие бульбиллы – четко оформленные клубеньки 60–400 мкм в сечении с плотной медулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы разбросаны на воздушном мицелии.

Гифальная система мономитическая. Гифы с пряжками или без пряжек, нередко со вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, короткоклеточные или длиноклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

На коре деревьев и мелких растительных остатках.

Тип рода: *Burgoa verzuoliana* Goid., 1937.

Род 7 (14). *Cantharellus* Adans. ex Fr., Syst. Mycol. 1: 316, 1821.

= *Goossensia* Heinem., Bull. Jard. bot. État Brux. 28: 424, 1958.

= *Afrocantharellus* (Eyssart. et Buyck) Tibuhwa in Tibuhwa, Savić, Tibell et Kivaisi, IMA Fungus 3 (1): 33, 2012.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, воронковидные до клинотрибоидных, простые, обычно окрашенные в желтые, оранжевые, розовые, красные, черноватые или оливковые тона. Стерильная ножка имеется. Гименофор складчатый или почти пластинчатый. Ткань мясистая или хрящевато-мясистая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, обычно со слегка вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками; иногда со смолистой инкрустацией. Цистиды имеются (лептоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2–6-споровые, цилиндрические или утриформные, иногда с адвентивными септами, образующимися после спороношения. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, гладкие, с выраженной стенкой и часто гетерогенным содержимым, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз.

Тип рода: *Cantharellus cibarius* Fr., 1821.

Род 8 (15). *Clavulina* J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3 (25–32): 442, 1888.

= *Stichoramaria* Ulbr. in Lindau, Krypt.-Fl. Anfäng. 3 (1): 83, 1928.

= ?*Corallofungus* Kobayasi, J. Jap. Bot. 58: 174, 1983.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, коралловидные, простые или регулярно дихотомически-разветвленные. Ветви округлые в сечении или уплощенные, покрыты гладким гимением, более или менее дихотомически ветвящиеся и обычно с притупленными, но при этом иногда бахромчатыми вершинами; нередко окрашенные. Стерильное основание имеется или отсутствует, голое или опушенное. Ткань восковидно-мясистая до почти хрящевидной, гигрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, обычно с вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками; иногда со смолистой инкрустацией. Цистиды имеются (лептоцистиды, септоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2 (4)-споровые, цилиндрические или утриформные, обычно с адвентивными септами, образующимися после спороношения, и крупными изогнутыми стеригмами. Базидиоспоры широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, слегка неравнобокие, с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и часто крупной липидной каплей, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников, нередко среди мхов. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз (Argüelles-Moyao et al., 2017).

Тип рода: *Ramaria cristata* Holmsk., 1790.

Род 9 (16). *Craterellus* Pers., Mycol. Eur. 2: 4, 1825.

= *Pseudocraterellus* Corner, Beih. Sydowia 1: 268, 1958.

= *Pterygellus* Corner, Monogr. Cantharelloid Fungi: 166, 1966.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, воронковидные простые, обычно окрашенные в желтые, оранжевые, сероватые, черноватые или оливковые тона. Стерильная ножка имеется. Гименофор гладкий или радиально-

складчатый. Ткань мясистая или хрящевато-мясистая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, с сильно вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или с отчетливо утолщенными стенками; иногда со смолистой инкрустацией. Цистиды имеются (лептоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2–6-споровые, цилиндрические или утриформные, иногда с адвентивными септами, образующимися после спороношения. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, гладкие, с выраженной стенкой и часто гетерогенным содержимым, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз.

Тип рода: *Craterellus cornucopioides* (L.) Pers., 1825.

Род 10 (17). *¹*Gloeomucro* R.H. Petersen, *Mycologia* 72 (2): 303, 1980.

Базидиомы агеотропные, мелкие, клавариоидные, неразветвленные, булавовидные, субжелатинозные, лимонно-желтого цвета. Стерильное основание имеется, голое. Бульбиллы на субстрате не образуются. Ткань восковидно-мясистая, гидрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пружками. Цистиды отсутствуют. Базидии булавовидные, 2–4-споровые. Базидиоспоры эллипсоидальные, гладкие, тонкостенные, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

На древесине и мелких растительных остатках. Вызывает визуальную белую гниль.

Тип рода: *Mухомycidium nodosum* Linder, 1934.

Род 11 (18). *Hydnum* L., *Sp. Pl.* 2: 1178, 1753.

= *Malacodon* Bataille, *Bull. Soc. Mycol. France* 39 (3): 203, 1923.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, дифференцированные на шляпку и ножку, белые или окрашенные в желтые или оранжево-охряные тона. Гименофор шиповидный. Ткань мясистая или хрящевато-мясистая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пружками и ампуловидными вздутиями, обычно со слегка вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками. Цистиды имеются (лептоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2–6-споровые, цилиндрические или утриформные, иногда с адвентивными септами, образующимися после спороношения. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, гладкие, с выраженной стенкой и часто гетерогенным содержимым, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз.

Тип рода: *Hydnum repandum* L., 1753.

¹ Звездочкой отмечены роды, не изученные в молекулярно-филогенетическом отношении.

Род 12 (19). **Ingoldiella* D.E. Shaw, *Trans. Br. Mycol. Soc.* 59 (2): 258, 1972.

Грибы, развивающиеся конидиальное и базидиальное спороношение на полупогруженных в воду листьях.

Гифальная система мономитическая. Гифы гиалиновые, септированные, с пружками. Конидиеносцы прямостоячие, простые, бесцветные. Конидии глоблостического типа, одиночные, терминальные, гиалиновые, разветвленные; их главная ветвь изогнутая, с 4–7-ю перегорodkaми, вторичные ветви с 2–4 перегорodkaми, не перетянутыми в основании, отходят от основной симподиально. Базидии булавовидные, 4-споровые, с пружкой у основания, в больших кластерах. Базидиоспоры эллипсоидальные, тонкостенные, инамилоидные, ацианофильные.

На полупогруженных в воду листьях.

Тип рода: *Ingoldiella hamata* D.E. Shaw, 1972.

Род 13 (20). *Membranomyces* Jülich, *Persoonia* 8 (3): 296, 1975.

Базидиомы резупинатные, кортициоидные, пленковидные. Гименофор гладкий, на ранних стадиях развития рыхлый и порулесный, хатем сплошной, белый или кремовый. Край плесневидный, мелкобахромчатый. Подстилка рыхлая и тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, тонкостенные или с отчетливо утолщенными стенками. Лептоцистиды гифовидные, слабо выступающие за пределы гимения, гиалиновые. Базидии утриформные, 2 (4)-споровые, с крупными изогнутыми стеригмами, без пружки у основания. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, с выраженной стенкой и центральной глобулой, гладкие, неамилоидные слабоцианофильные.

На мертвой древесине, сапротрофы.

Тип рода: *Corticium spurium* Bourdot, 1922.

Род 14 (21). *Minimedusa* Weresub et P.M. LeClair, *Can. J. Bot.* 49 (12): 2210, 1971.

Анаморфный род, объединяющий агоницеты, образующие бульбиллы – четко оформленные клубеньки 40–100 мкм в сечении с плотной медуллярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы разбросаны в виде порошачих коричневатых кластеров.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пружек, нередко со вздутиями у перегоронок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

На коре деревьев, мелких растительных остатках, лосевицах лишайников.

Тип рода: *Papulaspora polyspora* Hotson, 1912.

Род 15 (22). *Multiclavula* R.H. Petersen, *Am. Midl. Nat.* 77: 207, 1967.

Базидиомы ортотропные, растут на субстратах, покрытых протонемами мхов и аэрофитных водорослей, мелкие, клавариоидные, простые или разветвленные в апикальной части. Стерильное основание имеется, голое. На субстрате образует бульбиллы. Ткань восковидно-мясистая, гидрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками. Цистиды отсутствуют. Базидии стихические, (2)4–6-споровые, утриформные или почти урновидные. Базидиоспоры эллипсоидальные, гладкие, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

Базидиолишайник.

Тип рода: *Clavaria corynoides* Peck, 1878.

Род 16 (23). *Neoburgoa* Diederich, E. Zimm. et Lawrey in Lawrey, Zimmermann, Sikaroodi et Diederich, *Bryologist* 119 (4): 344, 2016.

Анаморфный род, объединяющий агоницеты, образующие бульбиллы – четко оформленные клубеньки 150–700 мкм в сечении с плотной медуллярной частью угловатой текстуры. Бульбиллы желтовато-оранжевые, субжелатинозно-восковидные, погружены в таллом лишайника или образуются на его поверхности. Воздушный мицелий образуется только в культуре.

Гифальная система мономитическая. Гифы в бульбиллах без пряжек, в культуре с пряжками и иногда вздутыми клетками (?хламидоспоры), гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

Лихенофильный гриб (субстрат – *Cladonia rangiferina*).

Тип рода: *Neoburgoa freyi* Diederich, Zimmermann et Lawrey 2016.

Род 17 (24). **Parastereopsis* Corner, *Nova Hedwigia* 27: 331, 1976.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, воронковидные, простые, обычно окрашенные в сероватые или оливковые тона. Стерильная ножка имеется. Гименофор гладкий или нерегулярно морщинистый. Ткань хрящевато-мясистая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками и сильно вздутыми сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым. Цистид нет. Базидии стихические, 4-споровые, цилиндрические или утриформные. Базидиоспоры эллипсоидальные гладкие, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные. На поверхности шляпки образуются шаровидные алевриоспоры.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников. Подстилочные и гумусовые сапротрофы.

Тип рода: *Parastereopsis borneensis* Corner, 1976.

Род 18 (25). **Repetobasidiellum* J. Erikss. et Hjortstam in J. Erikss., Hjortstam et Ryvarde, *Cortic. N. Eur.* 6: 1247, 1981.

Базидиомы резупинатные, очень тонкие, пленковидные, следующие за неровностями субстрата. Гименофор мучнистый. Край мелкоплесневидный. Подстилка очень тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, невздутые, тонкостенные, ветвящиеся часто и б.ч. под острым углом, гиалиновые. Имеются дендрогифиды. Базидии стихические, повторяющиеся (последующая базидия вырастает внутри разрушающей предыдущей), вначале яйцевидные затем урновидные, с 2–4 стеригмами. Базидиоспоры аллантоидно-веретеновидные, гладкие, тонкостенные, неамилоидные, ацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль.

Тип рода: *Repetobasidiellum fusisporum* J. Erikss. et Hjortstam, 1981.

Род 19 (26). *Rogersiomyces* J.L. Crane et Schokn., *Am. J. Bot.* 65: 903, 1978.

= *Hyphobasidiofera* K. Matsush. et Matsush., *Matsush. Mycol. Mem.* 9: 33, 1996.

Базидиомы (конидиомы?) резупинатные, в виде разбросанных на арахноидной подстилке клубочков-синнем. Гименофор рыхлый и порулезный. Край паутинисто-плесневидный, бахромчатый, иногда с обильными мицелиальными шнурами. Подстилка рыхлая и тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, невздутые или вздутые, тонкостенные, достаточно длинноклеточные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые. Цистид нет. Базидии или конидиеносцы¹ стихические, вначале урновидные затем цилиндрические, с 1–5 адвентивными септами и 2–4 короткими стеригмами. Базидиоспоры (конидии?) яйцевидные, с симметричным рубцевидным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой, неамилоидные, ацианофильные или слабоацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль.

Тип рода: *Rogersiomyces okefenokeensis* J.L. Crane et Schokn., 1978.

Род 20 (27). *Sistotrema* Fr., *Syst. Mycol.* 1: 426, 1821.

Базидиомы резупинатные или реже ортотропные, шпательобразные, нередко с дифференцированной ножкой; резупинатные базидиомы гипохноидные, кортициоидные, грандиниодные или пориоидные, белые, желтые, сероватые или буроватые. Гименофор гладкий, мелкобородавчатый, зубчатый или изредка трубчатый; как правило, рыхлый и порулезный, особенно на ранних стадиях развития. Край плесневидный, мелкобахромчатый, иногда с обильными мицелиальными тяжами. Подстилка рыхлая и обычно тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, нередко с ампуловидными вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкулярной части с утолщенными стенками, короткоклеточные или длинноклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой. Глеоцистиды мешковидные, цилиндрические или веретеновидные, слабо выступающие за пределы гимения, с желтоватым или буроватым содержимым. Базидии стихические, с выраженной вздутой гипобазидией, вначале яйцевидные или боченковидные, затем урновидные до утриформных, с выраженной центральной перетяжкой и 2–4–6–8-ю длинными, слегка искривленными стеригмами; развиваются в кластерах. Базидиоспоры от почти шаровидных до веретеновидных, нередко эллипсоидные, цилиндрические, в исключительных случаях тетраэдрические, иногда слегка согнутые, обычно неравнобокие, с выраженным апикулюсом, гиалиновые, нередко с липидными глобулами, гладкие, тонкостенные

или со слегка утолщенной стенкой, инамилоидные, ацианофильные или слабоацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль; напочвенные виды способны к формированию эктомикоризы.

Тип рода: *Sistotrema confluens* Pers., 1794.

Род 21 (28). *Sistotremella* Hjortstam in J. Erikss, Hjortstam et Ryvarde, Cortic. N. Eur.: 1379, 1984.

Базидиомы резупинатные, гипохноидные, следующие за неровностями субстрата. Гименофор порулезный. Край плесневидный. Подстилка тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пружками, невздутые, тонкостенные, достаточно длинноклеточные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые. Цистид нет. Базидии стихические, вначале яйцевидные затем урновидные, с (4) 6–8 стеригмами. Базидиоспоры яйцевидные до почти шаровидных, гладкие, с выраженной стенкой, инамилоидные, слабоацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль.

Тип рода: *Sistotremella perpusilla* Hjortstam, 1984.

Семейство 5. *Tulasnellaceae* Juel, Bih. K. Svenska Vetensk Akad. Handl., Afd. 3 23 (10): 21, 1897.

Базидиомы плагиотропные, гипохноидные. Гифальная система мономитическая, гифы с пружками или без пружек. Лептоцистиды имеются или отсутствуют. Базидии стихические, 2–6-споровые, с выраженными границами между эпibasидиями и гипобазидией. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, цилиндрические, аллантаидные; прорастают вторичными бластоконодиями. На древесине или в лесной подстилке. Сапротрофы, микоризообразователи, эндофиты.

Диагностическая таблица родов

1. Гипобазидия до появления эпibasидий крестовидно-септированная *Pseudotulasnella*
– Гипобазидия несептированная 2.
2. Базидиальное спороношение развивается в конидиомах – спородохиях *Stilbotulasnella*
– Базидиальное спороношение развивается на резупинатных базидиомах *Tulasnella*

Род 1 (29). *Pseudotulasnella* Lowy, Mycologia 56 (5): 696, 1964.

Базидиомы резупинатные, очень тонкие, пленковидные, следующие за неровностями субстрата. Гименофор мучнистый. Край мелкоплесневидный. Подстилка очень тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, невздутые, тонкостенные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые. Базидии вначале крестовидно септированные в апикальной части, затем, после обособления 4-х metabазидий цельные с небольшими перетяжками между пробазидией и metabазидиями. Базидиоспоры эллипсоидально-каплевидные,

прорастают вторичными бластоконодиями, гладкие, тонкостенные, инамилоидные, ацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль.

Тип рода: *Pseudotulasnella guatemalensis* Lowy, 1964.

Род 2 (30). *Stilbotulasnella* Oberw. et Bandoni in Bandoni et Oberwinkler, Can. J. Bot. 60 (10): 1875, 1982.

Базидиальное спороношение развивается в конидиомах – спородохиях.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, с невздутыми или вздутыми сегментами, тонкостенные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые или желтоватые. Конидии в аннелидах. Базидии цельные, с 4 вздутыми metabазидиями (с небольшими перетяжками между пробазидией и metabазидиями). Базидиоспоры почти эллипсоидальные, прорастают вторичными бластоконодиями или почкуются, гладкие, тонкостенные, инамилоидные, ацианофильные.

На растительном детрите.

Тип рода: *Stilbotulasnella conidiophora* Bandoni et Oberw., 1982.

Род 3 (31). *Tulasnella* J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3.1 (25–32): 397, 1888.

= *Gloeotulasnella* Höhn. et Litsch., Wiesner Festschrift: 57, 1908.

= *Epulorhiza* R.T. Moore, Mycotaxon 29: 94, 1987.

Базидиомы резупинатные, очень тонкие, пленковидные, следующие за неровностями субстрата. Гименофор мучнистый – сухой или слизистый. Край мелкоплесневидный. Подстилка очень тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, с невздутыми или вздутыми сегментами, тонкостенные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые или желтоватые. Базидии цельные, с 2–6 вздутыми metabазидиями (с небольшими перетяжками между пробазидией и metabазидиями). Базидиоспоры почти шаровидные, эллипсоидальные, цилиндрические, аллантаидные, сигмовидные, прорастают вторичными бластоконодиями, гладкие, тонкостенные, инамилоидные, ацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль; образуют орхидные микоризы.

Тип рода: *Tulasnella lilacina* J. Schröt., 1888.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в эволюции порядка *Cantharellales* и других крупных групп агарикомицетов наблюдается параллелизм, связанный с освоением грибами сходных адаптивных зон, открывшихся в связи с раннемеловой диверсификацией наземной биоты (Zmitrovich, Wasser, 2004): колонизация древесного детрита с образованием гипохноидных, кортициоидных и вторичных резупинатных форм, лесной подстилки с образованием кантареллоидных, клавариоидных и рамариоидных форм, развитие спороношений среди травостоев с

редукцией кантареллоидных и вторичным образованием клавариоидных форм, формирование лигнотрофными грибами эктомикориз, орхидной микоризы, колонизация протонем мхов, пленок аэрофитных водорослей, слоевищ лишайников.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 122011900033-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bandoni R.J., Oberwinkler F. Stilbotulasnella: a new genus in the Tulasnellaceae. Can. J. Bot. 1982. V. 60 (10). P. 1875–1879.*
<https://doi.org/10.1139/b82-234>
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. The genus Botryobasidium in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2018. V. 52 (4). P. 231–242 (in Russ.).*
<https://doi.org/10.1134/S0024114818040034>
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. The genus Sistotrema in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2020a. V. 54. N 1. P. 3–15 (in Russ.).*
<https://doi.org/10.31857/S0026364820010043>
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. The genus Clavulina (Cantharellales, Hydnaceae) in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2020b. V. 54. N 6. P. 414–425 (in Russ.).*
<https://doi.org/10.31857/S0026364820060045>
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. Genus Rhizoctonia (Cantharellales) in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (6). P. 396–404.*
<https://doi.org/10.31857/S0026364821060052>
- Bondarzew von A., Singer R. Zur Systematik der Polyporaceae. Ann. Mycol. 1941. V. 39 (1). P. 43–65.*
- Buyck B., Kauff F., Eyssartier G. et al. A multilocus phylogeny for worldwide Cantharellus (Cantharellales, Agaricomycetidae). Fungal Diversity. 2014. V. 64. P. 101–121.*
<https://doi.org/10.1007/s13225-013-0272-3>
- Cao T., Hu Y.-P., Yu J.-R. et al. A phylogenetic overview of the Hydnaceae (Cantharellales, Basidiomycota) with new taxa from China. Stud. Mycol. 2021. V. 99. P. 1–61.*
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2021.100121>
- Corner E.J.H. A monograph of Clavaria and allied genera. Oxford Univ. Press, London, 1950.*
- Corner E.J.H. Addenda Clavariaceae. III. Annals of Botany. 1953. V. 17. P. 347–368.*
- Corner E.J.H. A monograph of cantharelloid fungi. Oxford Univ. Press., Oxford, 1966.*
- Corner E.J.H. Supplement to “A monograph of Clavaria and allied genera”. Beih. Nova Hedwigia. 1970. V. 33. P. 1–299.*
- Corner E.J.H. Further notes on cantharelloid fungi and Thelephora. Nova Hedwigia. 1976. V. 27. P. 325–342.*
- Crane J.L., Schoknecht J.D. Rogersiomyces, a new genus in the Filobasidiaceae (Homobasidiomycetes) from an aquatic habitat. Amer. J. Bot. 1978. V. 65 (8). P. 902–906.*
- Crawford D.A. Studies in New Zealand Clavariaceae. I. Trans. Proc. Royal Soc. New Zealand. 1954. V. 82. P. 617–631.*
- Dahlman M., Danell E., Spatafora J.W. Molecular systematics of Craterellus: cladistic analysis of nuclear LSU rDNA sequence data. Mycol. Res. 2000. V. 104 (4). P. 388–394.*
- De Candolle A.P. Flore Française. 1815. V. 6. P. 1–62.*
- Diederich D., Lawrey J.D. New lichenicolous, muscicolous, corticolous and lignicolous taxa of Burgoa s.l. and Marchandiomyces s.l. (anamorphic Basidiomycota), a new genus for Omphalina foliacea, and a catalogue and a key to the non-lichenized, bulbiferous basidiomycetes. Mycol. Progress. 2007. V. 6 (2). P. 61–80.*
- Diederich P., Lawrey J.D., Capdet M. et al. New lichen-associated bulbil-forming species of Cantharellales (Basidiomycetes). The Lichenologist. 2014. V. 46. P. 333–347.*
<https://doi.org/10.1017/S0024282913000583>
- Diederich P., Lawrey D.J., Ertz D. The 2018 classification and checklist of lichenicolous fungi, with 2000 non-lichenized, obligately lichenicolous taxa. The Bryologist. 2018. V. 121. P. 340–425.*
- Diederich P., Lawrey J.D., Capdet M. et al. New lichen-associated bulbilforming species of Cantharellales (Basidiomycetes). Lichenologist. 2014. V. 46. P. 333–347.*
<https://doi.org/10.1017/S0024282913000583>
- Donk M.A. Revisie van de Nederlandse Heterobasidiomycetae en Homobasidiomycetae – Aphyllphoraceae I. Meded. Ned. Mycol. Vereeniging. 1931. V. 18–20. P. 67–200.*
- Donk M.A. Revision der Niederländischen Homobasidiomycetae-Aphyllphoraceae. II. Med. Bot. Mus. Herb. Rijksuniversiteit te Utrecht. 1933. V. 9. P. 1–278.*
- Donk M.A. A conspectus of the families of Aphyllphorales // Persoonia. 1964. Vol. 3., pt. 2. P. 199–324.*
- Foltz M.J., Perez K.E., Volk T.J. Molecular phylogeny and morphology reveal three new species of Cantharellus within 20 m of one another in western Wisconsin, USA. Mycologia. 2013. V. 105, (2). P. 447–461.*
<https://doi.org/10.3852/12-181>
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. V. 6. Fungiflora, Oslo, 1981.*
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. V. 7. Fungiflora, Oslo, 1984.*
- Fries E.M. Systema Mycologicum. V. 1. Uppsala, 1821.*
- Gäumann E. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena, 1926.*
- Gäumann E.A. Vergleichende Morphologie der Pilze. Gustav Fischer, Jena, 1826.*
- Goidànich G. Studi sulla microflora fungina della pasta di legno destinata alla fabbricazione della carte. Bolletino della Stazione di Patologia Vegetale di Roma. 1937. V. 17. P. 305–399.*
- He M.-Q., Zhao R.-L., Hyde K.D. et al. Notes, outline and divergence times of Basidiomycota // Fungal Diversity. 2019. V. 59. P. 1–263.*
<https://doi.org/10.1007/s13225-019-00435-4>
- Hennings P. Beiträge zur Pilzflora Südamerikas. II. Hedwigia. 1897. V. 36. P. 190–246.*
- Hibbett D.S., Bauer R., Binder M. et al. Agaricomycetes. In: The Mycota VII part A (eds D.J. McLaughlin and J.W. Spatafora). Springer-Verlag, Berlin, 2014. P. 373–412.*
- Jülich W. Studies in resupinate basidiomycetes – III. Persoonia. 1975. V. 8 (3). P. 291–305.*
- Jülich W. Higher taxa of Basidiomycetes. Bibl. Mycol. 1982. V. 85. P. 1–485.*

- Jussieu A.L. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Paris, 1789.
- Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Gustav Fischer, Jena, 1969.
- Kunze G., Schmidt J.C. Mykologische Hefte. V. 1. Leipzig, 1817.
- Larsson K.H. Re-thinking the classification of corticioid fungi. Mycol. Res. 2007. V. 111. P. 1040–1063. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.08.001>
- Lawrey J.D., Binder M., Diederich P. et al. Phylogenetic diversity of lichen-associated homobasidiomycetes. Molec. Phylog. Evol. 2007. V. 44. P. 778–789. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.12.023>
- Lawrey J.D., Zimmermann E., Sikaroodi M. et al. Phylogenetic diversity of bulbil-forming lichenicolous fungi in *Cantharellales* including a new genus and species. The Bryologist. 2016. V. 119. P. 341–349. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.341>
- Lawrey J.D., Sikaroodi M., Gillevet P.M. et al. A new species of bulbil-forming lichenicolous fungi represents an isolated clade in the *Cantharellales*. The Bryologist. 2020. V. 123 (2). P. 155–162. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-123.2.155>
- Linder D.H. Evolution of the *Basidiomycetes* and its relation to the terminology of the basidium. Mycologia. 1940. V. 32. P. 419–447.
- Link H.F. Observationes in ordines plantarum naturales. Dissertatio I. Magazin der Gesellschaft Naturforschenden Freunde Berlin. 1809. V. 3 (1). P. 3–42.
- Link H.F. Caroli a Linné Species Plantarum exhibentes Plantas Rite Cognitas ad Genera Relatas. 1824. V. 6 (1). P. 1–162.
- Linnaeus C. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. T. 2. L. Salm, Holm, 1753.
- Locquin M. Mycologie générale et structurale. Masson, Paris, 1984.
- Lowy B. A new genus of the *Tulasnellaceae*. Mycologia. 1964. V. 56. P. 696–700.
- Mack J., Assabgui R.A., Seifert K.A. Taxonomy and phylogeny of the basidiomycetous hyphomycete genus *Hormomyces*. Fungal Systematics and Evolution. 2021. V. 7. P. 177–196. <https://doi.org/10.3114/fuse.2021.07.09>
- Masumoto H., Degawa Y. *Bryoclavula phycophila* gen. et sp. nov. belonging to a novel lichenised lineage in *Cantharellales* (*Basidiomycota*). Mycol. Progress. 2020. V. 19. P. 705–714. <https://doi.org/10.1007/s11557-020-01588-2>
- Matsushima K., Matsushima T. Fragmenta Mycologica II. Matsushima Mycol. Mem. 1996. V. 9. P. 31–40.
- McNeill J., Turland N.J., Barria F.R. et al. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). Regnum Vegetabile 154. Koeltz Scientific Books, Königstein, 2012.
- Moncalvo J.-M., Nilsson R.H., Koster B. et al. The cantharelloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods. Mycologia. 2006. V. 98 (6). P. 937–948. <https://doi.org/10.1080/15572536.2006.11832623>
- Nagy L.G., Riley R., Tritt A. et al. Comparative genomics of early-diverging mushroom-forming fungi provides insights into the origins of lignocellulose decay capabilities. Mol. Biol. Evol., 2015. V. 33 (4). 959–970. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv337>
- Nilsson R.H., Kristiansson E., Ryberg M. et al. Intraspecific ITS variability in the kingdom *Fungi* as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification. Evolutionary Bioinformatics. 2008. V. 4. P. 193–201. <https://doi.org/10.4137/ebo.s653>
- Oberwinkler F., Riess K., Bauer R. et al. Taxonomic re-evaluation of the *Ceratobasidium* – *Rhizoctonia* complex and *Rhizoctonia butinii*, a new species attacking spruce. Mycol. Progress. 2013. V. 12. P. 763–776. <https://doi.org/10.1007/s11557-013-0936-0>
- Ostrow H., Beenken L. *Hydnum ellipsosporum* spec. nov. (*Basidiomycetes*, *Cantharellales*) – a double of *Hydnum rufescens* Fr. Z. Mykol. 2004. V. 70 (2). P. 137–156.
- Parmasto E. [review.] W. Jülich. Higher Taxa of Basidiomycetes. J. Cramer. Vaduz. 1981: 1–485. Mikologiya i fitopatologiya. 1983. V. 17 (1). P. 73–74.
- Parmasto E. Conspectus systematis Corticiacearum. Inst. Zool. Bot., Tartu, 1968.
- Persoon Ch.H. Mycologia Europea seu completa omnium fungorum in variis europaeae regionibus detectorum enumeratio. I. J. Palm, I. Erlang, 1822.
- Petersen R.H. Notes on clavarioid fungi. VII. Redefinition of the *Clavaria vernalis* (*C. mucida* complex). The American Midland Naturalist. 1967. V. 77. P. 205–221.
- Petersen R.H. Gloeomucro and a note on Physalacria concinna. Mycologia. 1980. V. 72 (2). P. 301–311.
- Pouzar Z. Nova genera macromycetum II. Česká Mykologie. 1958. V. 12 (1). P. 31–36.
- Purtseva N.V., Zmitrovich I.V., Malysheva V.F. Taxonomy and developmental morphology of *Rogersiomyces malaysianus* comb. nov. (*Cantharellales*, *Agaricomycetes*). Botany. 2016. V. 94. P. 579–592. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0240>
- Rinaldi A.C., Comandini O., Kuyper T.W. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. Fungal Diversity. 2008. V. 33. P. 1–45.
- Rogers D.P. A cytological study of *Tulasnella*. Bot. Gaz. 1932. V. 94. P. 86–105.
- Rogers D.P. Notes on the lower basidiomycetes. Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 1935. V. 17 (1). P. 1–43.
- Ryvarden L., Meijer A.A.R. de. Studies in neotropical polypores 14. New species from the state of Paraná, Brazil. Synopsis Fungorum. 2002. V. 15. P. 34–69.
- Schröter J. Kryptogamen-Flora von Schlesien. V. 3-1 (4). Breslau, 1888.
- Shaw D.E. *Ingoldiella hamata* gen. et sp. nov., a fungus with clamp connexions from a stream in north Queensland. Trans. Brit. Mycol. Soc. 1972. V. 59 (2). P. 255–259.
- Swenie R.A., Baroni T.J., Matheny P.B. Six new species and reports of *Hydnum* (*Cantharellales*) from eastern North America. MycoKeys. 2018. V. 42. P. 35–72. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.42.27369>
- Weiss M., Oberwinkler F. Phylogenetic relationships in *Auriculariales* and related groups – hypotheses derived from nuclear ribosomal DNA sequences. Mycol. Res. 2001.

- V. 105 (4). P. 403–415.
<https://doi.org/10.1017/S095375620100363X>
- Weresub L.K., LeClair P.M. On *Papulaspora* and bulbiferous basidiomycetes *Burgoa* and *Minimedusa*. Can. J. Bot. 1971. V. 49 (12). P. 2203–2213.
- Zhang M., Wang C.-Q., Gan M.-S. et al. Diversity of *Cantharellus* (*Cantharellales*, *Basidiomycota*) in China with description of some new species and new records. J. Fungi. 2022. V. 8 (5). P. 483.
<https://doi.org/10.3390/jof8050483>
- Zmitrovich I.V. Cornerian “*Clavaria*-hypothesis” and the modern phylem of hymenomycetes. In: I Congress of Mycologists of Russia. Abstracts of reports. Moscow, 2002, p. 40.
- Zmitrovich I.V., Wasser S.P. Modern view on the origin and phylogenetics reconstruction of Homobasidiomycetes fungi. In: S.P. Wasser (ed.). Evolutionary theory and processes: Modern Horizons. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht etc., 2004, pp. 230–263.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В. (Bondartseva, Zmitrovich) Род *Botryobasidium* в России // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 4. С. 231–242.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В. (Bondartseva, Zmitrovich) Род *Sistotrema* (*Cantharellales*, *Hydnaceae*) России // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 1. С. 3–15.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В. (Bondartseva, Zmitrovich) Род *Clavulina* (*Cantharellales*, *Hydnaceae*) России // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 6. С. 414–425.
- Змитрович И.В. (Zmitrovich) “*Clavaria*-гипотеза” Корнера и современная филема гименомицетов // I Съезд Микологов России. Тезисы докладов. М., 2002. С. 40.
- Пармasto Э. [рец.] W. Jülich. Higher Taxa of Basidiomycetes. J. Sramer. Vaduz. 1981: 1–485 // Микология и фитопатология. 1983. Т. 17. № 1. С. 73–74.

***Cantharellales*: Taxonomical and Ecological Diversification**

M. A. Bondartseva^{a,#} and I. V. Zmitrovich^{a,##}

^a*Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia*

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

^{##}*e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru*

The review is devoted to the taxonomic representation of the *Cantharellales* order in connection with problems of taxonomical history of the group and problems of its ecological diversification. The history of the taxonomy of *Cantharellales* is considered and it is shown that at present the order is limited to no more than 550 species from 31 genera and 5 families: *Aphelariaceae* (*Aphelaria*, *Phaeoaphelaria*, *Tumidapexus*); *Botryobasidiaceae* (*Botryobasidium* with anamorphs, *Suillosporium*); *Ceratobasidiaceae* (*Ceratoporia*, *Ceratobasidium* pr.p., *Rhizoc-tonia*); *Hydnaceae* (*Bergerella*, *Bryoclavula*, *Bulbilla*, *Burgella*, *Burgellopsis*, *Burgoa*, *Cantharellus*, *Clavulina*, *Cra-terellus*, *Gloeomucro*, *Hydnum*, *Ingoldiella*, *Membranomyces*, *Minimedusa*, *Multiclavula*, *Neoburgoa*, *Parastereop-sis*, *Repetobasidiellum*, *Rogersiomyces*, *Sistotrema*, *Sistotremella*); *Tulasnellaceae* (*Pseudotulasnella*, *Stilbotulasnel-la*, *Tulasnella*). The unresolved problems of the *Cantharellales* taxonomy are discussed. The ecomorphological and ecological-trophic diversification of the order is considered. A synopsis of families and genera is given with identification keys and detailed original taxa diagnoses down to the generic level. It is concluded that during the evolution of the order *Cantharellales* and other large groups of *Agaricomycetes*, there is a parallelism associated with the development by fungi of similar adaptive zones that opened up in connection with the Early Cretaceous diversification of the terrestrial biota: the colonization of wood debris with the formation of hypochnoid, corti-coid and secondary resupinate forms, forest litter with the formation of clavarioid and ramarioid forms, the de-velopment of sporulation within grasses with a reduction of cantarelloid and secondary formation of clavarioid forms, the formation of ectomycorrhizae and orchid mycorrhiza by lignotrophic fungi, colonization of mosses protonemata, films of aerophytic algae, and lichen thalli.

Keywords: cantharellaceous fungi, ecology, identification keys, taxonomy

БИОРАЗНООБРАЗИЕ,
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.282.112 : 632.4 (470.54)

POWDERY MILDEWS (*ERYSIPHACEAE*) ON WOODY PLANTS
IN URBAN HABITATS OF SVERDLOVSK REGION (RUSSIA)© 2022 T. S. Bulgakov^{a,*} and A. G. Shiryaev^{b,**}^aFederal Research Centre the Subtropical Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 354002 Sochi, Russia^bInstitute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 620144 Ekaterinburg, Russia*e-mail: ascomycologist@yandex.ru**e-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

Received April 25, 2022; revised May 25, 2022; accepted June 7, 2022

Based on the results of the authors' research and revisions of previous information, modern species diversity has been established and the first annotated list of powdery fungi on woody plants in urban habitats of Sverdlovsk Region (Ekaterinburg and several cities of the region) has been compiled. Totally, 29 species of *Erysiphaceae* have been recorded, among which the majority belong to the genus *Erysiphe* (17 species), and other belong to the genera *Podosphaera* (7), *Phyllactinia* (3) and *Sawadaea* (2). Six species were first found in Sverdlovsk Region: *Erysiphe ehrenbergii*, *E. euonymi*, *E. lonicerae*, *E. viburni*, *Podosphaera myrtillina*, and *P. spiraeae*. Almost half of all identified species (14 of 29) are alien to Sverdlovsk Region, while 6 species can be considered as invasive, of which two species originate from North America (*Erysiphe necator* and *Podosphaera mors-uvae*) and four species – from East Asia (*Erysiphe alphitoides*, *E. corylacearum*, *E. palczewskii*, and *E. vanbruntiana*), and another eight species can be considered as unintentionally introduced from neighboring regions together with their host plants. The growth of most species occurs in the period from mid-June to the end of September. The majority of recorded *Erysiphaceae* species (25 out of 29) form both anamorph and teleomorph, and only four species (*Erysiphe aquilegiae*, *E. necator*, *Podosphaera pannosa* и *P. spiraeae*) are recorded in the anamorphic stage only.

Keywords: alien species, fungal biodiversity, Russia, Urals, urban plantings

DOI: 10.31857/S002636482205004X

INTRODUCTION

Powdery mildews, or erysiphous fungi (division *Ascomycota*, order *Helotiales*, family *Erysiphaceae*) are common plant pathogens that infect various woody angiosperms worldwide as obligate plant parasites of photosynthetic organs of host plants, mainly leaves, and in some cases – young shoots or twigs, flowers, and immature fruits (Gorlenko, 1983; Heluta, 1989). Their presence is usually easy to detect by white patches of mycelium on the surface of affected plant organs – “powdery mildew” (Gorlenko, 1983; Heluta, 1989; Braun, Cook, 2012). Although the damage caused by powdery mildew fungi usually does not lead to the death of the affected plants, they can often cause a significant weakening of host plants, and, consequently, significant yield losses in fruit and berry crops and especially reduction in the decorative effect of ornamental plants (Gorlenko, 1983), including woody plants – trees and shrubs (Stepanova, Sirko, 1970). The grand nature transforming in the boreal zone of Eurasia (Leskinen, 2020), and relocation of a huge number of cultivated plants in the last two centuries in the Middle Urals (Tretyakova, 2016) also caused a movement of many plant pathogenic fungi, including powdery mildews (Desprez-Loustau, 2009). In addition, global cli-

mate warming has led to an increase in the number and to an expansion of the areas of many cultivated and invasive woody plants over the past decades (Tretyakova, 2016), and at the same time, the further expansion of new, previously unknown fungal plant pathogens to the north in the boreal zone of Eurasia (Shiryaev et al., 2022) and big changes of the mycobiota of Volga-Ural macroregion (Shiryaev, 2009).

Sverdlovsk Region is located in the south boreal subzone in the east part of middle Urals on the border of Europe and Asia and its area is 194.800 km² (Kapustin, Kornev, 2006). The natural zonal vegetation of the northern and central parts of the region is represented by pine and birch forests and mixed broad-leaved-coniferous forests, typical for middle and southern taiga zone; northern forest-steppe vegetation dominates in the forest-steppe zone in the south part of the region (Kapustin, Kornev, 2006). The climate of Sverdlovsk Region is continental, with sharp variability in weather conditions and clearly defined seasons: warm rainy summer (the average monthly temperature in July is 19°C) and cold snow winter (the average monthly temperature in January is –13°C). The average annual temperature is 3.5°C; the average annual rainfall is 600 mm, with a maximum in the summer months (RIHMI-WDC, 2022).

Scientific researches of powdery mildew fungi in the Urals started at the beginning of the 20th century by famous Russian mycologist A.A. Yachevsky and his disciples. Some information those first records of powdery mildew fungi in the territory of the Urals (mainly modern Perm Region, Komi Republic, Republic of Bashkortostan, Sverdlovsk Region and Chelyabinsk Region) is available in "Pocket keybook of fungi. Part 2: Powdery mildew fungi" (Yachevsky, 1927). However, there was no one special study of this group of phytopathogenic microfungi on the territory of Sverdlovsk Region and Ekaterinburg City until the 1930s, when the first information about this group had appeared in the framework of the first scientific forest pathological studies (Pentin, 1939). The next step followed in the 1960s, when N.T. Stepanova and A.V. Sirko obtained and published the most complete checklist of plant-associated fungi of the Urals that included all available information on powdery mildew fungi for Sverdlovsk Region too (Stepanova, Sirko, 1970). However, those data were very incomplete (especially in comparison with other regions of the Urals): only seven species of powdery mildew fungi were recorded on trees and shrubs in Sverdlovsk Region, and only four species were found in the Ekaterinburg city (named Sverdlovsk in 1924–1991). After a long break, E.D. Karelina performed the short study of powdery mildew fungi in Ekaterinburg in the summer 2016. Despite this research project was short, the total number of *Erysiphaceae* species known in Ekaterinburg on woody plants has reached 10 species – counting the seven species first recorded in Ekaterinburg (Karelina, 2017).

However, those data needs to be revised due to the significantly changes in the taxonomy of powdery mildews during the last two decades. New molecular phylogenetic and morphological approaches have helped to distinguish morphologically similar *Erysiphaceae* species and to create an actual system of the family based on natural relationships of the species (Braun, 1999; Braun, Cooke, 2012; Braun et al., 2019). Thus, all powdery mildews are treated within the *Erysiphaceae* family (Braun, Takamatsu, 2000), which is placed in *Helotiales* now (Johnston et al., 2019). The former sections of the genus *Erysiphe* were raised to the genus level and considered as distinct genera, such as *Golovinomyces* and *Neoerysiphe* (Braun, Takamatsu, 2000; Takamatsu et al., 2008). Conversely, the genera *Microsphaera* and *Uncinula* were both reduced to the morphological sections of the genus *Erysiphe* (Braun, 1999; Braun, Cook, 2012), and the same way the genus *Sphaerotheca* is treated as morphological section of the genus *Podosphaera* now (Braun, Takamatsu, 2000). Many complex species were resolved, and many new highly specialized species were described as distinct fungal species, and many previously described anamorphic *Erysiphaceae* species were replaced in holomorphic genera (Braun, Cooke, 2012; Braun et al., 2018, 2019; Meeboon et al., 2020).

Due to the insufficient completeness of the data on the diversity of powdery mildews in Sverdlovsk Region, A.G. Shiryaev and T.S. Bulgakov had continued these studies since 2020 as part of the study of all plant pathogenic fungi. Some results of these researches were published earlier (Bulgakov, Shiryaev, 2021). The main purpose of the research is to study the modern diversity of powdery mildew fungi in Sverdlovsk Region (including its capital – Ekaterinburg City) parasitizing on woody plants, and to study their main ecological and biological features.

MATERIALS AND METHODS

The materials for the study were specimens containing generative fungal structures (mycelium, conidia and/or chasmothecia) on affected wild-growing and cultivated woody plants (leaves, flowers, immature fruits, and young twigs). The authors also analyzed all available previous published information on powdery mildews in Sverdlovsk Region for the last century (Demidova, 1925; Yachevsky, 1927; Stepanova, Sirko, 1970; Karelina, 2017). All specimens were collected by A.G. Shiryaev in Ekaterinburg City and some other towns of Sverdlovsk Region since June to October in 2020 and 2021 in natural (forests) and anthropogenic locations (public parks, arboreta, block parks, forest parks, squares and streets), including parks and the arboretum of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. The collected specimens – leaves, flowers and fruits affected by powdery mildews – were labeled, dried at 22–24°C and packed in paper envelopes according to the standard methods for the taxon (Heluta, 1989). Totally, 67 fungal specimens of *Erysiphaceae* on woody plants were collected and processed in the Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Ekaterinburg) and in the Department of Plant Protection of the Federal Research Center "Subtropical Scientific Center of the Russian Academy of Sciences" (Sochi), and later deposited in the fungarium of the Institute of Plant and Animal Ecology [SVER (F)].

The morphological features of fungal species were studied according to the standard methods for *Erysiphaceae* (Heluta, 1989; Braun, Cook, 2012). All dried herbarium specimens were examined under optical microscopes MBI-3 and MICMED-6 ("LOMO", Russia) in according to the standard procedures for light microscopy of temporary preparations (Heluta, 1989; Braun, Cook, 2012) for the further identification of fungal species by the morphological examinations of sexual (chasmothecia) and asexual (conidia) morphs.

The powdery mildew species were identified by the fundamental keybook "Taxonomic manual of the *Erysiphales*" (Braun, Cook, 2012), and some additional publications devoted to the later performed taxonomical revisions of the complex species: *Erysiphe adunca* (Darsaraei et al., 2021), *E. lonicerae* (Bradshaw et al., 2020a), *E. viburni* (Bradshaw et al., 2020b), and *Podo-*

sphaera tridactyla (Meeboon et al., 2020). The host plant species were identified by the keybook “Keys to vascular plants of the Middle Urals” (1994) by the standard methods; the plant species are given according to the open nomenclatural database “Plant of the World” (POWO, 2022).

RESULTS

The annotated checklist of *Erysiphaceae* on woody plants in urban planting of Ekaterinburg and other cities of Sverdlovsk Region is presented (2022). The fungal genera and species are arranged in alphabetical order. The fungal species first found in Sverdlovsk Region are marked with asterisk; ones new for the region because of taxonomic revisions of previously recorded species are marked with hash; ones previously known on herbaceous plants but first recorded on woody plants are marked with plus; ones known from previous publications but not found during authors' researches marked with empty round.

The species annotation is given in the following sequence: currently accepted fungal species name (the previously used synonyms are given in parentheses), host plant name(s), location(s), date(s) of collection, collection number(s) in the local fungal herbarium [SVER (F)] or reference(s) for previous record(s); the note (an.) – if only anamorphic stage of the fungal species was found; origin for Sverdlovsk Region – for alien *Erysiphaceae* species introduced or invaded in Sverdlovsk Region (or Europe or Eurasia at general) during the last century (Desprez-Loustau, 2009; Braun, Cook, 2012; Farr, Rossman, 2022).

The abbreviations of the locations for the specimens collected in the Ekaterinburg city: BG – The Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; BUM – urban microdistrict ‘Botanichesky’; SFP – forest park ‘Shartashsky’; other locations in Ekaterinburg city are given without abbreviations.

Erysiphe adunca (Wallr.) Fr. s.str. [= *Uncinula salicis* (DC.) G. Winter f. *populorum* Rabenh.] – *Populus* species (*Salicaceae*): *P. × canadensis* Moench: 8 March street, 26.09.2021, SVER (F) 96771; *P. × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov (*Salicaceae*): BG, arboretum, 16.10.2020, SVER (F) 96602 (Bulgakov, Shiryayev, 2021); *ibid.*, 12.08.2021, SVER (F) 96724; Southern tram depot, 02.08.2021, SVER (F) 96723; BUM, 19.10.2021, SVER (F) 96776; *Populus balsamifera* L., *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall, *P. nigra* L., and *P. tremula* L.: BG, park, September 1960 (Stepanova, Sirko, 1970).

E. alphitoides (Griffon et Maubl.) U. Braun et S. Takam. (≡ *Microsphaera alphitoides* Griffon et Maubl.) – *Quercus* species (*Fagaceae*): *Q. robur* L.: BG, 29.07.2021, SVER (F) 96726 (an.); SFP, 08.08.2016 (Karelina, 2017); Artinsky district, forest park near Beryozovskaya, 02.09.2021, SVER (F) 96767; Krasnoufimsk district, near Sokolye village, Nizhneirginsk oak forest, 03.09.2021, SVER (F) 96768. Invasive alien species: invaded Europe and Siberia from Southeast Asia around 1920 (Takamatsu et al., 2007; Bradshaw et al., 2022); recorded in Sverdlovsk Region since 1920s (Demidova, 1925; Pentin, 1939).

⁺*E. aquilegiae* DC. – *Clematis* species (*Ranunculaceae*): *Clematis alpina* (L.) Mill. subsp. *sibirica* (L.) Kuntze (≡ *Atragene sibirica* L.): BG, arboretum, 14.08.2021, SVER (F) 96757 (an.); *Clematis* sp.: BG, arboretum (near greenhouse), 14.10.2020 (Bulgakov, Shiryayev, 2021); recorded on other herbaceous *Clematis* species and many herbaceous *Ranunculaceae* (*Aconitum*, *Aquilegia*, *Delphinium*, *Ranunculus* species) in the whole territory of the Urals (Yachevsky, 1927; Stepanova, Sirko, 1970).

E. berberidis DC. – *Berberis* species (*Berberidaceae*): *B. heteropoda* Schrenk: BG, meadow, 17.09.2020; DES, private garden, 28.09.2020 (Bulgakov, Shiryayev, 2021); *B. vulgaris* L.: BG, arboretum, 11.06.2021, SVER (F) 96712; *ibid.*, 26.10.2020, SVER (F) 96613; BUM, block park, 07.07.2020, SVER (F) 96612; *ibid.*, 28.06.2021, SVER (F) 96728 (an.); *ibid.*, 28.07.2021, SVER (F) 96727 (an.); *ibid.*, 29.07.2021, SVER (F) 96729; Vikulova str., 04.08.2016 (Karelina, 2017).

E. capreae DC. – *Salix* subgen. *Vetrix* sect. *Vetrix* (*Salicaceae*) (Darsaraei et al., 2020): *Salix caprea* L.: BG, 19.10.2021, SVER (F) 96775; Artinsky district, forest park near Beryozovskaya, 02.09.2021, SVER (F) 96766; *Salix* sp.: SFP, 08.08.2016 (Karelina, 2017).

^o*E. divaricata* (Wallr.) Schldt. (≡ *Microsphaera divaricata* (Wallr.) Lév.) – *Frangula alnus* Mill. (*Rhamnaceae*): the whole territory of the Urals in the habitats of the host plant (Yachevsky, 1927).

**E. ehrenbergii* (Lév.) U. Braun, M. Bradshaw et S. Takam. (≡ *E. loniceræ* DC. var. *ehrenbergii* (Lév.) U. Braun et S. Takam.) – *Lonicera* species subgen. *Lonicera* (syn. *Chamaecerasus*) (*Caprifoliaceae*): *L. caucasica* Pall.: BUM, block park, 22.07.2020 (Bulgakov, Shiryayev, 2021). Introduced alien species: native for Eurasia (Bradshaw et al., 2021a), but was introduced in Sverdlovsk Region with the host plants.

**E. euonymi* DC. – *Euonymus* species (*Celastraceae*): *E. europæus* L.: BG, arboretum, 14.08.2021, SVER (F) 96758 (an.); *ibid.*, 22.08.2021, SVER (F) 96759. Introduced alien species: native for Eurasia (Braun, Cook, 2012), but was introduced in Sverdlovsk Region with the host plant.

**E. loniceræ* DC. s. str. [≡ *Microsphaera loniceræ* (DC.) G. Winter] – *Lonicera* species subgen. *Caprifolium* (*Caprifoliaceae*): *L. caprifolium* L.: BG, arboretum, 20.20.2021, SVER (F) 96777 (an.); *Lonicera reticulata* Raf.: BG, arboretum, 11.06.2021, SVER (F) 96713 (an.); *ibid.*, 11.06.2021, SVER (F) 96714 (an.); *Lonicera* sp.: BUM, 24.07.2021, SVER (F) 96732 (an.). Introduced alien species: native for Eurasia (Bradshaw et al., 2021a), but was introduced in Sverdlovsk Region with the host plants.

E. necator Schwein. [≡ *Uncinula necator* (Schwein.) Burrell] – *Vitis* species (*Vitaceae*): *V. amurensis* Rupr.: urban microdistrict ‘Seven fountains’, garden, 21.08.2021, SVER (F) 96760 (an.); *V. vinifera* L.: BG, arboretum, 10.09.2017 (Bulgakov, Shiryayev, 2021); Invasive alien species: invaded in Europe from North America in the middle of XIX century; known in the Urals since 1900s (Demidova, 1925; Yachevsky, 1927).

^o*E. ornata* (U. Braun) U. Braun et S. Takam. var. *europæa* (U. Braun) U. Braun et S. Takam. (= *Microsphaera betulæ* Magnus) – *Betula* species (*Betulaceae*): *B. pubescens* Ehrh.: Achit district, forest park near Achitsky, 12.09.1960 (Stepanova, Sirko, 1970); *Betula* sp.: Vikulova str., 04.08.2016 (Karelina, 2017).

E. palczewskii (Jacq.) U. Braun et S. Takam. – *Caragana* species (*Fabaceae*): *C. arborescens* Lam. BUM, block park, 01.07.2021, SVER (F) 96734; *ibid.*, 11.07.2021, SVER (F)

96735; Academichesky av., street shrubs, 27.07.2021, SVER (F) 96736; near the Circus, street shrubs, 07.08.2021, SVER (F) 96733; Tatishcheva str., block park, 30.07.2016 (Karelinina, 2017); Invasive alien species: invaded in European Russia and Siberia from East Asia about 1980 (Heluta, Gorlenko, 1984).

E. salicis DC. – *Salix* species (excluding subgen. *Vetrix* sect. *Vetrix*) (Salicaceae): *S. viminalis* L.: BG, arboretum, 03.08.2020 (Bulgakov, Shiryaev, 2021).

E. syringae-japonicae (U. Braun) U. Braun et S. Takam. (= *Microsphaera syringae-japonicae* U. Braun) – on *Syringa* species (Oleaceae): *S. josikaea* J. Jacq. ex Rechb.: BG, arboretum, 27.07.2021, SVER (F) 96779; *S. villosa* Vahl: BUM, street shrubs, 29.07.2021, SVER (F) 96737 (an.); *S. vulgaris* L.: Nagornaya str., street shrubs, 04.08.2016 (Karelinina, 2017). Invasive alien species: invaded in Europe and western Asia in 1980s from Japan (Seko et al., 2008; Takamatsu et al., 2016); first recorded in Sverdlovsk Region after 2000 (Karelinina, 2017).

⁺*E. trifolium* (Wallr.) U. Braun (= *E. trifolii* Grev.) – on *Fabaceae* species: *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klásk.: Krasnoufimsk district, Sokolye village, Nizheirginsk oak forest, 03.09.2021, SVER (F) 96769 (an.). This species is known on herbaceous *Fabaceae* plants in Sverdlovsk Region (Yachevsky, 1927; Stepanova, Sirko, 1970; Karelinina, 2017), but first recorded on *Chamaecytisus ruthenicus* in the Urals.

E. vanbruntiana (W.R. Gerard) U. Braun et S. Takam. var. *sambuci-racemosae* (U. Braun) U. Braun et S. Takam. – *Sambucus* species: *S. racemosa* L.: BG, park, 18.06.2021, SVER (F) 96715; *ibid.*, 12.08.2021, SVER (F) 96738 (an.); *ibid.*, 23.07.2021, SVER (F) 96739; SFP, 08.08.2016 (Karelinina, 2017); *S. sibirica* Nakai: BG, park, 22.09.2021, SVER (F) 96770; Invasive alien species: invaded Europe and Siberia from East Asia about 1980 (Heluta, Gorlenko, 1981).

^{*}*E. viburni* Duby – *Viburnum* species (*Viburnaceae*): *V. lantana* L.: GES, private garden, 30.09.2020 (Bulgakov, Shiryaev, 2021). Introduced alien species: native for Eurasia (Braun, Cook, 2012), but was introduced in Sverdlovsk Region with its host plant.

[#]?*Phyllactinia alnicola* U. Braun (= *Ph. suffulta* Sacc. f. *alni* Hammarl.) – on *Alnus* species (Betulaceae): *A. incana* (L.) Moench. and *A. glutinosa* (L.) Gaertn.: the whole territory of the Urals (Yachevsky, 1927); Krasnoufimsky district, near Ufa river, September 1960 (Stepanova, Sirko, 1970).

[#]*Ph. betulae* (DC.) Fuss (= *Ph. suffulta* Sacc. f. *betulae* Thüm.) – *Betula* species (Betulaceae): *B. pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh.: the whole territory of the Urals (Yachevsky, 1927); Krasnoufimsky district, Nizhneigrisk oak forest, August 1960 (Stepanova, Sirko, 1970).

^o*Ph. guttata* (Wallr.) Lév. (= *Ph. suffulta* Sacc f. *corylli-avellanae* Jacz.) – *Corylus avellana* L. (Betulaceae): the whole territory of the Urals (Yachevsky, 1927).

⁺*Podosphaera aphanis* (Wallr.) U. Braun et S. Takam. – *Dasiphora* species (Rosaceae): *D. fruticosa* (L.) Rydb.: BG, arboretum, 29.07.2021, SVER (F) 96740 (an.); BG, 03.08.2021, SVER (F) 96741 (an.); 8 March str., Arboretum, 29.08.2021, SVER (F) 96763 (an.); *D. glabrata* (Willd. ex Schltdl.) Soják: near buildings of ‘Russian Copper Plant’, flowerbed, 29.08.2021, SVER (F) 96762. This fungal species was recorded in the Urals (as several forms of *Sphaerotheca macularis* (Wallr.) Magnus) on many herbal Rosaceae plants – *Alchemilla*, *Agrimonia*, *Geum*, and *Potentilla* species (Yachevsky, 1927; Stepanova, Sirko, 1970; Karelinina, 2017).

P. clandestina (Wallr.) Lév. (= *P. oxyacanthae* De Bary f. *crataegi* Jacz.) – *Crataegus* species (Rosaceae): *C. mollis*

(Torr. et A. Gray) Scheele: BG, arboretum, 05.07.2021, SVER (F) 96742 (an.); *C. sanguinea* Pall.: BG, arboretum, 06.07.2021, SVER (F) 96743; BUM, block park, 15.06.2021, SVER (F) 96716 (an.); *ibid.*, 15.07.2021, SVER (F) 96746.; *Crataegus* sp.: Nagornaya str., block park (Karelinina, 2017).

P. mors-uvae (Schwein.) U. Braun et S. Takam. [= *Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) Berk. et M.A. Curtis] – *Ribes* species (*Grossulariaceae*): *R. uva-crispa* L. (= *Grossularia reclinata* (L.) Mill.): BG, arboretum, 15.06.1956 (Stepanova, Sirko, 1970); BG, arboretum, 14.09.2020 (Bulgakov, Shiryaev, 2021); urban microdistrict “Seven fontaines”, 06.06.2021, SVER (F) 96717 (an.); *Ribes nigrum* L., urban microdistrict “Seven fontaines”, 01.07.2021, SVER (F) 96744 (an.); *Ribes rubrum* L., the Arboretum on 8 March str., 04.07.2021, SVER (F) 96745 (an.). Invasive alien species: invaded Europe from North America in 1900s (Heluta, 1989; Braun, Cook, 2012); presents in the Ural macroregion since 1913 (Yachevsky, 1927) and in Sverdlovsk Region at least since 1956 (Stepanova, Sirko, 1970).

^{*}*P. myrtilina* Kunze – *Vaccinium myrtilus* L. (*Ericaceae*): Pervouralsk city district, forest park near Glukhoye lake, 08.08.2021, SVER (F) 96756.

P. pannosa (Wallr.) de Bary – *Rosa* species (*Rosaceae*): *R. acicularis* Lindl.: BUM, 24.07.2021, SVER (F) 96747 (an.); *R. canina* L.: BG, park, 24.09.2021, SVER (F) 96772 (an.); *R. chinensis* Jacq.: BUM, 29.07.2021, SVER (F) 96748 (an.); *Rosa* sp.: BG, arboretum, 12.08.2021, SVER (F) 96761 (an.); Kraul str., block park, 04.08.2016 (an.) (Karelinina, 2017).

^{*}*P. spiraeae* (Sawada) U. Braun et S. Takam. – *Spiraea* species (*Rosaceae*): *S. chamaedryfolia* L.: BG, arboretum, 20.10.2020 (Bulgakov, Shiryaev, 2021); GES, private garden, 21.09.2020; *ibid.*, 28.09.2020 (Bulgakov, Shiryaev, 2021); BUM, block park, 23.09.2020 (Bulgakov, Shiryaev, 2021); *S. media* Schmidt, BUM, 29.07.2021, SVER (F) 96749 (an.); *Spiraea* sp., BUM, 06.08.2021, SVER (F) 96750 (an.). Status and origin of this species is unclear (Braun, Cook, 2012); previous publications did not mention this species for Sverdlovsk Region, however, it is known in East Europe (Braun, Cook, 2012) and in West Siberia (Tomoshevich, 2015).

P. tridactyla (Wallr.) de Bary s. str. [= *P. tridactyla* (Wallr.) De Bary f. *padi* Jacz.] – *Prunus padus* L. (*Rosaceae*): BG, park, 18.06.2021, SVER (F) 96718 (an.); *ibid.*, 05.07.2021, SVER (F) 96752; *ibid.*, 28.07.2021, SVER (F) 96751.

^{*}*Sawadaea bicornis* (Wallr.) Homma (= *Uncinula aceris* DC.) – *Acer* species (Sapindaceae): *A. negundo* L.: BUM, block park, 22.07.2020; BG, arboretum, 14.10.2020 (Bulgakov, Shiryaev, 2021); BG, arboretum, 06.06.2021, SVER (F) 96721 (an.); *ibid.*, 11.06.2021, SVER (F) 96719 (an.); *ibid.*, 23.07.2021, SVER (F) 96753 (an.); *ibid.*, 23.07.2021, SVER (F) 96755 (an.); *ibid.*, 12.08.2021, SVER (F) 96764; BUM, 23.07.2021, SVER (F) 96754 (an.); *ibid.*, 14.06.2021, SVER (F) 96720 (an.); 8 March str., near the theatre “Shchelkunchik”, street trees, 21.06.2021, SVER (F) 96722 (an.); *A. platanoides* L.: BG, arboretum, 22.08.2021, SVER (F) 96765 (an.). Introduced alien species: native for Eurasia, but came in Sverdlovsk Region from the Southern Urals together with its host plants (*Acer campestre* and *A. negundo*).

S. tulasnei (Fueckel) Homma – *Acer* species (Sapindaceae): *A. platanoides* L.: BUM, block park, 25.10.2020 (Bulgakov, Shiryaev, 2021); *A. tataricum* L.: SFP, 08.08.2016 (an.) (Karelinina, 2017). Introduced alien species: native for Eurasia, but was introduced in Sverdlovsk Region from the Southern Urals together with its host plants (*Acer platanoides* and *A. tataricum*). *S. tulasnei* was previously recorded on *Ac-*

er negundo in Ekaterinburg (Karelina, 2017); however, these records are doubtful and require verification because this species does not usually affect this plant species (Heluta, 1989).

DISCUSSION

The number of powdery mildew fungi recorded on woody plants in Sverdlovsk Region reached 29 species of four genera in 2022, according to the modern taxonomy of the family *Erysiphaceae* (Braun, Cook, 2012). Totally, five species are new for the region as first found after our researches (Bulgakov, Shiryaev, 2021), and four species – *Erysiphe ehrenbergii*, *E. salicis*, *Phyllactinia alnicola*, and *Ph. betulae* – can be considered as new ones because of taxonomic revisions of previously known species; three species – *Erysiphe aquilegiae*, *E. trifoliorum*, and *Podosphaera aphanis* – are first recorded on woody host plants in the region, but previously they were known here on herbaceous plants only (Yachevsky, 1927; Stepanova, Sirko, 1970; Karelina, 2017). We have also included in the list five species still known only from old collections and references: *Erysiphe divaricata*, *E. ornata*, *Phyllactinia alnicola*, *Ph. betulae*, and *Ph. guttata*; almost all of them were collected in southwestern districts of Sverdlovsk Region in 1920–1960s (Stepanova, Sirko, 1970).

The most numerous genus is *Erysiphe* (17 species, 58.6%), and other three genera are represented by a lesser number of species (41.4% only): *Podosphaera* (7 species), *Phyllactinia* (3) and *Sawadaea* (2). Such diversity and taxonomic structure are typical for woody plants in other boreal regions in the zone of mixed forests of the European Russia with well-studied diversity of *Erysiphaceae*: Moscow City and Moscow Region (Gorlenko, 1983; Blagoveshchenskaya, 2015), Saint-Petersburg City and Leningrad Region (Cherapanova, Cherepanov, 2004; Popov et al., 2007; Bulgakov et al., 2014), Ulyanovsk Region (Churakov et al., 2018), and Novosibirsk Region (Tomoshevich, 2015). Thus, based on the species composition of the regional dendroflora, we can assume that the species composition of *Erysiphaceae* on woody plants in Sverdlovsk Region has been studied quite completely.

However, we should note that several more *Erysiphaceae* species on woody plants in Sverdlovsk Region with a high degree of probability can be found, as they are recorded in the neighboring regions in similar biomes on the woody host plants, and are common fungi in the whole middle Urals: *Erysiphe prunastri* DC. (= *Uncinula prunastri* Sacc.) – was recorded in Chelyabinsk Region on *Prunus padus* (Stepanova, Sirko, 1970), and three other species: *Erysiphe penicillata* (Wallr.) Link [= *Microsphaera alni* (DC.) G. Winter] on *Alnus incana*, *Phyllactinia mali* (Duby) U. Braun [= *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc. f. *oxyacanthae* Roum.] on *Crataegus sanguinea*, and *Podosphaera aucupariae* Erikss. (= *P. oxyacanthae* De Bary f. *sorbi* Jacz.) on *Sorbus aucuparia* L. – were found in Republic of Ba-

shkortostan (Yachevsky, 1927). Potentially, two additional ‘cryptic species’ would be found in Sverdlovsk Region: *Erysiphe syringae* Schwein. – hardly differentiated from *E. syringae-japonicae* by conidial stage (Takamatsu et al., 2016), and *E. hypophylla* (Nevod.) U. Braun et Cunningt. – hardly differentiated from *E. alphitoides* by chasmothecia (Braun, Cook, 2012).

Phenological observations have shown that the development of almost all powdery mildew fungi occurs mainly in the period from mid-June to the end of September. Moreover, most species regularly formed chasmothecia (teleomorph, or sexual stage), and only four species developed exclusively in the asexual stage (anamorph): *Erysiphe aquilegiae*, *E. necator*, *Podosphaera pannosa*, and *P. spiraeae*; some other species: *Erysiphe alphitoides*, *E. syringae-japonicae*, *E. lonicerae*, *E. trifoliorum*, *Podosphaera aphanis*, and *Sawadaea bicornis* formed chasmothecia extremely rarely. Just all species formed chasmothecia (teleomorph) mainly since the mid-July to the mid-September.

The identified species are found on 49 species of woody plants from 24 genera and 15 families, among which the largest number of species was noted on the species of Betulaceae, Rosaceae and Salicaceae (table 1). Each woody plant can be infected by a single powdery mildew species, excluding *Acer*, *Betula*, *Corylus*, *Lonicera*, and *Salix*, which can be infected with two *Erysiphaceae* species (table 1). Three woody plant species known as host plants for two *Erysiphaceae* species: *Acer platanoides* (*Sawadaea bicornis* and *S. tulasnei*), *Betula pubescens* (*Erysiphe ornata* and *Phyllactinia betulae*), and *Corylus avellana* (*Erysiphe corylacearum* and *Phyllactinia guttata* s. str.).

As our observations have shown, at least 14 species (48.3%, or almost a half of known species) can be considered as alien for the region, including seven invasive species that have come mainly from North America (mainly United States of America): *Erysiphe necator* and *Podosphaera mors-uvae*, and East Asia, including Northeast China, Korea, Japan, and Russian Far East: *Erysiphe alphitoides*, *E. corylacearum*, *E. palczewskii*, *E. syringae-japonicae*, and *E. vanbruntiana* (Desprez-Loustau, 2009; Braun, Cook, 2012). All of them are the most common and harmful plant pathogens having a high annual disease incidence and disease severity, significantly reducing the decorative effect of their host plants in Ekaterinburg. Also all of them have invaded the region (as well as many European countries) over the last century. Only three alien powdery mildew species were known in Ekaterinburg (Sverdlovsk) before 1970 (Stepanova, Sirko, 1970): *Erysiphe necator* – since 1900s (Yachevsky, 1927), *Podosphaera mors-uvae* – since 1910s (Yachevsky, 1927), and *E. alphitoides* – since 1920s (Pentin, 1939). Other four new recorded East Asian alien species (previously reliably not recorded in Sverdlovsk and in the Urals) have invaded the region during the last 50 years (1971–2021): *Erysiphe vanbruntiana* in 1970s (Gorlenko, Heluta, 1984), *E. palczewskii* in 1980s (Heluta, 1981), *E. syringae-ja-*

Table 1. Woody plants as hosts of the powdery mildews (*Erysiphaceae*) in Sverdlovsk Region

Host plants			Recorded fungal species, number
Families	Genera	Species (hybrids), number	
<i>Berberidaceae</i>	<i>Berberis</i>	2	1
<i>Betulaceae</i>	<i>Alnus</i>	2	1
	<i>Betula</i>	2	2
	<i>Corylus</i>	1	2
<i>Celastraceae</i>	<i>Euonymus</i>	1	1
<i>Caprifoliaceae</i>	<i>Lonicera</i>	3	2
<i>Ericaceae</i>	<i>Vaccinium</i>	1	1
<i>Fabaceae</i>	<i>Caragana</i>	1	1
	<i>Chamaecytisus</i>	1	1
<i>Fagaceae</i>	<i>Quercus</i>	1	1
<i>Grossulariaceae</i>	<i>Ribes</i>	3	1
<i>Oleaceae</i>	<i>Syringa</i>	3	1
<i>Ranunculaceae</i>	<i>Clematis</i>	2	1
<i>Rosaceae</i>	<i>Crataegus</i>	2	1
	<i>Dasiphora</i>	2	1
	<i>Prunus</i>	1	1
	<i>Rosa</i>	3	1
	<i>Spiraea</i>	3	1
<i>Salicaceae</i>	<i>Populus</i>	4 (2)	1
	<i>Salix</i>	3	2
<i>Sapindaceae</i>	<i>Acer</i>	3	2
<i>Viburnaceae</i>	<i>Sambucus</i>	2	1
	<i>Viburnum</i>	1	1
<i>Vitaceae</i>	<i>Vitis</i>	2	1
Total: 15	24	49 (2)	29

ponicae in 1990s (Seko et al., 2008), and *E. corylacearum* in 2010s (Bradshaw et al., 2021b) – all of them are invasive species that spread in Europe during the same periods.

Seven powdery mildews can be considered as alien introduced species: *Erysiphe berberidis*, *E. ehrenbergii*, *E. euonymi*, *E. lonicerae*, *E. viburni*, *Podosphaera spiraeae*, *Sawadaea bicornis*, and *S. tulasnei* – this species are native for Eurasia (Braun, Cooke, 2012) and known in European Russia (Gorlenko, 1983), Kazakhstan (Rakhimova et al., 2015), and even Southwestern Urals (Stepanova, Sirko, 1970). However, their appearance in Sverdlovsk Region may be a consequence of their host plant invasion in local plant communities (*Sawadaea bicornis* on *Acer negundo*), or introduction and expanded cultivation of their host plants in regional urban plantings and private gardens (other powdery mildews). All of the above-mentioned invasive species are widespread and significantly reduce the decorative effect of their host plants in Ekaterinburg. It should be noted that all these alien species originate from East or

Southeast Asia (Braun, Cook, 2012); they are known as native species in the Russian Far East (mainly Primorsky and Khabarovsk regions), China, Korea, and Japan (Farr, Rossman, 2022).

We should note the first record of *Erysiphe corylacearum* in the territory of Sverdlovsk Region, which was first found in Ekaterinburg in 2021. This invasive species have come from the East Asia near 2010, and quickly spread throughout the habitat of hazels (*Corylus* spp.) in the North America, Europe and West Asia, including Asia Minor, the Caucasus, and Iran (Bradshaw et al., 2021). This harmful hazel pathogen was first recorded in Russia on the Black Sea coast of the Krasnodar region in 2013 (Bulgakov, 2018), and by 2016–2017 was found in other regions of Southern European Russia: the rest part of the Krasnodar region, in the Crimea and Rostov region (Bulgakov, Karpun, 2020), and in Ukraine (Heluta, 2019) and Donetsk People's Republic (Bondarenko-Borisova, Bulgakov, 2019). The discovery of *E. corylacearum* in Ekaterinburg can be considered as evidence that this species has

now spread throughout European Russia within the range of common hazel (*Corylus avellana* L.) and entered in Asian Russia through Urals. The growth of *Erysiphe corylacearum* on affected host plants leads to deformation of young leaves and shoots, and worsens the phytosanitary condition of the hazel.

The research was supported by Russian Science Foundation (project № 22-26-00228).

REFERENCES

- Blagoveshchenskaya E. Yu.* (Blagoveshchenskaya) Phytopathogenic fungi of Skadovsky Zvenigorod biological station. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2014. V. 69 (2). P. 42–45.
<https://doi.org/10.3103/S0096392514020072>
- Bondarenko-Borisova I.V., Bulgakov T.S.* Dendrotrophic powdery mildews (*Erysiphaceae*) of Donetsk city agglomeration (Donetsk Region) // *Industrial Botany*. 2019. V. 19. № 1. P. 34–46 (in Russ).
- Bradshaw M., Braun U., Götz M., Takamatsu S.* Taxonomy and phylogeny of the *Erysiphe lonicerae* complex (*Helotiales, Erysiphaceae*) on *Lonicera* spp. *Fungal Systematics and Evolution*. 2020a. V. 7. P. 49–65.
<https://doi.org/10.3114/fuse.2021.07.03>
- Bradshaw M., Braun U., Meeboon J., Tobin P.* Phylogeny and taxonomy of powdery mildew caused by *Erysiphe* species on *Corylus* hosts. *Mycologia*. 2021. V. 113. P. 459–475.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1837568>
- Bradshaw M., Braun U., Pfister D.H.* Powdery mildews on *Quercus*: A worldwide distribution and rediscovered holotype provide insights into the spread of these ecologically important pathogens. *Forest Pathology*. 2022. P. e12742.
<https://doi.org/10.1111/efp.12742>
- Bradshaw M., Braun U., Wang S. et al.* Phylogeny and taxonomy of powdery mildew on *Viburnum* species. *Mycologia*. 2020b. V. 112 (3). P. 616–632.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1739508>
- Braun U.* Some critical notes on the classification and the generic concept of the *Erysiphaceae*. *Schlechtendalia*. 1999. V. 3. P. 48–54.
- Braun U., Cook R.T.A.* Taxonomic manual of the *Erysiphales* (powdery mildews). CBS Biodiversity series. V. 11. Utrecht, APS Press, 2012.
- Braun U., Takamatsu S.* Phylogeny of *Erysiphe*, *Microsphaera*, *Uncinula* (*Erysiphaceae*) and *Cystotheca*, *Podospaera*, *Sphaerotheca* (*Cystothecaceae*) inferred from rDNA ITS sequences – some taxonomic consequences. *Schlechtendalia*. 2000. V. 4. P. 1–33.
- Bulgakov T.S.* Invasions of alien phytopathogenic fungi in the south of the European part of Russia in the 21st century: powdery mildew fungi on trees and shrubs. X Readings in memory of O.A. Kataev. Dendrobiont invertebrates and fungi and their role in forest ecosystems. V. 2. Phytopathogenic fungi, issues of pathology and forest protection. Mater. intern. conf. (St. Petersburg, October 22–25, 2018). Ed. D.L. Musolin and A.V. Selikhovkin. St. Petersburg: SPbGLTU, 2018, pp. 11–12 (in Russ.).
- Bulgakov T.S., Karpun N.N.* Finds of powdery mildew fungi, previously unknown for the European part of Russia, affecting ornamental trees and shrubs in the parks of Sochi. Actual problems and prospects for the integrated protection of fruit, ornamental and forest crops: Mater. intl. scientific-practical conf. (Yalta, October 12–16, 2020). Simferopol: ARIAL, 2020. P. 93–98 (in Russ.).
- Bulgakov T.S., Shiryaev A.G.* New finds of phyllostrophic plant pathogenic microfungi in Ekaterinburg city and its suburbs. *Mikologia i fitopatologiya*. 2021. V. 55 (6). P. 405–410.
<https://doi.org/10.31857/S0026364821060064>
- Bulgakov T.S., Vasilyev N.P., Zmitrovich I.V.* Summarizing of 10-years investigation on mycobiota of alien trees and shrubs in arboretum of the “Otradnoye” Research Station of the Komarov Botanical Institute. Botany: history, theory, practice: Proceedings of the Intern. scientific conf. St. Petersburg, 2014, pp. 31–39 (in Russ.).
- Cherepanova N.P., Cherepanov P.S.* Keybook for powdery mildews fungi (*Erysiphales*) of the North-West of Russia. Saint Petersburg, Innovation center for plant protection, 2004 (in Russ.).
- Churakov B.P., Hüseyin E.S., Seljuk F. et al.* Synopsis of powdery mildews biota on forest trees and shrubs of Ulyanovsk Region (Russia) and Düzce Province (Turkey). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2018. V. 52 (1). P. 30–37 (in Russ.).
- Darsaraei H., Khodaparast S.A., Takamatsu S. et al.* Phylogeny and taxonomy of the *Erysiphe adunca* complex (*Erysiphaceae, Helotiales*) on poplars and willows. *Mycol. Progress*. 2021. V. 20. P. 517–537.
<https://doi.org/10.1007/s11557-021-01688-7>
- Demidova Z.A.* Overview of diseases of cultivated and wild plants in Ural Oblast. *Bull. Uraloblz. 1925*. V. 10. P. 9–20 (in Russ.).
- Desprez-Loustau M.-L.* Alien fungi of Europe. In: Handbook of alien species in Europe. Invading Nature-Springer Series in Invasion Ecology. Springer, Utrecht, 2009. P. 15–28.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8280-1_2
- Farr D.F., Rossman A.Y.* Fungal databases, U.S. National Fungus Collections, ARS, USDA. <https://nt.ars-grin.gov/fungal-databases> Accessed 01.06.2022.
- Gorlenko M.V.* Powdery mildews of Moscow Region (Family *Erysiphaceae*). Publ. House of MSU, Moscow, 1983 (in Russ.).
- Heluta V.P.* The fungal flora of Ukraine. Powdery mildews. Kiev, Nauk. dumka, 1989 (in Russ.).
- Heluta V.P., Gorlenko M.V.* *Microsphaera palczewskii* Jacz. in USSR. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1984. V. 18 (3). P. 177–182 (in Russ.).
- Heluta V.P., Gorlenko M.V.* On the taxonomy and distribution of *Microsphaera van-bruntiana* Ger. in the European part of the USSR. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Dep. Biol.* 1981. V. 86 (3). P. 117–124 (in Russ.).
- Heluta V.P., Makarenko N.V., Al-Maali G.A.* First records of *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales, Ascomycota*) on *Corylus avellana* in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*. 2019. V. 76 (3). P. 252–259.
<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.252>
- Johnston P.R., Quijada L., Smith C.A. et al.* A multigene phylogeny toward a new phylogenetic classification of *Leo-*

- tiomyces*. IMA Fungus. 2019. V. 10 (1). P. 1–22. <https://doi.org/10.1186%2Fs43008-019-0002-x>
- Kapustin V.G., Kornev I.N.* Geography of Sverdlovsk Region: manual for the basic and middle school. Sokrat, Ekaterinburg, 2006 (in Russ.).
- Karelina E.D.* The first report about powdery mildew in Ekaterinburg. Bulletin of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. 2017. V. 200 (2). P. 15–19 (in Russ.).
- Keys to vascular plants of the Middle Urals. Nauka, Moscow, 1994 (in Russ.).
- Leskinen P., Lindner M., Verkerk P.J. et al.* Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us 11. Joensuu, European Forest Institute, 2020.
- Meeboon J., Takamatsu S., Braun U.* Morphophylogenetic analyses revealed that *Podosphaera tridactyla* constitutes a species complex. Mycologia. 2020. V. 112 (2). P. 244–266. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1698924>
- Mycobank [A nomenclatural database]. International Mycological Association, 2021. <http://www.mycobank.org>. Accessed 01.06.2022.
- Pentin A.P.* Pests and diseases of urban green spaces in Sverdlovsk Region and measures to combat them. Sverdlovsk, Ural Experimental Station of Greening, 1939 (in Russ.).
- Popov E.S., Morozova O.V., Kotkova V.M. et al.* Preliminary list of *Fungi* and *Myxomycetes* of Leningrad Region. Treeart LLC, St. Petersburg, 2007.
- POWO: Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org>. Accessed 01.06.2022.
- Rakhimova E.V., Nam G.A., Ermekova B.D.* A brief illustrated guide to powdery mildew fungi in Kazakhstan and border areas. Novosibirsk, CRNS Publ. House, 2014 (in Russ.).
- RIHMI-WDC. Federal service for hydrometeorology and environmental monitoring; RIHMI-WDC: Obninsk, Russia, 2022. <https://www.meteo.ru>. Accessed 01.06.2022.
- Schmidt A., Braun U.* Asexual morphs of powdery mildew species (*Erysiphaceae*) – new and supplementary morphological descriptions and illustrations. Schlechtendalia. 2020. V. 37. P. 30–79.
- Seko Y., Bolay A., Kiss L. et al.* Molecular evidence in support of recent migration of a powdery mildew fungus on *Syringa* spp. into Europe from East Asia. Plant Pathol. 2008. V. 57. P. 243–250.
- Shiryayev A.G.* Changes in mycobiota of Ural-and-Siberian region under global warming and anthropogenic impact. Bulletin of ecology, forest science and landscape science. 2009. № 9. P. 37–47 (in Russ.).
- Shiryayev A.G., Zmitrovich I.V., Bulgakov T.S. et al.* Global warming favors the development of a rich and heterogeneous mycobiota on alien vines in a boreal city under continental climate. Forests. 2022. V. 13 (2). P. 323. <https://doi.org/10.3390/f13020323>
- Stepanova N.T., Sirko A.V.* Flora of ascomycetes and imperfect fungi of the Urals. In: Spore plants of the Urals: Proc. Inst. Ecol. Plant and Animals. Iss. 70. Sverdlovsk, UF AS USSR, 1970. P. 3–52 (in Russ.).
- Takamatsu S., Braun U., Limkaisang S. et al.* Phylogeny and taxonomy of the oak powdery mildew *Erysiphe alphitoides* sensu lato. Mycological Research. 2007. V. 111 (7). P. 809–826. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.05.013>
- Takamatsu S., Shiroya Y., Seko Y.* Geographical and spatial distributions of two *Erysiphe* species occurring on lilacs (*Syringa* spp.). Mycoscience. 2016. V. 57 (5). P. 349–355.
- Tomoshevich M.A.* Formation of pathocomplexes of woody plants during introduction in Siberia: Diss. ... Dr. Biol. Novosibirsk, 2015 (in Russ.).
- Tretyakova A.S.* Regularities of distribution of alien plants in anthropogenic habitats of Sverdlovsk oblast. Russian Journal of Biological Invasions. 2016. T. 7 (1). P. 77–83. <https://doi.org/10.1134/S2075111716010100>
- Yachevsky A.A.* Pocket keybook of fungi. Part 2: Powdery mildew fungi. Leningrad, 1927 (in Russ.).
- Благовещенская Е.Ю.* (Blagoveshchenskaya) Фитопатогенные микромицеты Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2014. Т. 69. № 2. С. 42–45.
- Бондаренко-Борисова И.В., Булгаков Т.С.* (Bondarenko-Borisova, Bulgakov) Дендротрофные мучнисторосяные грибы (*Erysiphaceae*) Донецкой городской агломерации (Донецкая область) // Промышленная ботаника. 2019. Вып. 19. № 1. С. 34–46.
- Булгаков Т.С.* (Bulgakov) Инвазии чужеродных фитопатогенных грибов на юге европейской части России в XXI веке: мучнисторосяные грибы на деревьях и кустарниках // X Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Т. 2. Фитопатогенные грибы, вопросы патологии и защиты леса. Матер. междунар. конф. (Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г.). Под ред. Д.Л. Мусолина и А.В. Селиховкина. СПб.: СПбГЛТУ, 2018. С. 11–12. <https://doi.org/10.21266/SPBFTU.2018.KATAEV.2>
- Булгаков Т.С., Васильев Н.П., Змитрович И.В.* (Bulgakov et al.) Итоги 10-летнего обследования микобиоты пород-интродуцентов дендрария научно-опытной станции “Отрадное” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН // Ботаника: история, теория, практика: труды Междунар. науч. конф. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ “ЛЭТИ”, 2014. С. 31–39.
- Булгаков Т.С., Карпун Н.Н.* (Bulgakov, Karpun) Находки ранее неизвестных для европейской части России мучнисторосяных грибов, поражающих декоративные деревья и кустарники в парках Сочи // Актуальные проблемы и перспективы интегрированной защиты плодовых, декоративных и лесных культур: Матер. междунар. научн.-практ. конф. (Ялта, 12–16 октября 2020 г.). Симферополь: ИТ “Ариал”, 2020. С. 93–98.
- Гелюта В.П.* (Heluta) Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. Киев: Наукова думка, 1989. 256 с.
- Гелюта В.П., Горленко М.В.* (Heluta, Gorlenko) *Microsphaera palczewskii* Jacz. в СССР // Микология и фитопатология. 1984. Т. 18. № 3. С. 177–182.
- Гелюта В.П., Горленко М.В.* (Heluta, Gorlenko) К систематике и распространению *Microsphaera vanbruntiana* Gec. в европейской части СССР // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. 1981. Т. 86. № 3. С. 117–124.

- Горленко М.В. (Gorlenko) Мучнисторосяные грибы Московской области (Семейство Erysiphaceae). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 72 с.
- Демидова З.А. (Demidova) Краткий обзор болезней культурных и дикорастущих растений в Уральской области // Бюллетень УралОблЗУ. 1925. № 10. С. 9–20.
- Капустин В.Г., Корнев И.Н. (Kapustin, Kornev) География Свердловской области: учеб. пособие для осн. и сред. шк. Екатеринбург: Сократ, 2006. 400 с.
- Карелина Е.Д. (Karelina) Первое сообщение о мучнисторосяных грибах города Екатеринбурга // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2017. Т. 200 (2). С. 15–19.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала (Key). М.: Наука, 1994. 524 с.
- Пентин А.П. (Pentin) Вредители и болезни городских зеленых насаждений Свердловской области и меры борьбы с ними. Свердловск: Уральская опытная станция зеленого строительства АКХ при СНК РСФСР, 1939. 62 с.
- Рахимова Е.В., Нам Г.А., Ермекова Б.Д. (Rakhimova et al.) Краткий иллюстрированный определитель мучнисторосяных грибов Казахстана и приграничных территорий. Новосибирск: Изд-во ЦРНС, 2014. 129 с.
- Степанова Н.Т., Сирко А.В. (Stepanova, Sirko) К флоре сумчатых и несовершенных грибов Урала. Спорывые растения Урала: Тр. инст. экол. раст. и жив. Вып. 70. Свердловск: УФ АН СССР, 1970. С. 3–52.
- Томошевич М.А. (Tomoshevich) Формирование патоккомплексов древесных растений при интродукции в Сибири: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2015. 32 с.
- Черепанова Н.П., Черепанов П.С. (Cherepanova, Cherepanov) Определитель мучнисторосяных грибов (пор. Erysiphales) Северо-Запада России: уч. пособ. СПб.: Инновац. центр защиты раст., 2004. 80 с.
- Чураков Б.П., Хусейин Э.С., Сельчук Ф. и др. (Churakov et al.) Конспект биоты мучнисторосяных грибов деревьев и кустарников Ульяновской области (Россия) и провинции Дюздже (Турция) // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 1. С. 30–37.
- Ширяев А.Г. (Shiryayev) Изменения микобиоты Урало-Сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С. 37–47.
- Ячевский А.А. (Yachevsky) Карманный определитель грибов. Ч. 2: Мучнисторосяные грибы. Л.: Глав. Бот. сад., 1927. 626 с.

Мучнисторосяные грибы (*Erysiphaceae*) на древесных растениях в городских местообитаниях Свердловской области (Россия)

Т. С. Булгаков^{1, #}, А. Г. Ширяев^{2, ##}

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

² Субтропический научный центр Российской академии наук, Сочи, Россия

#e-mail: ascomycologist@yandex.com

##e-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

По результатам авторских исследований и ревизии предыдущих сведений установлен современный видовой состав и составлен первый аннотированный список мучнисторосяных грибов на древесных растениях в городских местообитаниях Свердловской обл. (г. Екатеринбурга и нескольких городов области). Всего в настоящее время выявлено 29 видов *Erysiphaceae*, среди которых большинство относится к роду *Erysiphe* (17 видов), а остальные распределяются между родами *Podosphaera* (7), *Phyllactinia* (3) и *Sawadaea* (2). Шесть видов выявлены в Свердловской обл. впервые: *Erysiphe ehrenbergii*, *E. euonymi*, *E. lonicerae*, *E. viburni*, *Podosphaera myrtillina*, and *P. spiraeae*. Почти половина всех выявленных видов (14 из 29) являются чужеродными для Свердловской обл., при этом 6 видов могут рассматриваться как инвазивные, из которых 2 вида происходят из Северной Америки (*Erysiphe necator* and *Podosphaera mors-uvae*) и 4 вида – из Восточной Азии (*Erysiphe alphitoides*, *E. corylacearum*, *E. palczewskii*, and *E. vanbruntiana*), а еще 8 видов могут рассматриваться как непреднамеренно интродуцированные из соседних регионов вместе с их растениями-хозяевами. Развитие большинства отмеченных видов *Erysiphaceae* приходится на период с середины июня до конца сентября. Большинство видов (25 из 29) развиваются как в стадии анаморфы, так и телеоморфы, и только 4 вида (*Erysiphe aquilegiae*, *E. necator*, *Podosphaera ramosa* и *P. spiraeae*) отмечены исключительно в стадии анаморфы.

Ключевые слова: биоразнообразие грибов, городские насаждения, Россия, Урал, чужеродные виды

БИОРАЗНООБРАЗИЕ,
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.28 : 581.95

SUILLUS PALUSTER AND S. OCHRACEOROSEUS (BOLETALES) IN NORTH ASIA© 2022 E. A. Zvyagina^{a,b,*}, N. A. Sazanova^{c,**}, and T. M. Bulyonkova^{d,***}^aLomonosov Moscow State University, 119991 Moscow, Russia^bYugra State University, 628012 Khanty-Mansiysk, Russia^cInstitute of Biological Problems of the North of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, 685000 Magadan, Russia^dA.P. Ershov Institute of Informatics Systems, 630090 Novosibirsk, Russia

*e-mail: mycena@yandex.ru

**e-mail: nsazanova_mag@mail.ru

***e-mail: ressaure@gmail.com

Received March 25, 2022; revised April 25, 2022; accepted June 7, 2022

Specimens belonging to the *Suillus paluster* complex from North Asia and North America were analyzed. A molecular phylogeny of the ITS and *TEF1 α* sites indicates that two species from the *S. paluster* complex have a part of their range in North Asia. Most of the analyzed Asian specimens previously identified as *S. paluster* should be attributed to the Asian population of *S. ochraceoroseus*. The latter is distinguished by large fleshy fruiting bodies, bright pink, sometimes ochre scales and bitter taste. Based on the geography of collections and genetic sequences of ITS and *TEF1 α* , *S. ochraceoroseus* is distributed throughout the Asian part of Russia, as well as in Japan and China. Separate collections of this species were made in the European part of Russia in association with *Larix sibirica* plantings. According to the protologue, *Suillus paluster* has small fruiting bodies with large-pored, ribbed hymenophore and mild, slightly sour taste. In Eurasia, its presence was confirmed by molecular genetic methods in Eastern Siberia (Yakutia), the Far East (Magadan region) and in northern China. For the territory of Russia, *S. ochraceoroseus* is recorded for the first time. Descriptions of the morphology of collection specimens of *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* from North Asia are provided. The Asian – Western North American disjunction of the range of *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* is discussed.

Keywords: Beringia, biogeography, species range disjunction, *Larix*, mycorrhiza, phylogeny, *Suillaceae*, taxonomy

DOI: 10.31857/S0026364822050129

INTRODUCTION

Suillus paluster (Peck) Kuntze and *S. ochraceoroseus* (Snell) Singer are two phylogenetically close and morphologically similar species. Both species have a non-viscid pileus covered with fibrillose squamules, a decurrent radiating hymenophore, and a vanishing membranous ring. *S. ochraceoroseus* was described by Walter Henry Snell in 1941 from Idaho in the American Northwest as *Boletinus ochraceoroseus* Snell. The characteristic features of this species are large fleshy fruiting bodies of pink-ochre color and bitter taste, which is enhanced by heat treatment. The North American population of this species is possibly localized in the northwest of the continent (Washington, Montana, Idaho, Oregon in USA and Alberta, British Columbia, and Canadian Northwest Territories in Canada (Snell, 1941; Pomerleau, Smith, 1962; GBIF, 2022a; Mycoportal, 2022). Specimens collected in the northwest of North America are associated with tamarack (*Larix lyallii* Parl. and *Larix occidentalis* Nutt.). Collections outside this area are rare and were made in the artificial plantation of the western American larches (Nguyen et al., 2016; GenBank ID KX213794).

Suillus paluster was described as *Boletus paluster* Peck by Charles Horton Peck in 1870 (Peck, 1872) from State of New York in the northeastern United States. This species is characterized by slender and small fruitbodies with red scales, a strongly radiating hymenophore with pronounced radial ribs and very large angular pores, a rather thin stem and slightly sour taste. *Suillus paluster* occurs in northeastern North America and associated with *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch. (Peck, 1872, Pomerleau, 1964; Mycoportal, 2022).

Suillus paluster occurrences were repeatedly published from the territory of Russia from the north of the European part to Siberia and the Far East (Bolshakov et al., 2021).

We analyzed herbarium specimens from North Asia stored at LE, YSU, and MAG herbaria as well as our own collections and images of observations and specimens presented at GBIF and Mycoportal. (GBIF, 2022b; Mycoportal, 2022). A preliminary visual revision of the collections and observations of *S. paluster* from northeastern Eurasia (European Russia, Siberia, Far East, northern China) showed the presence of two

morphological types among them: similar to the protologue of *S. paluster* and similar to the protologue of *S. ochraceoroseus*. We assumed that instead of one *S. paluster* species, two species, *S. paluster* and *S. ochraceoroseus*, may be present. In this case, we can observe two types of range disjunction in the species complex: the temperate Asian – East American disjunction in the range of *S. paluster* and the temperate Asian – West American disjunction in the range of *S. ochraceoroseus*.

The purpose of this work was a phylogenetic verification of the presence of two species – *S. paluster* and *S. ochraceoroseus* in North Asia, and the study of their phylogeographic relationships.

MATERIALS AND METHODS

The specimens collected by the authors in Subpolar Urals, Western Siberia and the Far East of Russia, as well as herbarium collections stored in the herbariums of Canadian National Mycological Herbarium – AAFC (DAOM), Institute of the Biological Problems of the North, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (MAG), Komarov Botanical Institute (LE), Royal Ontario Museum (TRTC), University of Michigan (MICH), Yugra State University (YSU) were analyzed.

Macroscopic descriptions were based on the study of both fresh and dried material as well as on photographs. Microstructures were observed at $\times 400$ and $\times 1000$ in squash preparations in 5% KOH, Congo Red, and Melzer's reagent. Up to 30 basidiospores, 10 cystidia, and 10 terminal elements of pileipellis per specimen were measured to obtain descriptive statistics. Measurements were made in ToupView V.3.7 (Touptek Photonics) calibrated by an OMP object-micrometer (LOMO). Dimensions are given as (abs min) average min – average max (abs max), Q = average min – average max quotient (length/width ratio).

The color description is given in the RGB color model according to the cell fill mixer in MS Excel.

PCR ITS1–5.8S–ITS2 products were obtained without DNA extraction using the standard protocol of Thermo Scientific Phire Tissue Direct PCR Master Mix kit and amplification with ITS1-F and ITS4-B primers (Gardes, Bruns, 1993). For the PCR *TEF1 α* products primers EF1-983F and EF1-1567R (Rehner, Buckley, 2005) were used. Amplified products were sequenced using BigDyeH Terminator 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Foster City, California). The sequences were assembled in CodonCode Aligner V.9.0.1 (CodonCode Corporation) and manually interpreted to correct the ambiguous bases.

For phylogenetic inferences, 33 ITS sequences were used, of which 9 were obtained by the author in the course of this work, the rest were downloaded from the international NCBI GenBank database, as well as 22 *TEF1 α* sequences (19 downloaded from NCBI GenBank and 3 obtained by the authors). GenBank ID, Herbarium Numbers and Country of origin are

listed in Table 1. The datasets were aligned in MAFFT online v. 7 (<http://mafft.cbrc.jp/alignment/server>) (Kato et al., 2019). Phylogenetic differences were measured using Hamming dissimilarity in UGENE v.37 (Okonechnikov et al., 2012) in the ITS (33 sequences, 509 bp including alignment gaps) and *TEF1 α* (22 sequences, 506 bp including alignment gaps) datasets. ITS and *TEF1 α* Bayesian phylogenetic trees (Fig. 1a, 2) were generated in BEAST v1.10.4 (Suchard et al., 2018) using the GTR + I + G model, strict model of molecular clock without calibration, random starting tree and 10 million generations. Bayesian phylogeographic tree ITS (20 sequences, 501 bp including alignment gaps), was generated in BEAST v2.6.4 (Drummond, Bouckaert, 2014), using bModelTest (Bouckaert, Drummond, 2017), 10 M of generations.

RESULTS

Phylogenetic analyses of ITS and *TEF1 α* regions show a well-supported *S. ochraceoroseus/S. paluster* clade in both trees. Both species are also represented by well-supported subclades. The latter, in turn, diverge into groups corresponding to American and Asian populations. ITS and *TEF1 α* trees have the same topology (Figs 1, 2). The Hamming distance between species clades of *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* are 1–2% according to ITS (4–9 bp from 506), according to *TEF1 α* 1% (4–6 bp from 509). However, the interspecific and intraspecific distance may overlap and depend on geography. *S. ochraceoroseus/S. paluster* clade is part of the boletoid group, which also includes other species with similar morphology, *S. cavipes* (Klotzsch) A.H. sm. et Thiers and *Suillus asiaticus* (Singer) Kretzer et T.D. Bruns, formerly belonging to the section *Boletinus* (Smith and Thiers, 1964). *S. cavipes* is the closest sister species, Hamming distance from *S. ochraceoroseus/S. paluster* clade (ITS) is 4% (18–20 bp). The Hamming distance (ITS) to the most externally similar species, *S. asiaticus*, is 5% (23–28 bp).

Morphological features of the species *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* are presented in Table 2. Images of fruiting bodies in situ are shown in Fig. 3. Microstructures demonstrating interspecies diagnostically important differences between *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* are shown in Fig. 4.

Species from sister clades of *S. cavipes* and *S. asiaticus* differ from *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* in having a hollow stipe. *S. phyloictus* Rui Zhang, X.F. Shi, P.G. Liu et G.M. Muell. and *S. spraguei* (Berk. et M.A. Curtis) Kuntze, also having a dry scaly brown-red surface of the cap and stem, are distinguished by a wooly fibrous partial veil, pubescent stipe, brown in KOH cystidia, collected in bundles and immersed in gelatinous exudate.

Analysis of Asian and American specimens showed that *S. paluster* differs from *S. ochraceoroseus* in slender fruiting bodies, prominent radial ribs of the hymenophore protruding over very large pores up to 5 mm,

Table 1. Molecular sequences used in this study

Taxonomic name**	Herbarium numbers*	ITS	TEF	Country (Province)
<i>Boletales</i> sp.	B3001	KY826105	–	Canada
<i>Boletinus asiaticus</i>	NSK1014446	MT302580	–	Russia (Altay)
<i>Rhizopogon luteorubescens</i>	MICH5462	NR119471	–	USA (Idaho)
<i>Rh. nigrescens</i>	MB06-070	–	GU187744	USA (Massachusetts)
<i>Suillus 'paluster'</i>	YSU-F-11781	MK573966	–	Russia (KhMAO)
<i>S. 'paluster'</i>	HKAS56229	KT964674	KU721583	China (Jiling)
<i>S. 'paluster'</i>	HKAS63134	KT964671	KU721586	China (Heilongjiang)
<i>S. 'paluster'</i>	HKAS63138	–	KU721579	China (Jiling)
<i>S. 'paluster'</i>	HKAS63187	KU721252	KU721580	China (Heilongjiang)
<i>S. 'paluster'</i>	KUN-HKAS63138	KT964672	–	China (Jiling)
<i>S. 'paluster'</i>	LE262192	MK573968	–	Russia (Kamchatka)
<i>S. 'paluster'</i>	SugaSp	AB284451	–	Japan (Nagano)
<i>S. 'paluster'</i>	HKAS54411	KT964675	KU721581	China (Jiling)
<i>S. 'paluster'</i>	LE216155	MK573971	–	Russia (Leningrad)
<i>S. 'paluster'</i>	YSU-F-11775	MK573964	–	Russia (KhMAO)
<i>S. asiaticus</i>	F1128638	KU721247	KU721570	China (Jiling)
<i>S. asiaticus</i>	QXW2408	AF166504	–	China
<i>S. asiaticus</i>	HKAS63202	–	KY039441	China (Inner Mongolia)
<i>S. asiaticus</i>	LE-F-315925	KU059558	–	Russia (KhMAO)
<i>S. asiaticus</i>	LE-F-315926	KU059559	–	Russia (KhMAO)
<i>S. cavipes</i>	HKAS71862	–	KU721576	China (Sichuan)
<i>S. cavipes</i>	KUN-HKAS63148	–	KT964655	China (Heilongjiang)
<i>S. cavipes</i>	QXW2406, F1121457	AF166506	–	China (Jiling)
<i>S. cavipes</i>	TDB646	–	KU721572	USA (Michigan)
<i>S. cavipes</i>	SDR NAMA 2017-096	MK575433	–	USA (Wisconsin)
<i>S. luteus</i>	TENN060949	–	KU721608	New Zealand
<i>S. luteus</i>	TRH260	–	KU721609	Ecuador (Salinas)
<i>S. luteus</i>	UP531	DQ658862	–	Sweden
<i>S. ochraceoroseus</i>	F1186906	KU721258	KU721584	USA (Idaho)
<i>S. ochraceoroseus</i>	S191	KX213794	–	USA (Columbia DC)***
<i>S. ochraceoroseus</i>	MICH SAR84-137	L54093 (a)	KU721585 (b)	USA (Washington)
<i>S. paluster</i>	4438	KM248954	–	Canada (Quebec)
<i>S. paluster</i>	MN189	KX213717	–	USA (Minnesota)
<i>S. paluster</i>	HKAS63135	–	KU721582	China (Heilongjiang)
<i>S. paluster</i>	MAG4716	ON623672	ON637149	Russia (Magadan)

Table 1. (Contd.)

Taxonomic name**	Herbarium numbers*	ITS	TEF	Country (Province)
<i>S. paluster</i>	MAG4957	ON623673	ON637150	Russia (Magadan)
<i>S. paluster</i>	MAG5845	ON623674	ON637151	Russia (Magadan)
<i>S. paluster</i>	MQ18R122-QFB30638	MN992280	–	Canada (Quebec)
<i>S. paluster</i>	TRTC156531	JN021098	–	Canada (Quebec)
<i>S. spectabilis</i>	TDB641	–	KU721596	USA (Michigan)
<i>S. tridentinus</i>	HKAS72141	–	KU721663	Italy (Trentino)
<i>S. viscidus</i>	MW855905	MZ148547	–	China
<i>S. viscidus</i>	HKAS72139	–	KU721677	Italy (Lombardia)
Uncultured Suillus	–	HM044503	–	Italy
Uncultured Suillus	–	HM044472	–	Italy

Notes. Newly generated sequences are given in bold. *Herbaria and personal collections: Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (NSK), Cryptogamic Herbarium of Kunming Institute of Botany (HKAS), Field Museum of Natural History (F), Institute of the Biological Problems of the North, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (MAG), Komarov Botanical Institute (LE), Laurentian Forestry Centre, Canadian Forest Service (QFB), Norwegian University of Science and Technology (TRH), Royal Ontario Museum (TRTC), T.D. Bruns (TDB), University of Michigan (MICH), University of Tennessee Herbarium (TENN), Yugra State University (YSU). **Taxonomic names are given as they are given in the names of sequences and herbarium specimens in GenBank. ***In a planted patch of Western American larch (*Larix lyallii*).

wider ellipsoid spores, and the structure of the pileipellis (Fig. 5). *S. paluster* has trichoderm from free septate hairs with elongated pointed ends, *S. ochraceoroseus* has plagiotrichoderm from glued septate hyphae, sometimes with pointed ends. The scales on the surface of the cap of *S. ochraceoroseus* are formed by raised patches of glued hyphae of the pileipellis. In addition, there are a number of less obvious differences. The color of the surface of the fruit bodies of *S. paluster* is more evenly red without changing from pink to ochre, the flesh is more yellow, the taste is mild without bitterness, the preferred habitats are wet, waterlogged with sphagnum.

S. ochraceoroseus is varying degrees of pink-buff with light yellow, sometimes bluish flesh, slightly bitter to acrid taste, and grows in a variety of environmental conditions.

We did not find significant intraspecific differences in morphological characters between populations from North Asia and North America.

Pronounced and stable morphological differences between species *S. paluster* and *S. ochraceoroseus* may indicate the genetic isolation. However, in this case, morphological differences are combined with a relatively small genetic distance between species with a comparable distance between populations of the same species. According to Genealogical concordance phylogenetic species recognition (GCPSR) (Taylor et al., 2000), the concordance of trees of different genes at the junction of species level branches arises as a result of the fixation of previously polymorphic loci due to genetic isolation and is a reliable criterion for species rec-

ognition. Therefore, despite the fact that the nucleotide differences between the sequences of *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* do not reach the psychological threshold of 3%, the concordance of the ITS and *TEF1 α* phylogenetic trees is at the level of the divergence of *S. ochraceoroseus* and *S. paluster*, good support for the branches of *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* in both trees, significant differences in the morphology of the hymenophore, spores, and pileipellis make it possible to distinguish between these species.

DISCUSSION

According to the ITS phylogeographic tree (Fig. 5), the separation of *S. ochraceoroseus* and *S. paluster* may have originated in North America. The sequences of the Northwestern American clade of *S. ochraceoroseus* share substitutions with the Asian clade of the species and the Northeast American clade of *S. paluster* and a similar Hamming distance (3–5 and 4–5 differences per 501 bp).

The distribution of the species is shown in Fig. 6. The American part of the range of *S. ochraceoroseus* is confined to the distribution of the two Western American larches, *Larix lyallii* and *L. occidentalis* (Little, 1971). An illustration of the modern distribution of larches can be seen in the article by Semerikov and Lascoux (1999). The modern range of these larches does not contact with the range of *L. laricina*, the host of *Suillus paluster*. However, the extant American larch populations originate from glacial refugia that were located south of the ice sheet (Whitlock, 1995). More da-

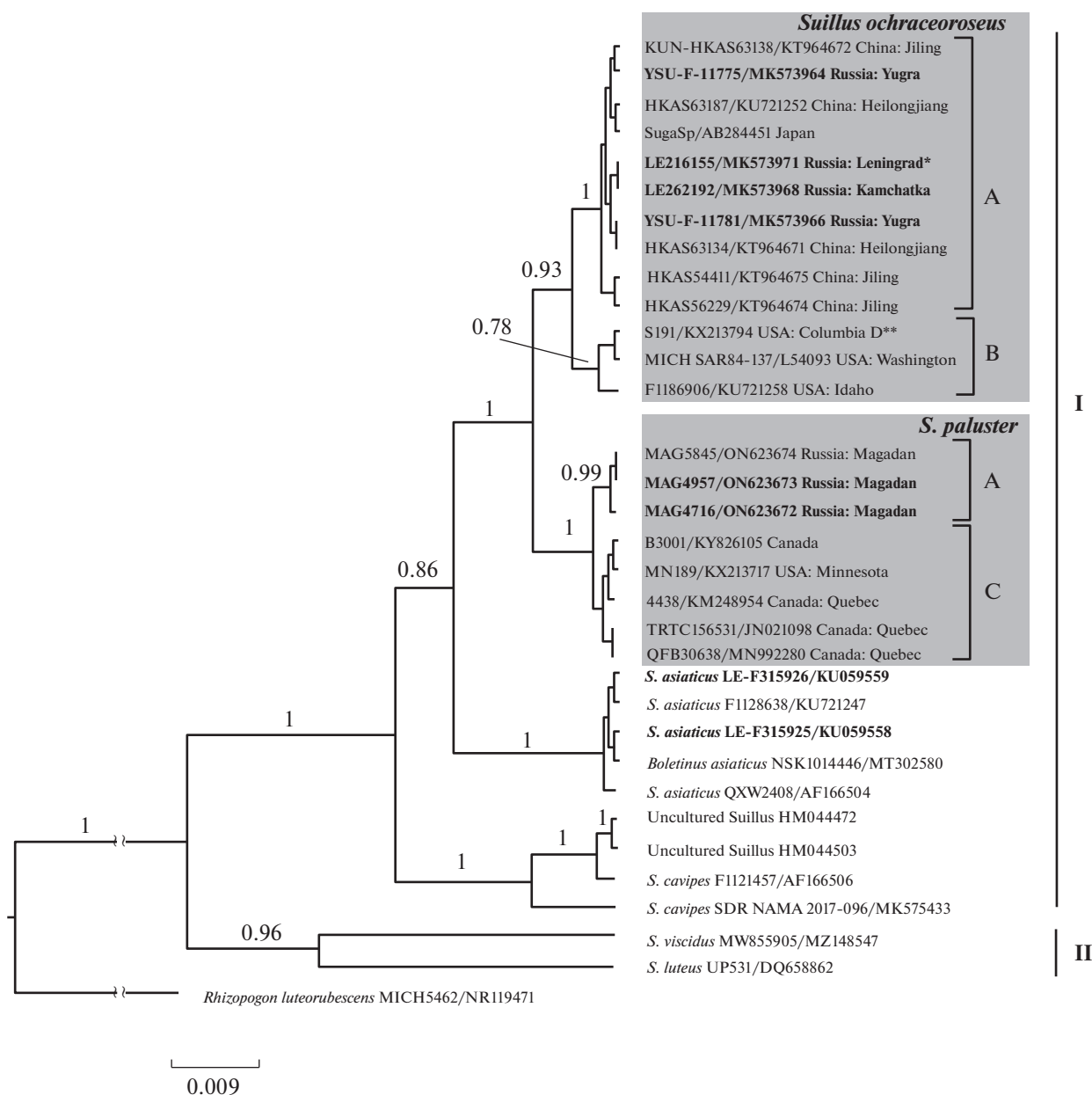


Fig. 1. Bayesian phylogenetic tree ITS, 10 M of generation, generated in BEAST v. 1.10.4, GTR + I + G model: I – *Boletinus* clade; II – *Suillus* clade. Specimens ecology and geography: A – North Asian larch range (*Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *L. cajanderi*, + *L. kaempferi*), B – West American larch range (*L. occidentalis*, *L. lyallii*), C – East American larch range (*L. laricina*). Posterior probability above the branches (below 0.6 not shown). Specimens voucher ID/GenBank ID. Country and region of origin and/or taxonomic name in leaves. Newly generated sequences are given in bold. *In the plantings outside of natural range of North Asian larch *Larix sibirica*. **In the plantings outside of natural range of West American larch *L. lyallii*.

ta from both North America and Eurasia are needed to reconstruct the migration pattern and timing. However, there is evidence that both North Asian lineages of *S. ochraceoroseus* and *S. paluster*, which apparently formed independently of each other, are derivatives from the two North American species (Fig. 3).

In the case of *S. ochraceoroseus*, we can see a well-supported North Asian lineage and a somewhat weaker lineage from western North America. The North Asian lineage is represented by sequences of specimens col-

lected in the western (Western Siberia), eastern (Kamchatka), and southern parts of North Asia (Northern China and Japan). The northwestern North American lineage of *S. ochraceoroseus* contains sequences of specimens collected in Idaho and Washington (USA). Both groups contain sequences of the ‘alien’ specimens, originating from other geographical regions. Together with the North Asian sequences, the MK573971 sequence of LE216155 collected in the artificial plantation of Asian larches [*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen., *L. sibirica* Ledeb.] Lindulovskaya Roshcha in the

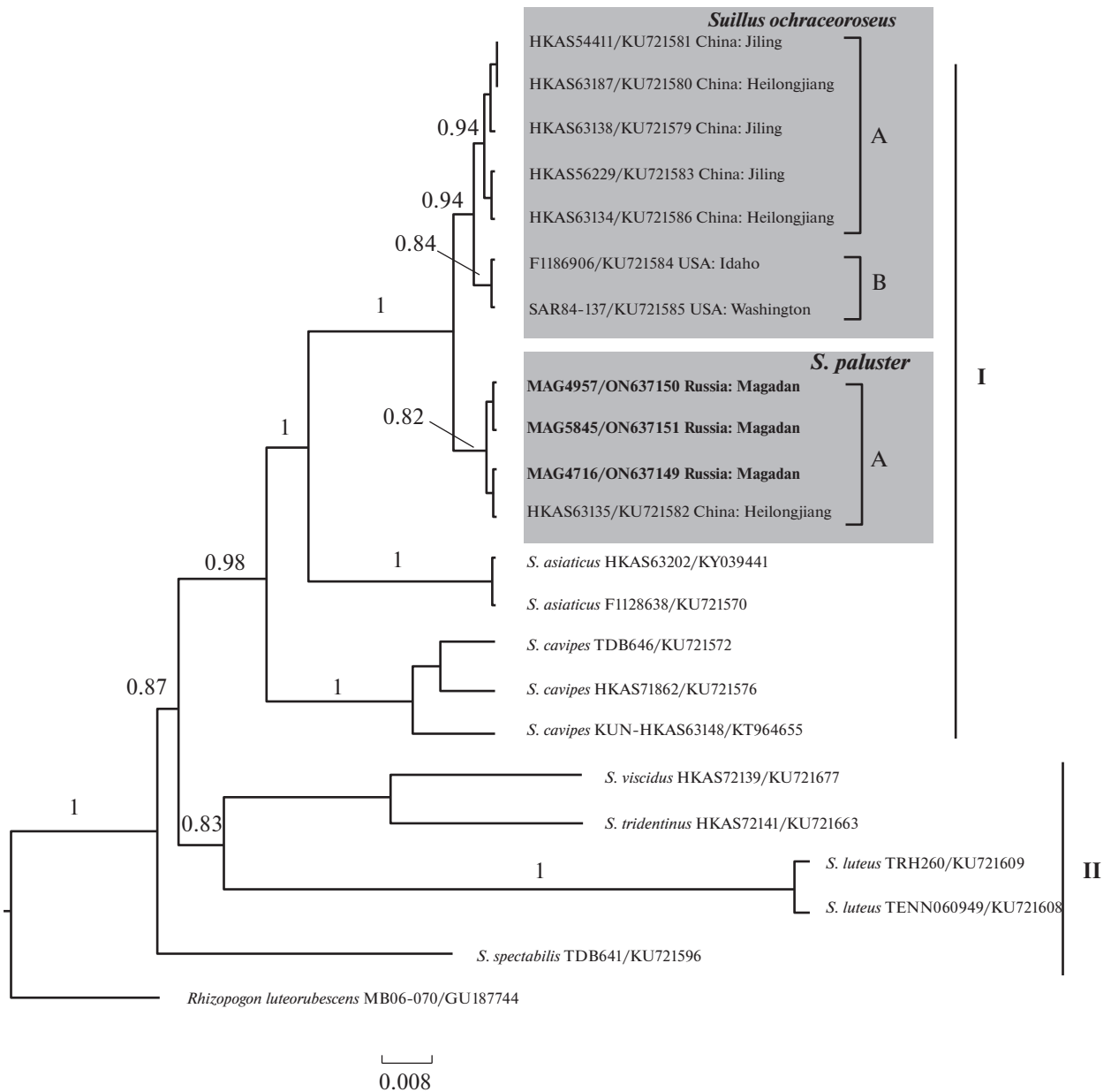


Fig. 2. Bayesian phylogenetic tree *TEF1α*, 10 M of generation, generated in BEAST v. 1.10.4, GTR+I+G model: I – *Boletinus* clade; II – *Suillus* clade. Specimens ecology and geography: A – North Asian larch range (*Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *L. cajanderi*, + *L. kaempferi*); B – West American larch range (*L. occidentalis*, *L. lyallii*). Posterior probability above the branches (below 0.6 not shown). Specimens voucher ID/GenBank ID, Country and region of origin or taxonomic name in leaves. Newly generated sequences are given in bold.

Leningrad Region (Russia) is grouped. The Northwest American lineage contains the KX213794 sequence of specimen S191 from the Washington (DC, USA), collected according to the annotation in the park under *L. lyallii* (Nguen et al., 2016). In both cases, the host plant grew outside the boundaries of its natural range.

The *Suillus paluster* clade in the ITS tree consists of a well-supported North Asian lineage and a weakly supported clade of northeastern North American specimen sequences.

Therefore, in one complex of closely related species, we can observe two examples of Asian – North American disjunction: temperate Asian – East American disjunct species *S. paluster* and temperate Asian – West American disjunct species *S. ochraceoroseus*.

According to a recent checklist of agaricoid and boletoid species in Russia (Bolshakov et al., 2021), *S. ochraceoroseus* is mentioned now for the first time.

Below we provide descriptions of the morphology of the Asian specimens of *S. paluster* and *S. ochraceoroseus*.

Table 2. Morphological features of the species *Suillus ochraceoroseus* and *S. paluster*

Characters	<i>S. ochraceoroseus</i>					<i>S. paluster</i>		
	Protologue (Snell, 1941)	NW N America (Pomerleau, Smith, 1962)	NW N America	N Asia	Protologue (Peck, 1872)	NE N America (Pomerleau, 1964)	NE N America	N Asia
Spore size, μm	8–9.5 × 2.8–3.3	7.5–9.5 × 2.5–3.2	6.2–8.0 × 2.3–3.6	(6.8) 7.6–10.3 (11.2) × (2.5) 2.8–3.6 (3.9)	8.5	9–14 (16) × 2.5–4 **	(7.0) 7.2–9.9 (10.1) × (3.0) 3.1–4.1 (4.3)	(6.2) 6.7–9.4 (9.7) × (3.1) 3.2–4.2 (4.6)
Spores shape	narrowly elliptical	subcylindric	subcylindric	subcylindric	elliptical	elliptical	elliptical	elliptical
Q	—	—	2–3.3	(2.2) 2.5–3.2 (3.5)	—	(1.9) 2.0–2.7 (2.9)	(1.4) 1.9–2.7 (2.9)	
Cystidia, μm	30–35 × 5–6, 50–55 × 5–7	46–58 × 6–8	38–90 × 6.2–9.1	(26.9) 35.7–71.4 (82.1) × (7.2) 7.7–11.8 (13.8)	—	(41) 48.7–87.0 (97.6) × (7.0)	(41.6) 56.0–80.7 (89.5) × (6.7) 7.7–10.2 (12.1)	
Cystidia shape	clavate to irregularly lageniform or hyphoid, hyaline	subcylindric to subventricose, obtuse to abruptly acute, hyaline in KOH, thin-walled, often flexuous	cylindric, hyaline or light yellow in KOH	cylindric, hyaline or light yellow in KOH	—	hyaline, thin-walled, mostly single and occasionally in small clusters, rarely incrustated around the base	cylindric, subcylindric, subclavated, hyaline or light yellow in KOH	cylindric, subcylindric, subclavated, hyaline or light yellow in KOH
Basidia, μm	—	28–34 × 4.5–5.5	—	(16.8) 20.2–28.7 (29.9) × (3.2) 5.0–7.4 (8.3)	—	15–25 × 5–7	(18.1) 20.2–27.0 (33.7) × (4.3) 5.3–6.4 (7.3)	
Pileipellis, μm	—	8–11	—	(40) 51.1–92.2 (99.0) × (8.84) 9.8–18.2 (20.3)	—	—	terminal cells: (30.1) 36.9–91.5 (106) × (7.1) 8.2–18.7 (20.8)	
Pileipellis morphology	—	cuticle of more compactly (then trama) interwoven hyphae, not otherwise differentiated except for red dissolved pigment which breaks down quickly in KOH	—	plagiotrichoderm, consisting of septate hyphae with pointed terminal hyphae, forming scales of tightly glued hyphae, other in KOH	—	trichoderm forming scales from bundles of individual long hairs swollen septate hyphae with elongated-pointed terminal cells, other in KOH	trichoderm forming scales from bundles of individual long hairs swollen septate hyphae with elongated-pointed terminal cells (30) 36.9–91.5 (106) × (7.1) 8.2–18.7 (20.8) μm , other in KOH	

Table 2. (Contd.)

Characters	<i>S. ochraceoroseus</i>				<i>S. paluster</i>			
	Protologue (Snell, 1941)	NW N America (Pomerleau, Smith, 1962)	NW N America	N Asia	Protologue (Peck, 1872)	NE N America (Pomerleau, 1964)	NE N America	N Asia
Clamp connection	—	absent	—	present	—	rarely found	present	present
Pileus diam, cm	6–14	8–15 (25)	****	6.5–11 (12)	1'–2' (2.5–5 icm)	2–5 (7)	****	1.5–4 (5)
Pileus surface	dry, fibrillose-squamulose	dry, fibrillose-squamulose	—	dry, fibrillose-squamulose	dry, floccose-tomentose	floccose-fibrillose to hairy squamulose, appearing somewhat viscid when fresh and during rainy periods, but soon dry	—	floccose-fibrillose to hairy squamulose
Pileus surface color	light rose with the fibrils or squamules buff	variable in color, often more or less bright lemon-yellow along the margin and pinkish beneath the fibrillose squamules on the disc, at times rose-pink to brick-red with little or no yellow visible or at times whitish from dense fibrillose covering	—	bright pink and ochre pink squamules on a light pink and yellow background	bright pinkish-red	bright red, carmine or scarlet and somewhat paler between squamules and fibrils	—	cherry scales on a light pink and bright yellow background
Pileus flesh	firm	thick, soft	—	thick, soft	thin	Context thickish at the disc, thin at the margin, rather soft	—	thin

Table 2. (Contd.)

Characters	<i>S. ochraceoroseus</i>				<i>S. paluster</i>		
	Protologue (Snell, 1941)	NW N America (Pomerleau, Smith, 1962)	N Asia	Protologue (Peck, 1872)	NE N America (Pomerleau, 1964)	NE N America	N Asia
Pileus flesh color	light yellow, unchanging	pale bright yellow, often with a pinkish red zone under fibrils, unchanging when bruised or showing a very slight change to bluish or greenish blue	light yellow, pinkish yellow, sometimes turns bluish	—	whitish, reddish near the pellicle, unchanged when broken	—	yellow
Hymenophore	decurrent, short, compound, radially arranged with separating veins much like <i>B.</i> porosus but less prominently so, 1–5 mm	5 mm thick, adnate to decurrent, boletinoid, pores elongated to mostly angular (2–5 × 1–2 mm), radially arranged to sublimate, compound	boletinoid, decurrent	tubes large, angular, slightly decurrent, formed by wider radiating lamellae and more narrow transversely connecting and anastomosing dissepiments	decurrent, 2–4 mm long, somewhat separable, soft, strongly boletinoid and compound with radial lines. Pores, angular, up to 4 mm diam, arranged in radiating and lamellate rows and separated by narrow walls or veins between the rows, dotted with small dark points when old and dry.	—	boletinoid, decurrent, with pronounced radial ribs, protruding above the pores by 1–2 mm, pores angular, elongated, up to 4–5 mm, look like anastomoses between the ribs
Hymenophore color	deep dull yellow, becoming deep yellowish-brown, not changing to blue, drying ochraceous to ochraceous-brown.	bright straw yellow to dull olive-ocher, finally becoming dingy brown	dull yellowish ocher	yellow, becoming ochraceous	at first greenish yellow, then greenish ochraceous or greenish gray, darkening in age; pores concolorous	—	ocher-yellow, darkening

Table 2. (Contd.)

Characters	<i>S. ochraceoroseus</i>				<i>S. paluster</i>			
	Protologue (Snell, 1941)	NW N America (Pomerleau, Smith, 1962)	NW N America	N Asia	Protologue (Peck, 1872)	NE N America (Pomerleau, 1964)	NE N America	N Asia
Stipe size, cm	4–6 × 2–3	3–5 × 1–3 cm	–	5–8 × 1–1.5 cm	2"–3" thick	3–4 (5) × 0.4–0.7	–	0.3–0.7 × 1.5–3
Stipe shape	tapering upward, often bent	thick, solid, subequal, often with subulobous base frequently flared apex	–	short cylindrical with flared apex	slender, solid	often flexuous or oblique, rather tough, enlarged at the base and forming a white floccose mass with sphagnum moss or other debris	–	cylindrical
Stipe surface	more or less reticulate or venose-reticulate, usually to annulus, sometimes reticulate below	unpolished or fibrillose below the annulus	–	In the upper part covered with a net of decurrent hymenophore, under the ring glabrous, dry	nearly smooth	reticulate at the apex, fibrillose-squamulose below the annuliform zone	–	In the upper part covered with a net of descending hymenophore, under the ring it is bare, dry
Stipe surface color	mixed buff and rose	nearly concolorous with the tubes and usually reticulate above from the decurrent tubes, more sordid and often reddish at base or at times brownish	–	pinkish-buff above the annulus, patchy pink below	read, yellowish at the top and marked with the slightly decurrent walls of the tubes	greenish yellow or greenish ochraceous at the apex by decurrent lines, deep red or purplish red below the annuliform zone	–	in color of the pileus

Table 2. (Contd.)

Characters	<i>S. ochraceoroseus</i>				<i>S. paluster</i>			
	Protologue (Snell, 1941)	NW N America (Pomerleau, Smith, 1962)	NW N America	N Asia	Protologue (Peck, 1872)	NE N America (Pomerleau, 1964)	NE N America	N Asia
Stipe flesh	—	—	—	solid	—	solid	—	solid
Stipe flesh color	light yellow, unchanging	—	—	light yellow, sometimes turns bluish	—	yellowish	—	yellow
Partial veil	Veil delicately membranous, whitish-buffish, rupturing to form large portions on the margin of the pileus and a delicate annulus which is at first prominent, then becomes fibrillose fragments and finally almost disappears	thin, submembranous, pallid to yellowish, sometimes forming an evanescent annulus but usually adhering to the margin of the pileus	—	submembranous, covered on the outside with a bran-like bloom of a grayish-pink color, forming a thin vanishing ring	—	fugacious membranous	—	membranous, forming a thin membranous fugacious ring
Odor	—	acidulous	—	inconspicuous	—	not distinctive	—	not distinctive
Taste	—	very slightly acrid, bitterish in cooked specimens	—	the taste is more or less acrid, aggravated in cooked specimens, almost disappearing by drying	—	not distinctive	—	sourish

Table 2. (Contd.)

		<i>S. ochraceoroseus</i>				<i>S. paluster</i>		
Characters	Protologue (Snell, 1941)	NW N America (Pomerleau, Smith, 1962)	NW N America	N Asia	Protologue (Peck, 1872)	NE N America (Pomerleau, 1964)	NE N America	N Asia
Habitat	under conifers	under <i>Larix occidentalis</i>	—	larch and mixed forests	wet places and swamps among mosses	in conifer forest under <i>Larix</i>	larch swamps, mixed coniferous woods, sphagnum bogs	larch swamps, mixed coniferous woods, sphagnum bogs, sphagnum tundra. On sphagnum, soil and mossy rotten larch wood
Specimens	FH00543740*	MICH: Gruber 508, Smith A.H. 15814, 15665 , 15871, 44229, 44230, 44353, 44789, 44908, 44920, 44938, 58407, 23744, 28229	MICH 62024 (Smith 15665)	LE: 4402, 4502, 4503, 4504, 4505, 4510, 4511, 4511, 216155, 262192, 312269; MAG: 2001, 4290, 4805, 4965, 4975, YSU-F: 11775, 11776, 11777, 11778, 11779, 11780, 11781	—	***	LE: 4513 (Ex TRIC 44557), 4514 (Ex 93196) 4515 (Ex DAOM93197), 4516 (Ex MICH), 4517 (Ex DAOM 91054), 4518 (Ex DAOM 74138)	LE: 4506, 4507; MAG: 1350, 4957, 4769, 5845, 4935, 4716

Notes. Specimens analyzed by authors are given in bold. *E. Zvyagina was only able to examine a photograph of a herbarium specimen (<https://www.mycportal.org/portal/collections/individual/index.php?occid=9525865>). ** The boundaries of variability are shifted to the right relative to the size of the spores of the American specimens we analyzed. *** No numbers cited. **** Only dry specimens were analyzed.



Fig. 3. Basidiocarps of *Suillus ochraceoroseus* (a–c) and *S. paluster* (d–f) in situ: a – YSU-F-11775; b – observation (no specimens collected), Subpolar Urals, 28.07.2020 (photo by E. Zvyagina); c – observation, Magadan, 22.07.2011 (photo by N. Sazanova); d – observation, Magadan, 28.07.2011 (photo by N. Sazanova); e – MAG 5845; f – MAG 4957. Bars – 1 cm.

Suillus ochraceoroseus (Snell) Singer, Persoonia 7(2): 319, 1973. \equiv *Boletinus ochraceoroseus* Snell, Mycologia 33(1): 35, 1941. \equiv *Fuscoboletinus ochraceoroseus* (Snell) Pomerleau et Smith, Brittonia 14: 158, 1962.

Iconography: Pomerleau and Smith (1962: 159, pl. 1 as *F. ochraceoroseus*).

Basidiocarps boletoid. *Pileus* 6.5–11 (12) cm diam, convex at first, then flat or with raised edge. Surface dry and scaly, squamules fibrous, bright pink (R138G41B48) or ocher pink (R170G89B96) on a light pink and yellow background. Fragments of grayish-pink (R207G174B195) membranous partial veil re-

main along the edge of the cap, darkening with time. Hymenophore boletinoid, strongly decurrent with angular pores up to 2–3 mm wide, dirty buff (R219G213B147). Flesh thick, light yellow, pinkish-yellow, sometimes turning blue when cut. *Stipe* cylindrical, thick, central, 1–1.5 cm in diameter, 5–8 cm tall, covered with a network of decurrent hymenophore, pinkish-buff (R198G134B96) in the upper part, naked, dry, pink (R169G98B116) with light stains (R210G190B189) under the ring. Stipe flesh solid, yellow, in some cases bluing. *Partial veil* membranous, covered on the outside with a grayish-pink bran-like



Fig. 4. Interspecies diagnostically important differences between *Suillus paluster* (a) and *S. ochraceoroseus* (b). Bars: Sp (spores) – 10 μm, Pp (pileipellis) – 20 μm, Fb (fruiting body) – 1 cm.

bloom, forming a thin membranous vanishing ring. *Smell* indistinct, taste bitter, intensifying with heat treatment, almost disappearing upon drying.

Basidiospores (6.8) 7.4–10.5 (11.2) × 2.8–3.6(3.7) μm, Q = 2.4–3.2, nearly cylindrical yellow in KOH. *Basidia* (16.8)20.0–29.2(29.9) × (3.2) 4.8–7.4(8.2) μm four-spored, club-shaped, hyaline or light yellow in KOH. *Cystidia* (26.9)37.8–74.5(82.1) × (7.2)7.7–12.2(13.8) μm, cylindrical, subfusiform, subclavated, sometimes with outgrowths or septa, hyaline or yellowish in KOH. *Pileipellis* – plagiotrichoderm, consisting of septate hyphae with pointed terminal hyphae (40.5)42.1–

92.8(99.0) × (8.8)9.6–17.2(19.3) μm, forming scales of tightly glued hyphae, ocher in KOH.

Habitat and distribution. In larch and mixed forests. Forms mycorrhiza with *Larix*. The Asian population enters Eastern Europe in the west along with plantings of *Larix sibirica*, occupies Siberia, the Far East and Japan in the north and east, and Northern China in the south. The American population is localized in the northwestern United States.

Specimens examined: Russia, Leningradskaya Oblast, Vyborgskiy rayon, Wildlife Sanctuary “Lindulovskaya Roshcha”, near the Roshchino station, route number 1, 60.236077°N, 29.544979°E, edge of bilberry Scots pine forest with spruce, roadside in artificial plantation of *Larix si-*

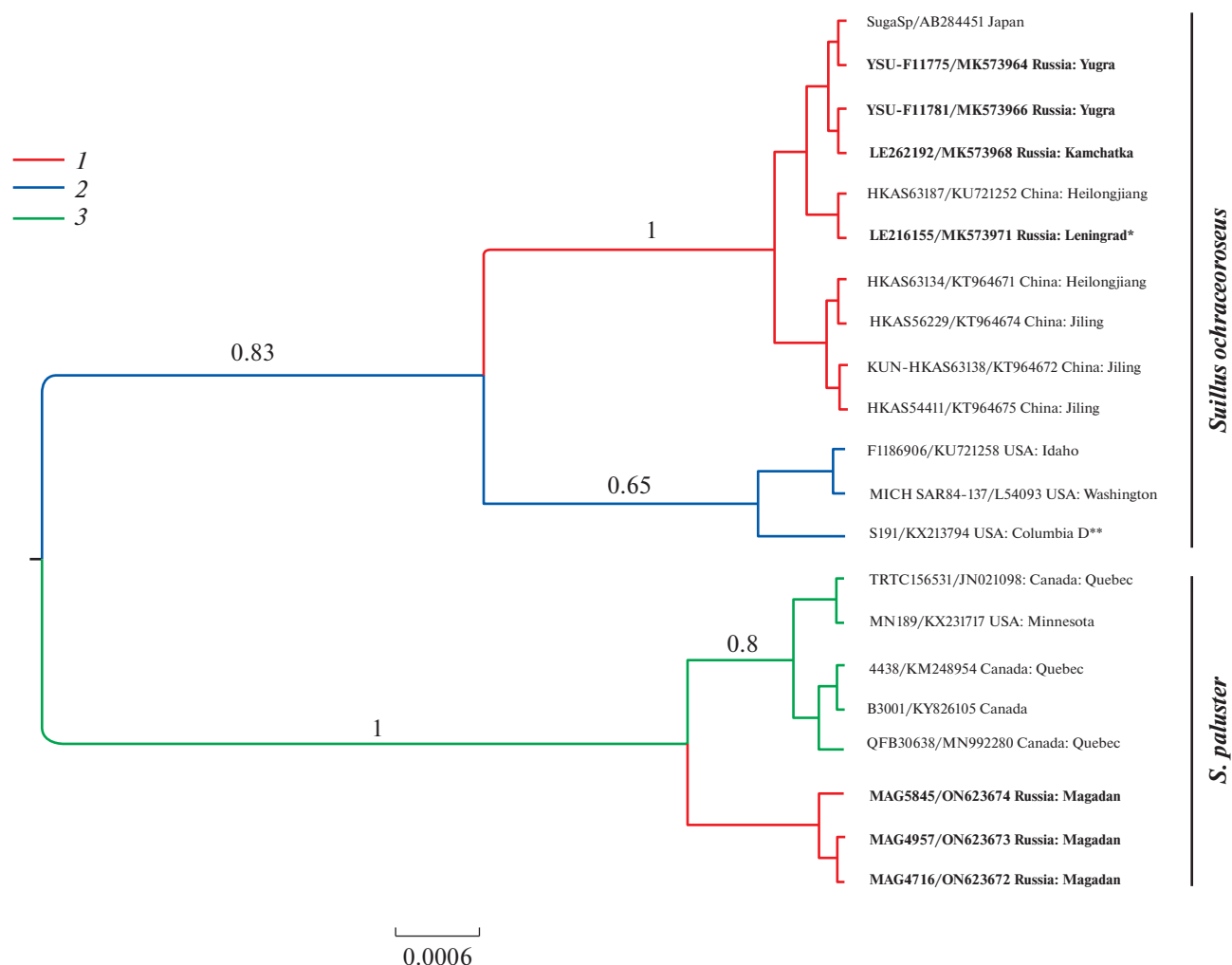


Fig. 5. Bayesian phylogeographic tree ITS + Location, 10 M of generation, generated in BEAST v. 2.6.4. Posterior probability above the branches (below 0.6 not shown). Specimens voucher ID/GenBank ID, Country and region of origin in leaves. Newly generated sequences are given in bold. Discrete geography of the specimen's origin locations in color: 1 – North Asia, 2 – Northwest North America, 3 – Northeast North America. *In the plantings outside of natural range of North Asien larch *Larix sibirica*. **In the plantings outside of natural range of Western American larch (*L. lyallii*).

birica, 19.08.1997, coll. O.V. Morozova (LE 216155, GenBank ITS MK573971); *ibid.*, 60.236077°N, 29.544979°E, under *Larix*, 03.08.1952, coll. E. Kosinskaya (LE 4503) (Vasilkov, 1952, as *Boletus paluster*); Yaroslavskaya Oblast, Breytovskiy Rayon, Zakharyino, Darwinovskiy zapovednik, 57.93832°N, 40.28116°E, 01.08.1951., coll. T. Kutova (LE 4511) (Vasilkov, 1952, as *Boletus paluster*); Yamalo-Nenetskiy Avtonomnyy Okrug, Labytnangi, 66.65553°N, 66.38592°E, 01.08.1962, coll. B. Vasilkov (LE 4504); *ibid.*, 66.65553°N, 66.385918°E, 07.08.1962, coll. E. Nezdoiminogo (LE 4505); Khanty-Mansiyskiy Avtonomnyy Okrug, Berezovskiy Rayon, Neroyka village vicinities, 64.54848°N, 59.6407°E, *Larix*-dominated forb sparse forest, 12.08.2020, coll. E. Zvyagina (YSU-F-11779); *ibid.*, Sovetskiy Rayon, Malaya Sos'va Nature Reserve, Khangokurt, 61.958009°N, 64.241868°E, *Pinus*-dominated forest with larch, 16.08.1990, coll. A. Vasina (LE 312269) (Zvyagina, Vasina, 2015, as *Suillus paluster*); *ibid.*, road Khanty-Mansiysk – Sovetskiy, 61.22826°N, 64.16629°E, pine and larch forest with dwarf shrubs and feather mosses in ground cover, 22.08.2010, coll. E. Zvyagina (YSU-F-11775, GenBank ITS MK573964); *ibid.*, Kondinskiye Oзера Nature Park, 60.92161°N, 63.68796°E, pine

and larch forest with dwarf shrubs and feather mosses in ground cover, 24.08.2010, coll. E. Zvyagina (YSU-F-11776); *ibid.*, Malaya Sosva Nature Reserve, Belaya Gora rangers station, 61.790608°N, 64.516273°E, pine and larch forest with dwarf shrubs and lichens in ground cover, 15.08.2013, coll. E. Zvyagina (YSU-F-11778) (Zvyagina, Vasina, 2015, as *Suillus paluster*); *ibid.*, Surgutskiy Rayon, Aitromyegan river, 61.690167°N, 74.353101°E, mixed taiga, 27.07.2010, coll. S. Babyuk (YSU-F-11781, GenBank ITS MK573966); *ibid.*, Ugut village, left bank of Ugutka river, 60.50823°N, 74.05491°E, pine and larch forest with dwarf shrubs and lichens in ground cover, 30.08.2011, coll. E. Zvyagina (YSU-F-11780); *ibid.* 60.48260°N, 74.06948°E, pine after fire forest, 05.09.2013, coll. E. Zvyagina (YSU-F-11777); Respublika Buryatiya, Barguzinskiy Rayon, Bukhta Sosnovka, North-East Baykal, 54.83253°N, 109.67543°E, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica* Du Tour mixed forest, 15.08.1966, coll. E. Nezdoiminogo (LE 4510) (Nezdoiminogo, 1969 as *Boletinus paluster*); *ibid.*, Severo-Baykalskiy Rayon, Davsha, 54.35456°N, 109.50222°E, *Larix sibirica* crowberry-bearberry forest, 08.08.1969, coll. E. Nezdoiminogo (LE 4511); Magadanskaya Oblast, Khasynskiy Rayon, Myakit vicini-

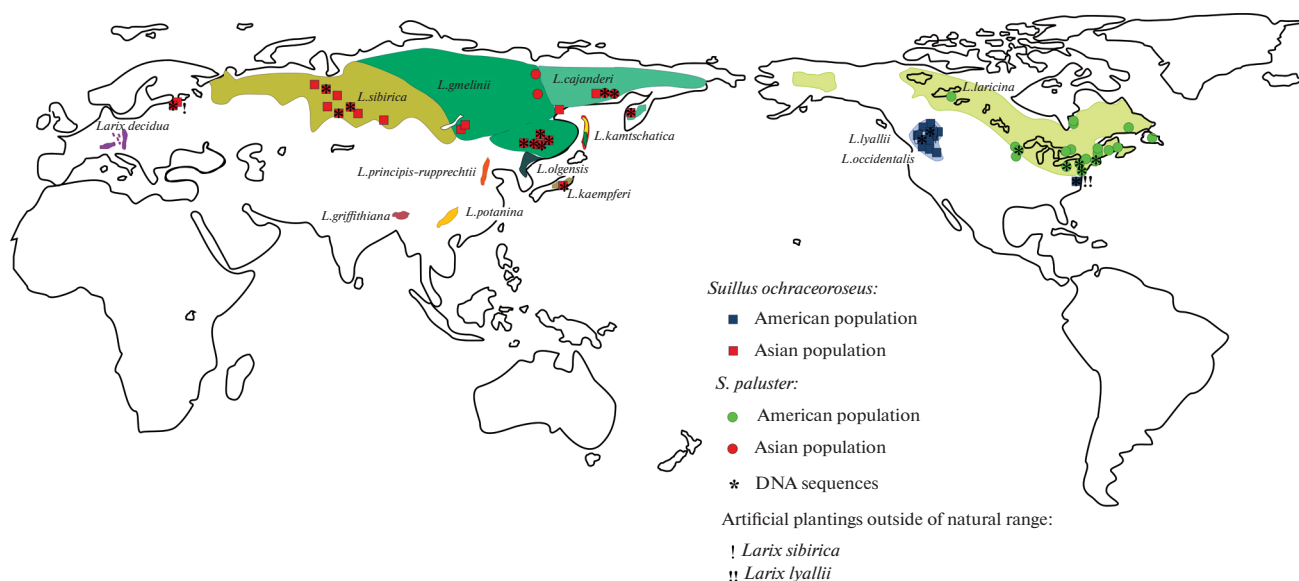


Fig. 6. *Suillus ochraceoroseus* and *S. paluster* distribution combined Peck (1873), Snell (1941), Slipp, Snell (1944), Pomerleau, Smith (1962), Pomerleau (1964), GBIF (2022 a, b), Mycoportal (2022), GenBank (Table 1), herbarium collections LE, MAG, YSU and Tatiana Bulyonkova personal collection. Distribution of *Larix* taxa adapted from Semericov and Lascoux (1999).

ties., 61.37474°N, 152.01646°E, in artificial plantation of *Pinus sylvestris* L., mixed with *Larix cajanderi*, 13.08.2015, coll. N. Sazanova (MAG4290); *ibid.*, Olskiy Rayon, Raduzhniy, 59.70061°N, 150.153051°E, larch forest, 09.09.2002, coll. N. Sazanova (MAG2001); *ibid.*, zakaznik "Kavinskaya dolina", 59.68719°N, 147.49039°E, edge of larch forest, 19.08.2017, coll. N. Sazanova (MAG4965); *ibid.*, ruchej Omylen, 59.76876°N, 148.21369°E, mixed forest, 23.08.2017, coll. N. Sazanova (MAG4975); *ibid.*, Magadan vicinities, 59.55950°N, 150.812274°E, in *Larix cajanderi* Mayr forest with *Pinus pumila* (Pall.) Regel and *Betula middendorffii* Trautv., 01.09.1953, coll. B. Vasilkov (LE 4502); *ibid.*, 59.55950°N, 150.812274°E, 1953, coll. A. Vaskovskiy (LE 4402), Kamtchatskiy Kray, Bystrinskiy Rayon, Esso village vicinities, Bystrinskiy National Park, left bank of the Uboyny Stream, 55.99806°N, 158.72444°E, in *Larix cajanderi* forest, 06.08.2005, coll. A. Kovalenko, O. Morozova, N. Psurtseva (LE262192 Ex55 (Morozova, Popov, 2008 as *Boletinus paluster*), GenBank ITS MK573968); Khabarovskiy Kray, Okhotskiy Rayon, zakaznik "Kava", the valley of the river Kava near the creek Ikrimun (p. 88), 59.64011°N, 147.13524°E, in *Larix cajanderi* forest with *Pinus pumila* Regel and *Betula middendorffii* Trautv., 18.08.2017, coll. N. Sazanova, (MAG4805); United States of America, Idaho, E fork of Lake Fork Creek, Idaho National Forest, 44.9225°N, -115.9217°E, On humus under *Pinus* and *Larix*, 19.07.1941, coll. and det A. Smith (Smith 15665, MICH 62024).

Suillus paluster (Peck) Kuntze, Revis. gen. pl. (Leipzig) 3(3): 536, 1898. ≡ *Boletus paluster* Peck, Ann. Rep. Reg. N.Y. St. Mus. 23: 132. 1872. ≡ *Boletinus paluster* (Peck) Peck, Bull. N.Y. St. Mus. 2 (8): 78, 1889. ≡ *Boletinellus paluster* (Peck) Murrill, Mycologia 1 (1): 8, 1909. ≡ *Fuscoboletinus paluster* (Peck) Pomerl. et A.H. Sm., Mycologia 56 (5): 708, 1964. ≡ *Suillus paluster* (Peck) Kretzer et T.D. Bruns, Mycologia 88 (5): 784, 1996.

Iconography: Peck (1873: pl. 6, fig. 4–7 as *Boletus paluster*), Pomerleau (1964: 709, pl. 1 as *F. paluster*).

Basidiocarps boletoid. *Pileus* 1.5–4(5) cm diam, convex at first, then flat or with a raised edge. Surface dry scaly, scales fibrous, light cherry (R254G140B129) on a light pink and bright yellow background. Hymenophore boletinoid, decurrent, with pronounced radial ribs protruding 1–2 mm above pores. Pores angular, elongated 4–5 mm, look like anastomoses between the ribs, ocher yellow (R229G182B68), darkening. Flesh thin yellow. *Stipe* cylindrical, central, 0.3–0.7 cm diam, 1.5–3 cm long, covered with a net of descending hymenophore, bright yellow (R255G228B104) in the upper part, glabrous under the ring, dry, in the color of the cap. *Stipe* solid, flesh yellow. *Partial veil* membranous, forming a thin membranous evanescent ring. *Smell* indistinct, taste sourish.

Basidiospores (6.2)6.7–9.4(9.7) × (3.1)3.2–4.2(4.6) μm, Q = 1.9–2.7, ellipsoid, ocher yellow in KOH. **Basidia** (18.1)20.2–27.0(33.7) × (4.3)5.3–6.4(7.0) μm, four-spored, club-shaped, hyaline or light yellow in KOH. **Cystidia** (41.6)56.0–80.7(89.5) × (6.7)7.7–10.2(12.1) μm, cylindrical, subfusiform, subclavated, hyaline or light yellow in KOH. **Pileipellis** trichoderm, forming scales from bundles of individual long hairs swollen septate hyphae with elongated-pointed terminal cells (30)36.9–91.5(106) × (7.1)8.2–18.7 (20.8) μm, ocher in KOH.

Habitat and distribution. Mainly in swampy and waterlogged places. Sometimes in other habitats in communities with larch. Forms mycorrhiza with *Larix*. The Asian part of the range is poorly understood, known from Yakutia, Magadan region and Northern China. Common in northeastern America.

Specimens examined: Russia, Respublika Sakha (Yakutia), Yakutsk, 62.03087, 129.73602, 20.08.1967, coll.

A. Vaskovskiy, det. B. Vasilkov (LE 4506); *ibid.*, Zhyganskiy Rayon, Ukhunku river, 66.75199°N, 123.39415°E, in larch-birch forest with *Pinus pumila*, 10.08.1967, coll. N. Medvedeva, det. B. Vasilkov (LE 4507); *ibid.*, Magadanskaya Oblast, Olskiy Rayon, Surroundings of Lake Chistoye, 59.54102°N, 151.81129°E, tussock-sphagnum tundra, 18.08.1990, coll. and det. N. Sazanova (MAG 1350, LE 208202); *ibid.*, Olskiy Rayon, zakaznik “Kavinskaya dolina”, 59.65777°N, 147.45388°E, in a solifluction crack-gap in a waterlogged larch forest, 19.08.2017, coll. and det. N. Sazanova (MAG 4769); *ibid.*, zakaznik “Kavinskaya dolina”, 59.68719°N, 147.49039°E, at the mouth of a stream, mixed forest descending from a high floodplain terrace, on mossy dead larches, N. Sazanova (MAG 4957, GenBank, TEF1 ON637150, LSU ON623713, ITS ON623674); *ibid.*, Khasynskiy Rayon, Elekchan lakes, 60.75754°N, 151.79047°E, pine plantations with larch, 12.08.2015, coll. and det. N. Sazanova (MAG 4314); *ibid.*, Tenkinskiy Rayon, Krutoy, Orotuk, 62.05591°N, 148.63593°E, sparse larch forest with *Pinus pumila*, 05.07.1995, coll. N. Sinelnikova, det. N. Sazanova (MAG 1354); *ibid.*, Mountain pass towards Orotuk, 62.05863°N, 148.62916°E, sparse larch forest with *Pinus pumila* and *Betula middendorffii*, 25.07.2011, coll. and det. N. Sazanova (MAG 4716, GenBank TEF1α ON637149, LSU ON623712, ITS ON623672); *ibid.*, Kontakt research station, 61.84598°N, 147.66127°E, sparse larch forest with *Pinus pumila* and *Betula middendorffii*, 02.09.2017, coll. V. Dokuchaeva, det. N. Sazanova (MAG 4935); *ibid.*, Kontakt research station, 61.85711°N, 147.65362°E, larch sparse forest along the Vstrecha stream, along the path, often, on sphagnum and on soil, 22.08.2018, coll. and det. N. Sazanova (MAG 5845, GenBank, TEF1 ON637151, ITS ON623673); Canada, Ontario, Muskoka District, University of Toronto Forest, 45.11099°N, -79.39875°E, 28.04.2022, coll. R. Cain (LE 4513, Ex TRTE 44557); *ibid.*, Dorset, 2 miles east of Forest Ranger School, 45.24424°N, -78.89427°E, In a pure Larch swamp, 08.09.1962, coll. M. Pantidou, C. Rogerson, det. M. Pantidou (LE 4517, Pantidou B-447-62, Ex DAOM 91054); *ibid.*, Quebec, La Verendrye Park, Near Lac Ronald, 48.03144°N, -89.92305°E, in a larch swamp, 13.09.1963, coll. and det. M. Pantidou (LE 4514, Ex DAOM 93196); *ibid.*, La Verendrye Park, Near Lac des Loups, 48.03144°N, -89.92305°E, 13.09.1963, coll. M. Elliott, M. Pantidou, det. M. Pantidou (LE 4515, Ex DAOM 93197); United States of America, Michigan, Marquette, 46.54862°N, -87.40375°E, on sphagnum in a bog, 09.04.1933, coll. A. Smith, E. Mainz, det. E. Mainz (LE 4516, Ex MICH); *ibid.*, New York, Quenell Farm, Paul Smith, 44.43826°N, -74.25259°E, in moss mixed coniferous woods, 28.04.2022, coll. and det. M. Pantidou (LE 4518, Ex DAOM 74138, Pantidou B-279-60).

Suillus asiaticus sequences (KU059558, KU059559) were generated in the laboratory of Dr. T. James at the University of Michigan, USA. The sequences of *S. paluster* and *S. ochraceoroseus* voucher specimens from Russia were obtained using the equipment of the Center for the collective use of scientific equipment “Cellular and molecular technologies for the study of plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS. The work of Elena Zvyagina was carried out with the support of the Russian Foundation for Basic Research (project No. 20-04-00349). The research of Nina A. Sazanova was carried out within the frame of government assignments for Institute of Biological Problems of the

North FEB RAS (project AAAA-A17-117122590002-0 “Inventory and classification of taxonomic and spatial diversity of plants and plant communities of the Far East North of Russia”). The research of Tatiana M. Bulyonkova was carried out within the frame of government assignments for Yugra State University (project “Laboratory for the development of metagenomic analysis methods for express assessment of environmental impacts in conditions of intensive subsoil use”).

REFERENCES

- Bolshakov S., Kalinina L., Palomozhnykh E. et al. Agaricoid and boletoid fungi of Russia: the modern country-scale checklist of scientific names based on literature data. *Biological Communications*. 2021. V. 66 (4). P. 316–325. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.404>
- Bouckaert R.R., Drummond A.J. bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC Evolutionary Biology*. 2017. V. 17 (1). 42. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0890-6>
- Drummond A.J., Bouckaert R.R. Bayesian evolutionary analysis with BEAST 2. Cambridge University Press, 2014.
- Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes: application to identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.* 1993. V. 2. P. 113–118.
- GBIF Occurrence Download. 2022a. <https://doi.org/>. Accessed 30.02.2022. <https://doi.org/10.15468/dl.pgk57b>
- GBIF Occurrence Download. 2022b. <https://doi.org/>. Accessed 30.02.2022. <https://doi.org/10.15468/dl.mevche>
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*. 2019. V. 20 (4). P. 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- Kretzer A., Li Y., Szaro T.M. et al. Internal transcribed spacer sequences from 38 recognized species of *Suillus* sensu lato: Phylogenetic and taxonomic implications. *Mycologia*. 1996. V. 88 (5). P. 776–785.
- Kuntze O. Revisio generum plantarum. 1898. V 3(3). P. 1–576.
- Little E.L. Atlas of United States trees. Volume 1. Conifers and important hardwoods. Miscellaneous Publication 1146. Washington, Forest Service, 1971.
- Morozova O.V., Popov E.S. Mycotheca Petropolitana ab Instituto Botanico nomine V.L. Komarovii Academiae Scientiarum Rossicae edita (series exsiccatorum). Fasc. III–V (nos. 41–100). St. Petersburg. 2008.
- Murrill W.A. The *Boletaceae* of North America-1. *Mycologia*. 1909. V.1 (1). P. 4–18.
- MyCoPortal. 2022. <https://www.mycportal.org/portal/index.php>. Accessed 30.02.2022.
- Nezdojminogo E.L. Ad floram Agaricalium litoris lacus Balc septentrionali-orientalis. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 1970. V. 6. P. 146–158 (in Russ.).
- Nguyen N.H., Vellinga E.C., Bruns T.D., et al. Phylogenetic assessment of global *Suillus* ITS sequences supports morphologically defined species and reveals synonymous and undescribed taxa. *Mycologia*. 2016. V. 108(6). P. 1216–1228. <https://doi.org/10.3852/16-106>
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M. et al. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformat-*

- ics. 2012. V. 28. P. 1166–1167.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>
- Peck C.H. Boleti of the United States. Bulletin of the New York State Museum. 1889. V. 2 (8). P. 73–166.
- Peck C.H. Report of the Botanist (1869). Annual Report on the New York State Museum of Natural History. 1873. V. 23. P. 27–135.
- Peck C.H. Report of the Botanist (1870). Annual Report on the New York State Museum of Natural History. 1872. V. 24. P. 41–108.
- Pomerleau R. An addition to the genus *Fuscoboletinus*. Mycologia. 1964. V. 56 (5). P. 708–711.
- Pomerleau R., Smith A.H. *Fuscoboletinus*, a new genus of the *Boletales*. Brittonia. 1962. V. 14 (2). P. 156–172.
- Rehner S. A., Buckley E. A *Beauveria* phylogeny inferred from nuclear ITS and EF1- α sequences: evidence for cryptic diversification and links to *Cordyceps* teleomorphs. Mycologia. 2005. V. 97. P. 84–89.
- Semerikov V.L., Lascoux M. Genetic relationship among Eurasian and American *Larix* species based on allozymes. Heredity. 1999. V. 83. P. 62–70.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1999.00531.x>
- Singer R. Notes on bolete taxonomy. Persoonia. 1973. V. 7 (2). P. 313–320.
- Slipp A.W., Snell W.H. Taxonomic-ecologic studies of the *Boletaceae* in northern Idaho and adjacent Washington. Lloydia. 1944. V. 7. P. 1–66.
- Smith A.H., Thiers H.D. A contribution toward a monograph of North American species of *Suillus*. Privately published. Ann Arbor, MI, 1964.
- Snell W.H., Dick E.A. Notes on boletes. VI. Mycologia. 1941. V. 33. P. 23–37.
- Suchard M.A., Lemey P., Baele G. et al. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. Virus Evolution. 2018. V. 4.
<https://doi.org/10.1093/ve/vey016>
- Taylor J.W., Jacobson D.J., Kroken S. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. Fungal Genet Biol. 2000. V. 31 (1). P. 21–32.
<https://doi.org/10.1006/fgbi.2000.1228>
- Vasilkov B.P. De speciebus nonnullis generis Boletini. Notulae systematicae e sectione cryptogamica Instituti Botanici nomine V. L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS. 1952. V. 8. P. 113–117 (in Russ.).
- Whitlock C. The history of *Larix occidentalis* during the last 20 000 years of environmental changes. In: Ecology and Management of *Larix* Forests: A Look Ahead Proceedings of an international symposium, 5–9 October, 1992. Whitefish, MT, 1995, pp. 83–90.
- Zvyagina E.A., Vasina A.L. New data on macromycetes of the Malaya Sosva Nature Reserve (Khanty-Mansi Region). Mikologiya i fitopatologiya. 2015. V. 49 (6). P. 349–358 (in Russ.).
- Васильков Б.П. (Vasilkov) О некоторых видах рода *Boletus* // Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1952. № 8. С. 113–117.
- Звягина Е.А., Васина А.Л. (Zvyagina, Vasina) Новые данные о макромицетах заповедника Малая Сосьва (Ханты-Мансийский автономный округ) // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 6. С. 349–358.
- Нездоймино Э.Л. (Nezdoyminogo) К флоре агариковых грибов северо-восточного побережья Байкала // Новости систематики низших растений. 1969. № 6. С. 146–158.

Suillus paluster и *S. ochraceoroseus* (*Boletales*) в Северной Азии

Е. А. Звягина^{1,2,#}, Н. А. Сазанова^{3,##}, Т. М. Бульонкова^{4,###}

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

²Югорский государственный университет, Ханты-Мансийск, Россия

³Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия

⁴Институт систем информатики им. А.П. Ершова Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

#e-mail: mycena@yandex.ru

##e-mail: nsazanova_mag@mail.ru

###e-mail: ressaure@gmail.com

В результате филогенетического и морфологического анализа образцов российских и зарубежных коллекций установлено, что на территории Северной Азии произрастают два вида из комплекса *Suillus paluster*. Большую часть азиатских образцов, идентифицированных ранее как *S. paluster*, можно отнести к азиатской популяции *S. ochraceoroseus*. Последний отличается крупными мясистыми плодовыми телами, ярко-розовым, местами охристым цветом чешуек и горьким вкусом. Исходя из географии сборов и генетических последовательностей ITS и *TEF1 α* , *S. ochraceoroseus* распространен как на северо-западе Сев. Америки, так и по всей Азиатской части России, а также в Японии и Китае. Отдельные сборы данного вида были сделаны в европейской части России в лиственных посадках. *S. paluster*, согласно протологу, имеет мелкие плодовые тела, с крупным ребристым гименофором и мягким вкусом и распространен в северо-восточной части Сев. Америки. В Евразии молекулярно-генетическими и молекулярно-генетическими методами его присутствие подтверждено в Восточной Сибири (Якутия), на Дальнем Востоке (Магаданская обл.) и в северной части Китая. Приводятся описания морфологии коллекционных образцов *S. ochraceoroseus* и *S. paluster* из Северной Азии. Для территории России *S. ochraceoroseus* упоминается впервые. Обсуждается Азиатско-Североамериканская дизъюнкция ареалов *S. ochraceoroseus* и *S. paluster*.

Ключевые слова: Берингия, биогеография, дизъюнкция ареалов, микориза, таксономия, филогения, *Larix*, *Suillaceae*

БИОРАЗНООБРАЗИЕ,
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.28 : 574.91

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ АГАРИКОМИЦЕТОВ НА ДРЕВЕСНЫХ
ИНТРОДУЦЕНТАХ В г. ЕКАТЕРИНБУРГЕ (РОССИЯ)© 2022 г. А. Г. Ширяев^{1,*}, И. В. Змитрович^{2,**}, О. С. Ширяева^{1,***}¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, Россия²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

**e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

***e-mail: olga.s.shiryayeva@gmail.com

Поступила в редакцию 15.05.2022 г.

После доработки 05.06.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

В г. Екатеринбурге на интродуцированных видах древесных растений собрано 40 новых и редких для Свердловской обл. видов агарикомицетов. Один из них – *Botryobasidium rubiginosum* – впервые указывается для России. Для Свердловской обл. впервые выявлено 22 вида (*Ceriporia bresadolae*, *Coprinopsis romagnesiana*, *Crepidotus caspari*, *Cyanoascus populi*, *Daedalea dickinsii*, *Ganoderma pfeifferi*, *Ganoderma resinaceum*, *Geastrum lageniforme*, *Hymenochaete intricata*, *Hypochnicium wakefieldiae*, *Inonotus cuticularis*, *Laetiporus cremeiporus*, *Lyomyces juniperi*, *Melzericium udicola*, *Metuloidea fragrans*, *Microporus xanthopus*, *Phellinus rhamnii*, *Pholiota lucifera*, *Radulomyces copelandii*, *Sanghuangporus lonicerinus*, *Steccherinum fimbriatellum*).

Ключевые слова: агарикоидные грибы, афиллофороидные грибы, биоразнообразие, гастероидные грибы, ксилотрофы, патогены деревьев, Урал

DOI: 10.31857/S0026364822050105

ВВЕДЕНИЕ

Изучение динамики биологического разнообразия микобиоты является одной из фундаментальных проблем микологии, экологии и биогеографии. В ряде работ, опубликованных в последние годы (Arefyev, Kazantseva, 2016; Motiejūnaitė et al., 2017; Korhonen et al., 2021), анализируется изменение видового состава адвентивного компонента локальных и региональных микобиот на протяжении 20–100 лет. Проведение такого анализа позволяет рассмотреть позиции и пути распространения чужеродных видов на новых территориях, а также представляет большой интерес для оценки общих трендов изменения состава сообществ в связи с ростом антропогенной нагрузки на экосистемы, а также климатических изменений.

Свердловская обл., в том числе и ее крупнейший город Екатеринбург, представляют хорошо изученные в микологическом отношении территории России (Stepanova, Sirko, 1977; Mukhin, Ushakova, 2005; Shiryayev et al., 2010, 2022; Shiryayeva, 2015). С начала 1920-х гг. проблема выявления разнообразия грибов, развивающихся в антропогенных условиях, была темой специальных исследований. Изначально исследовалась микобиота сельскохозяйственных растений и древесного материала, поступающего в город в целях строитель-

ства промышленных предприятий и жилых объектов (Demidova, 1925, 1946, 1960; Kartavenko, 1955, и др.), а в дальнейшем интерес привлекли грибы, развивающиеся на интродуцированных древесных растениях (Stepanova, 1971; Krinitsyn, 1987; Bryzgalov, 1995; Ushakova, 2004; Mukhin, Ushakova, 2005; Shiryayev, 2008, 2009; Shiryayev et al., 2010, 2021, 2022; Shiryayeva, 2018; Shiryayeva, Palamarchuk, 2019, и др.).

Североамериканский тополь бальзамический (*Populus balsamifera* L.) выращивают в Екатеринбурге с конца XIX в., а в 1920-е гг. начали высаживать клен ясенелистный (*Acer negundo* L.). В 1930–1940-е гг. в городе появились *Prunus glandulifolia* Rupr. [syn. *Padus maackii* (Rupr.) Kom.], *Populus alba* L., *Salix alba* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Pyrus ussuriensis* Maxim. В 1950-е гг. в городе были акклиматизированы многие дальневосточные древесные виды растений: *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Acer mono* Maxim., *Juglans mandshurica* Maxim., *Phellodendron amurense* Rupr., *Syringa amurensis* Rupr. [syn. *S. reticulata* subsp. *amurensis* (Rupr.) P.S. Green et M.C. Chang], *Vitis amurensis* Rupr., *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim., и др. Европейские древесные растения высаживают в городе с XIX в., однако многие из них вымерзают, несмотря на то, что до восточной границы евро-

пейских дубовых лесов расстояние составляет всего 150 км. В настоящее время из европейских древесных растений, наиболее широко в Екатеринбургe распространены *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Syringa josikaea* J. Jacq. ex Rchb. Значительно меньше в городе “южных” видов деревьев и кустарников, основной ареал которых расположен южнее Екатеринбурга — в широколиственных лесах и степях, а также в Казахстане и Средней Азии (*Amygdalus nana* Batsch., *Hippophaë rhamnoides* L., *Prunus spinosa* L., *Rhamnus cathartica* L., *Salix alba* L. *Picea schrenkiana* Fisch. et C.A. Mey).

Среди интродуцированных древесных растений по числу видов и занимаемым площадям в городе преобладают североамериканские и восточноазиатские виды, несмотря на то, что, например, до Маньчжурии расстояние составляет более 5000 км. В 2021 г. в открытом грунте в Екатеринбургe произрастало около 700 видов местных и чужеродных деревьев, кустарников и древовидных лиан (Мамаев, 2000; Semkina, Tishkina, 2021). Агарикомицеты (класс *Agaricomycetes* отдела *Basidiomycota*) выявлены на 41 восточноазиатском, 20 североамериканских, 31 местном, 26 европейских и восьми “южных” видах древесных растений (Bryzgalov, 1995; Ushakova, 2004; Shiryaev et al., 2010, 2021, 2022; Shiryaeva, 2015).

Цель настоящей работы — обзор новых и редких видов агарикомицетов, собранных на интродуцированных древесных растениях в г. Екатеринбургe.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Екатеринбург расположен на границе Европы и Азии в подтаежной подзоне таежной зоны. Площадь города составляет 468 км² при населении 1.5 млн человек. Среднегодовая температура за последние двадцать лет колеблется в пределах 2.4–5.3°C, а количество осадков составляет 480–610 мм в год (РИНМИ-WDC, 2022). Климат континентальный с характерной резкой изменчивостью погодных условий и четко выраженными сезонами. Среднегодовая температура июля составляет 19.5°C, максимальная — 39.6°C. Среднегодовая температура января составляет –14.3°C, минимальная — –46.7°C.

Подтаежные и южнотаежные леса в окрестностях г. Екатеринбурга характеризуются преобладанием широко распространенных в таежной Евразии видов древесных растений. Среди хвойных основные площади занимают *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Lebed., *Abies sibirica* Lebed., *Larix sibirica* Lebed., *Juniperus communis* L., тогда как листовые представлены такими видами, как *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Tilia cordata* Mill., *Prunus padus* L., *Alnus incana* (L.) Moench., *Sorbus aucuparia* L., *Salix* spp. (Мамаев, 2000).

Материалом послужила коллекция грибов музея Института экологии растений и животных УрО РАН, а также образцы, собранные А.Г. Ширяевым и О.С. Ширяевой в г. Екатеринбургe. Идентификация и ревизия образцов проводилась в ИЭРиЖ УрО РАН и Ботаническом институте РАН с использованием микроскопа Leica DM 2000 и Axio Imager A1. Прочитанные образцы хранятся в коллекциях Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE F).

В аннотированном списке виды перечислены в алфавитном порядке. Названия таксонов приводятся в соответствии с базой данных Index Fungorum (2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенной ревизии образцов, депонированных в музее ИЭРиЖ УрО РАН (SVER), а также изучения материала, собранного в г. Екатеринбургe, выявлено 40 новых и редких в Свердловской обл. видов агарикомицетов, формирующих плодовые тела на древесных интродуцентах. Ниже представлен их аннотированный список. Виды грибов, впервые выявленные в Свердловской обл. отмечены звездочкой, а новый для России вид — восклицательным знаком.

Antrodiella pallasii Renvall, Johann. et Stenlid — Ботанический сад УрО РАН, Дендрарий, гнилой корень *Picea glauca* (Moench) Voss, 25.09.2006, собр. Н.В. Ушакова, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96804]. Вторая находка в Свердловской обл., где ранее собран на *P. obovata* (Shiryaev et al., 2010).

!**Botryobasidium rubiginosum* (Fr.) Rossman et W.C. Allen (рис. 1) — Ботанический сад УрО РАН, Дендрарий, монодоминантные заросли *Acer negundo*, на валежном стволе *A. negundo*, 05.10.2019, собр. А.Г. Ширяев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96817; dupl. LE 287680].

Обнаружен в анаморфной стадии *Haplotrichum rubiginosum* (Fr.) Hol.-Jech. Воздушный мицелий распростертый по субстрату, гипохноидный, 0.9–1.0 мм толщ., порулезный, в молодых частях цвета какао с молоком, в зрелых — ржавчинно-бурый. Гифальная система мономитическая, гифы без пружек, с выраженной стенкой, цианофильные, часто ветвящиеся под прямым углом, в субкуляриной части с сильно пигментированной стенкой — от золотисто-бурых до темно-бурых, 5–12 мкм в диам., в поверхностной конидиогенной зоне гиалиновые или желтоватые, почти тонкостенные. Конидиеносцы гифовидные, 8–10 мкм в диам., нерегулярно ветвящиеся и часто анастомозирующие у основания. Конидиогенные клетки дистальные или латеральные, цилиндрические до булавовидных или вытянуто-яйцевидных, с рассеянными рубцами от отделившихся конидий, 5–7 мкм дл. и 2–5 мкм в диам. гиалиновые или желтоватые. Конидии широкоэллипсоидальные, 20–25 × 17–20 мкм, гладкие, со слегка утолщенными стенками и мелкозернистым содержимым, неамилоидные, цианофильные.

Byssocorticium atrovirens (Fr.) Bondartsev et Singer — Ботанический сад УрО РАН, Ивовая аллея, кора на отмершем стволе *Salix fragilis*, 29.09.2002, собр. Н.В. Уша-

кова, опр. И.В. Змитрович [SVER(F) 96785]. Третья находка в Свердловской обл., где ранее собран на *Acer* и *Quercus* (Shiryaev et al., 2010).

Cellulariella warnieri (Durieu et Mont.) Zmitr. et Malysheva — Центральный парк им. В.В. Маяковского, валеж *Populus balsamifera*, 05.09.2011, собр. Н.П. Салмина, опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96803]. Третья находка в Свердловской обл., где ранее собран на *Ulmus* (Shiryaev et al., 2010).

**Ceriporia bresadolae* (Bourdot et Galzin) Donk — Ботанический сад УрО РАН, Дендрарий, валежный ствол *Pinus mugo* Turra, 08.10.2003, собр. К.А. Фелелов, опр. Н.В. Ушакова [SVER(F)96786].

**Coprinopsis romagnesiana* (Singer) Redhead, Vilgalys et Moncalvo — Уральский сад лечебных культур им. профессора Л.И. Вигорова, в основании ствола живой *Malus domestica* L., на коре и почве, 24.06.2022, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 910202).

**Crepidotus caspari* Velen. — Ботанический сад УрО РАН, ивняк разнотравный, на мертвой ветке *Salix fragilis*, 23.09.2014, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 745570); там же, посадки *Acer negundo*, *Prunus glandulifolia*, *Populus balsamifera* и др., на ветке и коре *P. balsamifera*, 15.09.2013, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 745589); там же, посадки черемухи, мертвопокровный участок, на валежной ветке, 13.08.2013, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 745574); там же, ивняк мертвопокровный, на валежной ветке, 03.10.2014, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 745588); там же, ивняк крапивный, на валежной ветке, 27.07.2013, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 745584).

**Cyanosporus populi* (Miettinen) В.К. Cui et Shun Liu — Дендрарий на ул. Первомайская, валежная ветка *Populus balsamifera*, 7.09.2003, собр. Н.В. Ушакова, опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96784].

**Daedalea dickinsii* Yasuda — Дендрарий на ул. Первомайская, валежный ствол и ветка *Betula dahurica* Pall., 17.09.1987, собр. С.В. Криницин, опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96805]. Ранее был определен как *Daedaleopsis* sp.

Fomitiporia robusta (P. Karst.) Fiasson et Niemelä — Центральный парк им. В.В. Маяковского, ствол живого *Quercus robur*, 21.09.1999, собр. Н.А. Голумбиевская, опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96787]. Четвертая находка в Свердловской обл., где ранее собран на *Quercus* (Shiryaev et al., 2010).

Fuscoporia ferruginosa (Schrad.) Murrill — Ботанический сад УрО РАН, Дендрарий, мертвая валежная ветка *Corylus avellana*, 20.09.2001, собр. и опр. Н.В. Ушакова [SVER(F)96806]. Девятая находка в Свердловской обл., где ранее собран на *Alnus*, *Corylus*, *Padus*, *Quercus*, *Ulmus* и *Picea* (Shiryaev et al., 2010).

F. torulosa (Pers.) T. Wagner et M. Fisch. — Двор на ул. Луначарского, 17, на стволе живого *Quercus robur*, 12.09.1986, собр. С.В. Криницин, опр. Н.В. Ушакова [SVER(F)96816]. Четвертая находка в Свердловской обл., где ранее собран на *Crataegus*, *Ulmus*, *Quercus* (Shiryaev et al., 2010).

**Ganoderma pfeifferi* Bres. — Дендрарий на ул. 8 марта, рядом с церковью, корневая шейка живого *Quercus robur*, 30.09.2010, собр. Н.П. Салмина, опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96783].

**G. resinaceum* Boud. — Ботанический сад УрО РАН, ствол мертвого *Populus balsamifera*, 06.06.2020, собр. и опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96808]; Дендрарий на ул. Первомайская, пень *P. balsamifera*, 13.06.2022, собр. и опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96807].

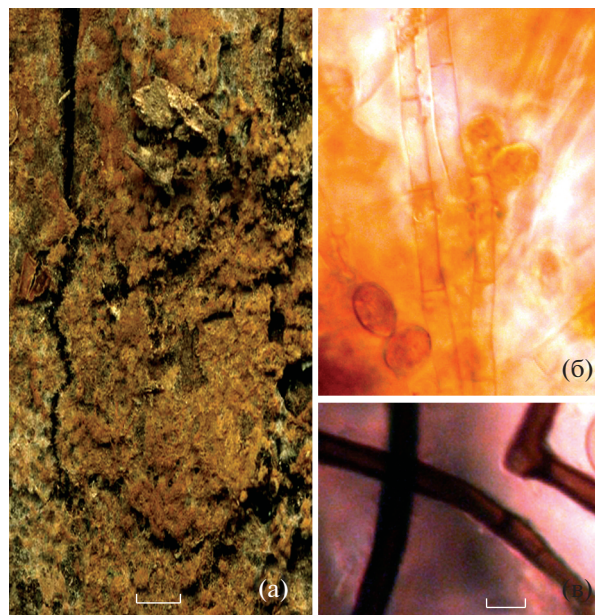


Рис. 1. *Botryobasidium rubiginosum* в стадии *Haplotrichum rubiginosum* (LE-F 287680): а — внешний вид конидиального спороношения; б — конидиеносцы и конидии; в — пигментированные базальные гифы. Масштаб — 1 мм (а), 10 мкм (б, в).

**Geastrum lageniforme* Vittad. — Ботанический сад УрО РАН, дендрарий, мертвопокровные заросли *Acer negundo* и *Fraxinus pennsylvanica*, валеж *Acer negundo*, покрытый мхом, 15.09.1997, собр. Е.В. Брындина, опр. А.Г. Ширяев [SVER(F) 96788].

Gymnopilus junonius (Fr.) P.D. Orton — Ботанический сад УрО РАН, кленовик мертвопокровный, на сломанной ветке живого *Acer negundo*, 27.07.2013, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 745625); там же, на поваленном стволе *A. negundo*, 13.08.2013, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 745630); парк “Зеленая роща”, посадки *Acer negundo*, на пне *A. negundo*, 29.07.2017, собр. и опр. О.С. Ширяева (SVER 910201). Вторая — четвертая находки в Свердловской обл., где ранее собран на *Ulmus* (Stepanova, Sirko, 1977).

Hydnocristella himantia (Schwein.) R.H. Petersen — Парк Лесоводов Урала, возле Лесотехнической академии, валежная крупная ветка *Fraxinus pennsylvanica*, 27.08.2017, собр. А.Г. Ширяев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96802]. 19-я находка в Свердловской обл., где ранее собран на древесине *Quercus*, *Padus*, *Picea*, *Pinus*, *Populus* (Shiryaev et al., 2010).

**Hymenochaete intricata* (Lloyd) S. Ito — Ботанический сад УрО РАН, Центральная аллея, возле Оранжереи № 1, валежная ветвь *Syringa amurensis*, 26.09.2014, собр. и опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96815].

**Hypochnicium wakefieldiae* (Bres.) J. Erikss. — Ботанический сад УрО РАН, Дендрарий, валежная ветвь *Pinus strobus* L., 27.09.2001 собр. и опр. Н.В. Ушакова [SVER(F)96814].

**Inonotus cuticularis* (Bull.) P. Karst. — Ботанический сад УрО РАН, возле главного корпуса Ботанического сада, сухостойный ствол *Acer tataricum* L., 24.08.1985, собр. С.В. Криницин, опр. А.Г. Ширяев [SVER(F)96809].

**Laetiporus cremeiporus* Y. Ota et T. Hatt. — Дендрарии на ул. Первомайская, основание живого ствола *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., 20.09.1986, собр. С.В. Кригинин, опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96818]. Ранее был определен как *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill.

Lopharia cinerascens (Schwein.) G. Cunn. [Syn. *L. mirabilis* (Berk. et Broome) Pat.] — Ботанический сад УрО РАН, возле старого корпуса ИЭРиЖ УрО РАН, валежный ствол *Sambucus racemosa* L., 16.10.2000, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96782]. Вторая находка в Свердловской обл., где ранее собран также на *S. racemosa* (Stepanova, 1971).

**Lyomyces juniperi* (Bourdot et Galzin) Riebesehl et Langer [Syn. *Hyphodontia juniperi* (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Hjortstam] — Дендрарий на ул. 8 марта, основание ствола *Juniperus sabina* L., 25.09.2020, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96801].

**Melzericium udicola* (Bourdot) Hauerslev — Ботанический сад УрО РАН, возле Оранжереи № 4, на отмерших веточках *Pentaphyloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, 09.10.2007, собр. и опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96789].

**Metuloidea fragrans* (A. David et Tortiç) Miettinen — Дендрарий на ул. Первомайская, рядом с Малым прудом, мертвый ствол *Prunus glandulifolia*, 13.06.2022, собр. и опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96781].

M. murashkinskyi (Burt) Miettinen et Spirin — Дендрарий на ул. Первомайская, отмершая ветка *Phellodendron amurense* Rupr., 19.07.2019, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96800]. Пятая находка в Свердловской обл., где ранее собран на *Abies*, *Betula*, *Populus* (Shiryayev et al., 2010).

**Microporus xanthopus* (Fr.) Kuntze — Ботанический сад УрО РАН, Оранжерея № 1, на стенке деревянного короба в котором привезли сеянцы деревьев и кустарников с Дальнего Востока. В этом коробе, в 1950-х гг. росла *Magnolia obovata* Thunb., 02.1954, собр. Н.Т. Степанова, опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96819]. Ранее был определен как *Polyporus* sp.

Oxyporus philadelphia (Parmasto) Ryvar den — Ботанический сад УрО РАН, Центральная аллея, мертвая ветка *Philadelphus coronarius* L., 04.09.1999, собр. К.А. Фефелов, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96793]. Для Свердловской обл. уже значится *Rigidoporus philadelphia* (Parmasto) Pouzar (Shiryayev et al., 2010), но как вид, развивающийся на можжевельниках — *Botryodontia millavensis* (Bourdot et Galzin) Duhem et H. Michel [Syn. *Oxyporus millavensis* (Bourdot et Galzin) Ryvar den et Melo]. Согласно современной систематике *O. philadelphia* и *O. millavensis* — два отдельных вида. Первый из них развивается на *Philadelphus coronarius*, второй — на *Juniperus* spp.

Pappia fissilis (Berk. et M.A. Curtis) Zmitr. — Центральная аллея, ствол *Populus balsamifera*, 04.09.2003, собр. и опр. Н.В. Ушакова [SVER(F)96790]; Ботанический сад УрО РАН, Дендрарий, на стволе *Acer platanoides*, 28.09.2005, собр. и опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96792]; Юго-Западный лесопарк, на стволе *Betula pendula*, 31.08.2007, собр. К.А. Фефелов, опр. Н.В. Ушакова [SVER(F)96791]. Шестая — восьмая находки в Свердловской обл., где ранее собран на *Acer*, *Populus*, *Tilia*, *Ulmus* (Shiryayev et al., 2010).

**Phellinus rhamnii* (Bondartseva) H. Jahn — Уральский сад лечебных культур им. профессора Л.И. Вигорова, на стволе живого *Rhamnus cathartica*, 19.05.2022, собр. и опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96799].

**Pholiota lucifera* (Lasch) Qué. — Ботанический сад УрО РАН, Ивовая аллея, пеня и мелкие ветки *Salix fra-*

gilis, 29.09.2014, собр. и опр. О.С. Ширияева (SVER 910034); там же, линейные посадки *Larix* sp., *Acer negundo*, в зарослях крапивы, на древесине и ветках *A. negundo*, 02.10.2014, собр. и опр. О.С. Ширияева (SVER 910033).

Pleurotus dryinus (Pers.) P. Kumm. — парк “Зеленая роща”, посадки *Acer negundo*, на живом *Acer negundo*, 29.07.2017, собр. и опр. О.С. Ширияева (SVER 910200). Третья находка в Свердловской обл., где ранее собран в естественных сообществах на сухостое и валеже *Alnus*, *Populus*, *Tilia* (Stepanova, Sirko, 1977).

Polyporus tuberaster (Jacq. ex Pers.) Fr. — Центральный парк им. В.В. Маяковского, на валеже *Quercus robur*, 02.10.2000, собр. Н.В. Ушакова, опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96810]; Ботанический сад УрО РАН, возле старого здания ИЭРиЖ, валежная ветка *Acer negundo*, 20.06.2022, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96794]. Седьмая — восьмая находки в Свердловской обл., где ранее собран на *Betula*, *Sorbus*, *Tilia* и *Ulmus* (Shiryayev et al., 2010).

**Radulomyces copelandii* (Pat.) Hjortstam et Spooner — Дендрарий на ул. Первомайская, валежная ветка *Quercus mongolica*, 25.08.2017, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96813].

R. rickii (Bres.) M.P. Christ. — Ботанический сад УрО РАН, дендрарий, кора живого *Taxus baccata* L., 24.08.2021, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96820]; там же, валежный ствол *Acer negundo*, 05.10.2019, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96821]. Девятая — десятая находки в Свердловской обл., где ранее собран только в г. Екатеринбурге на лианах *Actinidia*, *Vitis*, *Schizandra* (Shiryayev et al., 2021).

**Sanghuangporus lonicerinus* (Bondartsev) Sheng H. Wu, L.W. Zhou et Y.C. Dai — Ботанический сад УрО РАН, возле старого здания ИЭРиЖ, ствол живого *Lonicera tatarica*, 27.09.2002, собр. А.Г. Ширияев, опр. Х. Котиранта [SVER(F)96812].

Steccherinum bourdotii Saliba et A. David — Ботанический сад УрО РАН, Центральная аллея, валеж *Acer negundo*, 17.09.2020, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96796]; там же, стена Оранжереи № 1, мертвый ствол *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Michx., 21.04.2021, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96797]; там же, дендрарий, валежные ветки *Fraxinus pennsylvanica*, 21.08.2006, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96795]. Шестая — восьмая находки в Свердловской обл., где ранее собран только в городе Екатеринбурге на лианах *Actinidia*, *Celastrus*, *Lonicera*, *Vitis*, *Tripterogium* (Shiryayev et al., 2021).

**S. fimbriatellum* (Peck) Miettinen — Зброшенный сад возле Южного автовокзала, мусорка из веток *Malus baccata* (L.) Borkh., *Rubus idaeus* L., *Ribes nigrum* L., 02.10.2014, собр. и опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96811].

Suillosporium cystidiatum (D.P. Rogers) Pouzar — Ботанический сад УрО РАН, валежная ветка и гнилой корень *Pinus peuce* Gris, 25.09.2003, собр. А.Г. Ширияев, опр. И.В. Змитрович [SVER(F)96798]. Вторая находка в Свердловской обл., где ранее был собран на древесине *Pinus sylvestris* (Shiryayev et al., 2010).

Terana coerulea (Lam.) Kuntze — Дендрарий на ул. 8 марта, валежная ветка и кора *Quercus robur*, 19.09.1998, собр. Н.В. Ушакова, опр. А.Г. Ширияев [SVER(F)96780]. Восьмая находка в Свердловской обл., где ранее собран на древесине *Corylus*, *Populus*, *Quercus* (Shiryayev et al., 2010).

Большая часть видов грибов, выявленных на древесных интродуцентах в г. Екатеринбурге, характеризуются широким распространением в Евразии и мире. *Cyanosporus populi* – недавно описанный вид с голарктическим распространением, встречается от лесотундры до смешанных и широколиственных лесов, формируя плодовые тела преимущественно на *Populus*, реже на *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Salix* (Miettinen et al., 2018). Другой вид, *Ganoderma resinaceum*, в России встречается в европейской части и на Дальнем Востоке, тогда как на Урале известен только в широколиственных лесах Оренбургской обл. (Bolshakov et al., 2018). Вид *Metuloidea fragrans* известен в Европе, европейской части России и на Дальнем Востоке. Ближайшие к Екатеринбургу места находок – Самарская обл., Жигулевский заповедник (Malysheva, Malysheva, 2008) и Башкирия, Национальный Парк “Башкирия” (Котиранта, Ширяев, не опубли.). Также к этой группе можно отнести следующие виды: *Fomitiporia robusta*, *Fuscoporia ferruginosa*, *Geastrum lageniforme*, *Hydnocristella himantia*, *Inonotus cuticularis*, *Melzericium udicola*, *Pappia fissilis*, *Polyporus tuberaster*, *Radulomyces copelandii*, *R. rickii*, *Steccherinum fimbriatellum*, *Suillosporium cystidiatum*. Грибы этой группы, собранные в Екатеринбурге, выявлены на восточноазиатских, европейских, североамериканских и “южных” древесных породах.

К группе западных, или европейских могут быть отнесены следующие виды. *Ganoderma pfeifferi* – вид преимущественно европейского распространения, выявленный от Северной Швеции (66° с.ш.) до Сицилии и юга Испании, единичные образцы известны из Восточной Австралии. Ближайшие находки к Екатеринбургу известны в Краснодарском крае и в Крыму (GBIF, 2022a). В Европе основным хозяином являются деревья рода *Fagus*, реже встречается на *Acer*, *Aesculus*, *Fraxinus*, *Prunus*, *Quercus*, *Ulmus* (Ryvarden, Melo, 2014). Единичные находки *Lyomyces juniperi* в европейской части России известны от Архангельской до Орловской обл. (GBIF, 2022b). Также к этой группе относятся *Byssocorticium atrovirens*, *Ceriporia bresadolae*, *Hypochnicium wakefieldiae*, *Oxyporus philadelphii*, *Steccherinum bourdotii*. Грибы этой группы выявлены в Екатеринбурге на европейских (*Quercus robur*, *Pinus mugo*, *Philadelphus coronarius*), широко распространенных (*Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Salix fragilis*), но также и на североамериканских (*Acer negundo*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Pinus strobus*) видах древесных растений.

К группе температурно-тропических, или “южных” может быть отнесен *Botryobasidium rubiginosum* – новый для России вид, характеризующийся биполярным (возможно, космополитным) распространением в глобальном масштабе (GBIF, 2022c). В зональном отношении находки принад-

лежат умеренному и субтропическому поясу Северного полушария: в Европе встречается в Италии, Франции, Австрии, Великобритании, Германии; в Азии – в Армении; в Сев. Америке – в США, а также в тропическом и субтропическом поясах Южного полушария (Бразилия, ЮАР). Другой вид – *Lopharia cinerascens* – в России известен в Приморском крае и Сахалинской обл. Распространен в тропических странах Восточной и Южной Азии (Япония, Таиланд, Индонезия, Индия), Америке (США, Бразилия, Венесуэла, Канада, Перу, Гваделупа, Ямайка), Африке (ЮАР, Уганда, Эфиопия, Кения, Камерун, Танзания, Конго), Европе (Испания, Франция), Австралии, Новой Зеландии, о-ве Реюньон (GBIF, 2022d). Также к этой группе относятся *Cellulariella warnieri*, *Phellinus rhamnii*, *Sanghuangporus lonicerinus*, *Ternana coerulea*, развивающиеся на “южных” (*Rhamnus cathartica*, *Lonicera tatarica*), европейских (*Quercus robur*) и североамериканских видах древесных растений (*Acer negundo*, *Populus balsamifera*).

К группе восточноазиатских можно отнести четыре вида. *Daedalea dickinsii* – встречается на юге российского Дальнего Востока, в Китае и Японии, где развивается на древесине различных лиственных пород, включая *Betula*, *Quercus* (Bondartseva, 1998). Другой вид – *Hymenochaete intricata* – известен на юге Дальнего Востока и в Забайкалье, в Японии и Китае, где развивается на *Acer*, *Alnus*, *Chosenia*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Lonicera*, *Padus*, *Quercus*, *Salix*, *Syringa* (GBIF, 2022e). К этой группе также относим *Laetiporus cremeiporus* и *Microporus xanthopus*. Все виды этой группы развиваются в Екатеринбурге исключительно на восточноазиатских видах древесных растений: *Betula dahurica*, *Quercus mongolica*, *Syringa amurensis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интродуцированные древесные растения представляют субстрат для развития новых для Свердловской обл. видов грибов. Большая часть выявленных на деревьях-интродуцентах новых и редких для региона видов грибов характеризуются широким распространением в Евразии, при этом они развиваются на древесных растениях, ареалы которых расположены в Европе, Восточной и Средней Азии, Сев. Америке. Виды грибов европейского распространения собраны на европейских, мультирегиональных, а также североамериканских древесных растениях. “Южные” виды грибов в г. Екатеринбурге осваивают “южные”, европейские и североамериканские древесные породы. Наиболее специфичны восточноазиатские виды грибов, которые собраны исключительно на восточноазиатских видах деревьев и кустарников.

Работа выполнена при поддержке РНФ (проект № 22-26-00228).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arefyev S.P., Kazantseva M.N.* Changes in the structure of communities of xylophilous aphylloroid fungi in the system of integrated environmental monitoring in the city of Tyumen. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016. V. 50 (1). P. 5–13 (in Russ.).
- Bolshakov S.Yu., Volobuev S.V., Potapov K.O. et al.* New species for regional mycobiotas of Russia. 3. Report 2018. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2018. V. 52 (6). P. 386–397 (in Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0026364818060028>
- Bondartseva M.A.* Definitorium Fungorum Rossiae. *Aphyllorhales*. Issue 2. Nauka, St. Petersburg, 1998 (in Russ.).
- Bryzgalov V.A.* Wood-destroying fungi of urban plantings. In: Mechanisms for maintaining biological diversity. Ekaterinburg, 1995, pp. 21–22 (in Russ.).
- Demidova Z.A.* Brief review of diseases of cultivated and wild plants in the Ural region. Issue. 1. Omsk, 1925. P. 1–8 (in Russ.).
- Demidova Z.A.* Mycoflora of wood in lumberyards and buildings. In: Ref. works performed at the Institute of Biology in 1945. Sverdlovsk, 1946, pp. 8–9 (in Russ.).
- Demidova Z.A.* Brief review of research on mycology and phytopathology in the Urals. In: Proceedings of the Institute of Biology. Sverdlovsk, 1960, pp. 5–15 (in Russ.).
- GBIF Occurrence Download. 2022a. <https://www.gbif.org/species/2549556>. Accessed 30.04.2022.
- GBIF Occurrence Download. 2022b. <https://www.gbif.org/species/2518790>. Accessed 30.04.2022.
- GBIF Occurrence Download. 2022c. <https://www.gbif.org/species/9753265>. Accessed 30.04.2022.
- GBIF Occurrence Download. 2022d. <https://www.gbif.org/species/2546066>. Accessed 30.04.2022.
- GBIF Occurrence Download. 2022e. <https://www.gbif.org/species/2519794>. Accessed 30.04.2022.
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2022. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 30.04.2022.
- Kartavenko N.T.* Fungi which cause the rot of cedar in the Urals. In: Proc. Lab. Forestry. Part 1. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1955. P. 119–144 (in Russ.).
- Korhonen A., Penttilä R., Siitonen J. et al.* Urban forests host rich polypore assemblages in a Nordic metropolitan area. *Landscape and Urban Planning*. 2021. V. 215. P. 104–222.
- Krinitsyn S.V.* Basidiomycetous xylophilous fungi in the forest park zone of Sverdlovsk City. In: Ecological systems of the Urals: study, protection, operation. Sverdlovsk, 1987, p. 27 (in Russ.).
- Malysheva V.F., Malysheva E.F.* Higher basidiomycetes of forest and meadow ecosystems of the Zhituli. KMK, Moscow, St. Petersburg, 2008 (in Russ.).
- Mamaev S.A.* Key to trees and shrubs of the Urals. Native and introduced species. Ekaterinburg, 2000 (in Russ.).
- Miettinen O., Vlasák J., Rivoire B. et al.* *Postia caesia* complex (*Polyporales*, *Basidiomycota*) in temperate Northern Hemisphere. *Fungal Syst. Evol.* 2018. V. 1. P. 101–129. <https://doi.org/10.3114/fuse.2018.01.05>
- Motiejūnaitė J., Markovskaja S., Kutorga E. et al.* Alien fungi in Lithuania: List of species, current status and trophic structure. *Botanica Lithuanica*. 2017. V. 23 (2). P. 139–152.
<https://doi.org/10.1515/botlit-2017-0016>
- Mukhin V.A., Ushakova N.V.* Synanthropic species of polypores of the Middle Urals. In: Problems in forest phytopathology and mycology. Petrozavodsk, 2005. P. 230–232 (in Russ.).
- RIHMI-WDC. Federal service for hydrometeorology and environmental monitoring. Obninsk, 2022. <https://www.meteo.ru>. Accessed 17.04.2021.
- Ryvarden L., Melo I.* Poroid fungi of Europe. *Synopsis Fungorum*. 2014. V. 31. P. 1–455.
- Semkina L.A., Tishkina E.A.* Growth and productivity of alien tree species in the conditions of the Middle Urals. *Lesnoy zhurnal*. 2021. V. 6 (384). P. 100–109 (in Russ.).
- Shiryayev A.G.* Clavarioid fungi of the anthropogenic territories of the Urals. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2008. Issue 8. P. 80–91.
- Shiryayev A.G.* Changes in the mycobiota of the Ural-Siberian region under the conditions of global warming and anthropogenic impact. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2009. Issue 9. P. 37–47 (in Russ.).
- Shiryayev A.G., Kotiranta H., Mukhin V.A. et al.* Aphylloroid fungi of Sverdlovsk Region, Russia. Biodiversity, distribution, ecology and the IUCN threat categories. Goshchitskiy publ., Ekaterinburg, 2010.
- Shiryayev A.G., Mukhin V.A., Kotiranta H. et al.* Biodiversity of aphylloroid fungi in the Urals. In: Biological diversity of the flora of the Urals and adjacent territories. Ekaterinburg, 2012. P. 311–313 (in Russ.).
- Shiryayev A.G., Zmitrovich I.V., Shiryayeva O.S.* Species richness of *Agaricomycetes* on hedge vines in Ekaterinburg City (Russia). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2021. V. 55 (5). P. 340–352.
<https://doi.org/10.3390/f13020323>
- Shiryayev A.G., Zmitrovich I.V., Bulgakov T.S. et al.* Warming favors the development of rich and heterogeneous mycobiota on alien vines in a boreal city under continental climate. *Forests*. 2022. V. 13 (2). P. 323.
<https://doi.org/10.3390/f13020323>
- Shiryayeva O.S.* History of study and species richness of agaricoid basidiomycetes of the Sverdlovsk region. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta*. 2015. V. 4 (16). P. 49–58 (in Russ.).
- Shiryayeva O.S.* New records of agaricoid fungi from Sverdlovsk Region, Russia. *Botanica Lithuanica*. 2018. V. 24 (2). P. 150–161.
<https://doi.org/10.2478/botlit-2018-0015>
- Shiryayeva O.S., Palamarchuk M.A.* New data on agaricoid fungi (*Basidiomycota*) of the Urals. *Novosti sistematiki nizschikh rastenii*. 2019. V. 53 (1). P. 89–106 (in Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1.89>
- Stepanova N.T.* Ecological and geographical characteristics of aphylloroid fungi in the Urals. *Dr. Biol. Thesis*. Sverdlovsk, 1971 (in Russ.).
- Stepanova N.T., Sirko A.V.* To the flora of agaricoid fungi and gasteromycetes of the Urals. In: Mycological research in the Urals. Sverdlovsk, 1977. P. 51–106 (in Russ.).
- Ushakova N.V.* Specificity of the structure of polypore biota in the city of Ekaterinburg. In: Proc. VIII Conf. Young Botanists in St. Petersburg. St. Petersburg, 2004, p. 75 (in Russ.).

- Арефьев С.П., Казанцева М.Н. (Arefyev, Kazantseva) Изменение структуры сообществ ксилотрофных афиллофороидных грибов в системе комплексного экологического мониторинга г. Тюмени // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 1. С. 5–13.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) Определитель грибов России. Пор. афиллофоровые. Вып. 2. СПб: Наука, 1998. 391 с.
- Брызгалов В.А. (Bryzgalov) Дереворазрушающие грибы городских насаждений // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Матер. конф. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург, 1995. С. 21–22.
- Демидова З.А. (Demidova) Краткий обзор болезней культурных и дикорастущих растений в Уральской области // ОБЛЗУ, 1925. Вып. 1. С. 1–8.
- Демидова З.А. (Demidova) Микофлора древесины на лесоскладах и в постройках // Реф. работ, выполненных в Ин-те биологии в 1945 г. Свердловск: УФАН СССР, 1946. С. 8–9.
- Демидова З.А. (Demidova) Краткий обзор исследований по микологии и фитопатологии на Урале // Мат. по грибным болезням растений Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1960. С. 5–15.
- Картавенко Н.Т. (Kartavenko) Грибы вызывающие гниль кедра на Урале // Сб. работ лаб. лесоведения. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 119–144.
- Криницин С.В. (Krinitsyn) Базидиальные ксилотрофные грибы в лесопарковой зоне Свердловска // Экологические системы Урала: изучение, охрана, эксплуатация. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. С. 27.
- Мальшева В.Ф., Мальшева Е.Ф. (Malysheva, Malysheva) Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей. М.; СПб.: КМК, 2008. 242 с.
- Мамаев С.А. (Mamaev) Определитель деревьев и кустарников Урала. Местные и интродуцированные виды. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 259 с.
- Мухин В.А., Ушакова Н.В. (Mukhin, Ushakova) Синантропные виды трутовых грибов Среднего Урала // Пробл. лесн. фитопатологии и микологии: Мат. VI междунар. конф. М., Петрозаводск: Изд-во Карел. НЦ РАН, 2005. С. 230–232.
- Семкина Л.А., Тишкина Е.А. (Semkina, Tishkina) Рост и продуктивность инорайонных древесных видов в условиях Среднего Урала // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2021. № 6 (384). С. 100–109.
- Степанова Н.Т. (Stepanova) Эколого-географическая характеристика афиллофоровых грибов Урала. Дисс. ... д-ра биол. наук. Свердловск: ИБ УФ НЦ РАН, 1971. 821 с.
- Степанова Н.Т., Сирко А.В. (Stepanova, Sirko) К флоре агариковых грибов и гастеромицетов Урала // Микологические исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. С. 51–106.
- Ушакова Н.В. (Ushakova) Специфика структуры биоты трутовых грибов города Екатеринбург. Тр. VIII конф. мол. ботаников в С.-Петербурге. СПб.: СПбГЭТУ, 2004. С. 75.
- Ширяев А.Г. (Shiryayev) Клавариоидные грибы антропогенных территорий Урала // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2008. № 8. С. 80–91.
- Ширяев А.Г. (Shiryayev) Изменения микобиоты Урало-Сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С. 37–47.
- Ширяев А.Г., Мухин В.А., Котиранта Х. и др. (Shiryayev et al.) Биоразнообразие афиллофоровых грибов Урала. В сборнике конф.: “Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий”. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2012. С. 311–313.
- Ширяева О.С. (Shiryayeva) История изучения и видовое богатство агарикоидных базидиомицетов Свердловской области // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2015. № 4 (16). С. 49–58.

New and Rare *Agaricomycetes* Species on Woody Alien Plants in Ekaterinburg City (Russia)

A. G. Shiryayev^{a,#}, I. V. Zmitrovich^{b,##}, and O. S. Shiryayeva^{a,###}

^aInstitute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

^bKomarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

^{##}e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

^{###}e-mail: olga.s.shiryayeva@gmail.com

In Ekaterinburg City (Russia, the Urals), a total of 40 new and rare for Sverdlovsk Region species of *Agaricomycetes* were collected on alien woody plants. One of them, *Botryobasidium rubiginosum*, is first reported in Russia. For the first time, 22 species of *Agaricomycetes* were identified for Sverdlovsk Region (*Ceriporia bresadolae*, *Coprinopsis romagnosiana*, *Crepidotus caspari*, *Cyanosporus populi*, *Daedalea dickinsii*, *Ganoderma pfeifferi*, *G. resinaceum*, *Geastrum lageniforme*, *Hymenochaete intricata*, *Hypochnicium wakefieldiae*, *Inonotus cuticularis*, *Laetiporus cremeiporus*, *Lyomyces juniperi*, *Melzericium udicola*, *Metuloidea fragrans*, *Microporus xanthopus*, *Phellinus rhamnii*, *Pholiota lucifera*, *Radulomyces copelandii*, *Sanghuangporus lonicerinus*, *Steccherinum fimbriatellum*).

Keywords: agaricoid fungi, aphyllorphoroid fungi, biodiversity, gasteroid fungi, tree pathogens, Urals, xylotrophs

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ

УДК 582.28 : 573.7

МЕТАБОЛИТНЫЙ ПРОФИЛЬ МИКРОМИЦЕТА *LECANICILLIUM GRACILE*,
ВЫДЕЛЕННОГО ИЗ ШТУКАТУРКИ И БЕЛОГО КАМНЯ© 2022 г. К. В. Сазанова^{1,2,*}, В. Б. Понизовская^{3,**}¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия²Санкт-Петербургский филиал Архива РАН, 196084 Санкт-Петербург, Россия³Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991 Москва, Россия

*e-mail: ksazanova@binran.ru

**e-mail: v.ponizovskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 15.04.2022 г.

После доработки 15.05.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Lecanicillium gracile — недавно описанный вид микромицетов, изолированный из строительных материалов на минеральной основе (штукатурки и белого камня) внутри помещений памятников культурного наследия на территории России. В данной работе охарактеризован состав метаболитов *L. gracile*, а также выполнен анализ культуральной жидкости гриба. Полученные результаты показали, что *L. gracile* является перспективным объектом для поиска новых соединений, обладающих биологической активностью. В экспоненциальной фазе роста разнообразие метаболитов в мицелии было низким, метаболомный профиль характеризовался преимущественным накоплением в мицелии моносахаридов и полиолов. В стационарной фазе разнообразие метаболитов в мицелии *L. gracile* было высоким; по-видимому, в этой фазе биосинтетические процессы преобладали над энергетическими. *L. gracile* синтезировал экстраклеточные полимерные соединения и изменял pH среды в щелочную область. В случае развития гриба на каменистых субстратах экстраклеточный полимерный матрикс не только способствует формированию биопленок с другими микроорганизмами литобионтных сообществ, но и при щелочных значениях pH он способствует образованию вторичного кальцита на кальцийсодержащих субстратах, таких как известняк и мрамор. Таким образом, *L. gracile* обладает рядом биохимических особенностей, которые способствуют его длительному развитию на каменистых субстратах и отражают специфику воздействия гриба на материалы.

Ключевые слова: биоповреждения, метаболомный профайлинг, минеральный субстрат, экстраклеточный полимерный матрикс

DOI: 10.31857/S0026364822050099

ВВЕДЕНИЕ

Микроскопические грибы, населяющие каменистые субстраты, являются одними из основных компонентов сложных и самоподдерживающихся литобионтных сообществ, развивающихся в виде субаэральных биопленок (Villa et al., 2016; Villa, Cappitelli, 2019). Многие авторы рассматривают деятельность микроскопических грибов как один из главных факторов выветривания горных пород и минералов (Kurakov et al., 1999; Warscheid, Braams, 2000; Gorbushina, 2007; De Leo, Urzi, 2015; Salvadori, Municchia, 2015), а также строительных материалов на минеральной основе, что представляет существенную угрозу сохранности объектов культурного наследия и несет значительный экономический ущерб (Warscheid, Braams, 2000; Gadd, 2017).

Микромицеты, заселяющие каменистые субстраты, могут подвергаться воздействию множе-

ства стрессорных факторов, в том числе недостатка питательных веществ, высокого уровня инсоляции, резких колебаний влажности и температуры. Перечисленные условия окружающей среды способствуют развитию у грибов специализированных метаболических адаптивных реакций. Исследование механизмов адаптации грибов к специфическим экологическим условиям, взаимодействия микромицетов в литобионтных сообществах друг с другом, с другими организмами и с самим субстратом являются приоритетными направлениями для комплексного понимания функционирования субаэральных биопленок (Villa et al., 2016; Villa, Cappitelli, 2019; Prieto et al., 2020). Это, в свою очередь, является важным шагом к пониманию процессов биоповреждения и разработке мер защиты памятников культурного наследия. Поставленные задачи требуют глубокого понимания особенностей метаболизма конкретных видов гри-

Таблица 1. Характеристика штаммов *Lecanicillium gracile*

Номер штамма	Номер штамма в международных коллекциях	Номер в Генбанке	Объект культурного наследия	Места отбора проб	Тип материала
57-9-2	CBS 142816	LT598647; MN602797	Государственная Третьяковская галерея, главное здание (XX в.), экспозиционные залы, г. Москва	откосы окон, участки с шелушением и отслоением красочного слоя	штукатурка
G4-5	VKPM F-1421	MF682449; MN602799	Бывший путевой дворец Елизаветы Петровны (XVIII – XIX вв.), подвальное помещение, г. Москва	участки стен с осыпанием красочного слоя и штукатурки	штукатурка
Kd1	CBS 142821, ex-type	MF682448; MN602801	Церковь Бориса и Глеба (XII в.), село Кидекша, Владимирская область	участок стены с размягченным материалом и обильным выходом солей	белый камень известняк

бов, формирующих литобионтное сообщество. В настоящее время перспективным инструментом для такого рода исследований является метаболомный профайлинг (Fiehn, 2002; Smedsgaard, Nielsen, 2005; Guy et al., 2008; Okazaki et al., 2012). В отличие от целевого анализа конкретных соединений, результаты метаболомного профайлинга позволяют получить информацию о совокупности малых органических молекул в организмах, что представляет особый интерес для литобионтных грибов, учитывая широкий спектр их адаптивных реакций.

В отношении взаимодействия микромицетов с субстратом показано, что их геохимическая деятельность происходит во многом благодаря экстраклеточно выделяемым продуктам метаболизма, изменению кислотности субстрата и накоплению в нем полимерных соединений (Warscheid, Braams, 2000; Gadd, 2010; Rousk, Bengtson, 2014; Boniek et al., 2017; Sazanova et al., 2020). В связи с этим изучение перечисленных параметров необходимо для понимания роли конкретных видов грибов в качестве агентов биоповреждения.

Одним из представителей литобионтных сообществ является недавно описанный вид *Lecanicillium gracile* V.B. Ponizovskaya, A.A. Grum-Grzhim., Georgieva et Bilanenko (Ponizovskaya et al., 2020). Штаммы этого вида были выделены из минеральных строительных материалов (штукатурки и белого камня известняка) внутри помещений объектов культурного наследия на территории России (Ponizovskaya et al., 2019; Ponizovskaya et al., 2020). При этом численность пропагул этого гриба в материалах была высокой, достигая 10^5 КОЕ/г, что свидетельствовало об активном развитии *L. gracile* на штукатурке и белом камне, а, следовательно, его участии в биоповреждении этих материалов

(Ponizovskaya et al., 2019). Исходя из вышесказанного, знания о биохимических особенностях *L. gracile* могут не только внести ясность в вопрос о его воздействии на субстрат, но и в целом пополнить представление о закономерностях функционирования литобионтных грибов.

Цель работы – охарактеризовать метаболомный профиль и состав культуральной жидкости трех штаммов *L. gracile*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Для исследования использованы штаммы микромицета *L. gracile* (*Ascomycota*, *Sordariomycetes*), которые были выделены из деструктурированных минеральных строительных материалов (штукатурки и белого камня известняка) внутри помещений объектов культурного наследия на территории России (Ponizovskaya et al., 2019, 2020). Для выделения гриба из строительных материалов использовали среды Чапека (рН 5.5) и Чапека с крахмалом (рН 7.2–7.4). Методика выделения *L. gracile* подробно описана в работе Ponizovskaya et al. (2019). Характеристика штаммов приведена в табл. 1.

Культивирование. Штаммы *L. gracile* культивировали поверхностным способом на жидкой питательной среде Чапека (г/л: глюкоза – 30; NaNO_3 – 2.0; KH_2PO_4 – 1.0; $\text{MgSO}_4 \times 7 \text{H}_2\text{O}$ – 0.5; KCl – 0.5; $\text{FeSO}_4 \times 7 \text{H}_2\text{O}$ – 0.01) при температуре 25°C в течение 45 суток. Выполняли метаболомный анализ органических соединений в культуральной жидкости и мицелии гриба, определяли количественное содержание экстраклеточных полимерных соединений (ЭПС) в культуральной жидкости и измеряли ее значение рН. Для метаболомного

анализа мицелия и культуральной жидкости использовали культуры в период их экспоненциального (10 сут) и стационарного роста (45 сут). Содержание ЭПС и pH среды измеряли на 7, 14, 21, 28 и 35-е сутки роста. Данные о скорости роста были получены на основании предварительного исследования динамики накопления биомассы в культурах грибов. Опыты выполняли в трех повторностях.

Метаболомный анализ. Мицелий растирали в жидком азоте, экстрагировали холодным метанолом (-20°C) и центрифугировали при 4000 об./мин в течение 10 мин, полученный экстракт выпаривали при 40°C на роторном испарителе ИКА. Для анализа метаболитов культуральную жидкость (15 мл) отделяли от мицелия, фильтровали и выпаривали на роторном испарителе при 40°C . Сухие остатки растворяли в пиридине. Далее с использованием N,O-бис-(триметилсилил) трифторацетамида (BSTFA) (Supelco, США) получали ТМС (триметилсилил)-производные. Силилирование выполняли в течение 15 мин при 100°C .

Анализ содержания метаболитов в мицелии и культуральной жидкости проводили методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ-МС) на приборе Маэстро (Интерлаб, Россия) с масс-селективным детектором 5975С, колонкой HP-5MS, $30\text{ м} \times 0.25\text{ мм} \times 0.25\text{ мкм}$, Agilent (США). Хроматографирование проводили при линейном программировании температуры от 70°C до 320°C , в режиме постоянства потока газа-носителя (гелия) через колонку (1 мл/мин). Сканирование масс-спектров проводилось в диапазоне $50\text{--}800\text{ m/z}$ с частотой 2 скана/сек. Хроматограммы образцов регистрировали по полному ионному току. Сбор данных осуществляли с помощью программного обеспечения Agilent Chem-Station.

Обработку и интерпретацию масс-спектрометрической информации проводили с использованием программы AMDIS (<http://www.amdis.net>), базы данных NIST 2011 и базы данных масс-спектрометрической информации, созданной в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН. Определение индексов удерживания (RI) проводили методом калибровки по стандартным предельным углеводородам. Полуколичественную интерпретацию метаболитного профиля осуществляли по площадям пиков полного ионного тока методом внутреннего стандарта с помощью программы UniChrom (www.unichrom.com). В качестве внутреннего стандарта использовался трикозан, добавляемый в пробу на стадии растворения ее в пиридине. Следует особо отметить, что данные о количественном содержании отдельных соединений являются не более чем оценочной характеристикой содержания метаболитов в экстрактах, и могут использоваться только для построения метаболитной матрицы, которая и является формальным результатом профайлингового

анализа и используется для статистического моделирования изучаемого явления. Статистическая обработка результатов проведена с использованием программ Microsoft Excel и MetaboAnalist.

Определение содержания ЭПС. Анализ содержания ЭПС в культуральной жидкости проводили по методике, описанной Savadogo et al. (2004). Предварительно отфильтрованную культуральную жидкость центрифугировали при 4000 об./мин в течение 10 мин. Супернатант смешивали с равным объемом охлажденного до -20°C этанола и инкубировали при 4°C в течение 24 ч. Охлажденный раствор центрифугировали при 2500 об./мин в течение 20 мин. Полученный осадок ресуспендировали в дистиллированной воде вместе с равным объемом холодного этанола. Затем раствор снова центрифугировали при 2500 об./мин в течение 20 мин. Полученный конечный осадок сушили при 60°C и взвешивали.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Метаболомный профайлинг мицелия *L. gracile*. Результаты метаболомного анализа для идентифицированных в мицелии соединений визуализированы в виде тепловой карты (рис. 1). Полученные данные показали, что состав метаболомного профиля *L. gracile* существенно зависит от стадии роста, а также от штамма гриба. Так, в экспоненциальной фазе роста доминирующими соединениями были моносахара (в основном глюкоза и фруктоза) и полиолы (главным образом, маннит). В значительно меньшей концентрации присутствовали дисахариды (целлобиоза, трегалоза и мальтоза), жирные кислоты и эргостерин. Органические кислоты (янтарная, яблочная, фумаровая, глицериновая) были обнаружены в следовых количествах.

В стационарной фазе роста разнообразие соединений значительно увеличивалось. В составе экстрактов было обнаружено более 150 метаболитов, около 60 из которых были идентифицированы. Наиболее распространенными были дисахара (трегалоза, целлобиоза, мальтоза, а также неидентифицированные дисахара), полиолы (эритрит, маннит, рибит, мио-инозит), сахарокислоты (глюконовая, треоновая, арабиновая), карбоновые кислоты – промежуточные продукты энергетического обмена (пировиноградная, яблочная, янтарная, глицериновая, фумаровая, лимонная), жирные кислоты (линолевая, олеиновая, стеариновая, бегеновая, лигноцереновая), стерины (эргостерин, ланостерин). Фенольные соединения были обнаружены только в стационарной стадии роста. Концентрация моносахаридов и полиолов в метаболомном профиле стационарной фазы роста существенно снижалась по сравнению с экспоненциальной, в то время как дисахаридов (в основном трегалозы), напротив, увеличивалась. Из-



Рис. 1. Тепловая карта идентифицированных метаболитов мицелия *Lecanicillium gracile*. Красный цвет характеризует высокую относительную концентрацию соединений, синий – низкую. *Содержание дисахаридов посчитано суммарно.

вестно, что трегалоза является не только запасным дисахаридом у грибов, но также участвует в их адаптации к различным стрессорным воздействиям, включая перепады температуры и влажности (Perfect et al., 2017), характерные для каменистых поверхностей. Таким образом, с увеличением возраста культур гриба, возможно, уже в условиях истощенной питательной среды, метаболомный профиль *L. gracile* становится богаче, по-видимому, биосинтетические процессы гриба начинают преобладать над энергетическими.

Начальная стадия роста гриба в условиях высокого содержания сахаров в среде характеризовалась активным накоплением сахаров в мицелии. Одним из возможных механизмов, обуславливающим значительно большее разнообразие метаболомного профиля *L. gracile* в стационарной фазе роста по сравнению с экспоненциальной, по-видимому, может быть так называемая катаболитная репрессия. В условиях высокого содержания сахаров на ранних сроках культивирования может происходить подавление экспрессии генов ряда ферментов, что обеспечивает максимальную ассимиляцию глюкозы (Portnoy et al., 2011). В стационарной фазе роста при снижении концентрации сахаров в питательной среде ферментативная активность восстанавливается. Тем не менее, не исключены другие физиологические механизмы, определяющие различия метаболомного профиля на разных стадиях роста.

Преимущественное накопление моносахаридов в экспоненциальной, а дисахаридов в стационарной фазе роста соответственно было описано также для ксилотрофных базидиомицетов (Sazanova et al., 2018, 2021). Однако если у базидиальных грибов кислоты цикла Кребса накапливались в мицелии в основном на ранних стадиях роста колонии, а далее их концентрация снижалась, то у *L. gracile* органические кислоты, напротив, накапливались с возрастом культур.

Что касается штаммовых различий, *L. gracile* Kd-1 характеризовался наибольшим накоплением низкомолекулярных органических кислот – промежуточных продуктов энергетического обмена, но при этом меньшим содержанием жирных кислот, стероидов и фенольных соединений. В то же время *L. gracile* 57-9-2 отличался наибольшим разнообразием и количественным содержанием фенольных соединений, а штамм G4-5 накапливал наибольшие количества жирных кислот.

Кроме того, характерной особенностью штаммов *L. gracile* 57-9-2 и G4-5 явилось накопление в мицелии соединения, предварительно идентифицированного с использованием стандартной библиотеки NIST 2011 как производное бензоксантиола. Некоторые соединения бензоксантиола обладают противовоспалительным, антибактериальным, антифунгальным, а также противоопухолевым действием (Ja et al., 2008; Kim et al., 2008; Parizi et al.,

Таблица 2. Содержание ЭПС и значения pH в культуральной жидкости *Lecanicillium gracile*

Сутки роста	Штамм <i>L. gracile</i>		Штамм <i>L. gracile</i>	
	57-9-2	Kd-1	57-9-2	Kd-1
	Значение pH		Содержание ЭПС*, мг/мл	
7	6.8	6.8	–	–
14	7.5	7.0	1.1 ± 0.3	0.8 ± 0.2
21	8.1	7.2	2.4 ± 0.5	1.3 ± 0.3
28	8.6	7.4	9.1 ± 2.0	5.0 ± 0.8
35	9.0	7.8	18.8 ± 3.4	10.0 ± 2.3

Примечание. *Среднее значение ± стандартное отклонение.

2019). Уточнение структуры данного вещества, также как и некоторых других неидентифицированных соединений, требует дополнительного анализа в дальнейшем.

Состав культуральной жидкости *L. gracile*. Среди низкомолекулярных метаболитов культуральной жидкости *L. gracile* были идентифицированы, главным образом, сахара и полиолы, доминирующими соединениями были эритрит и арабит. Кроме того, обнаружены пропионовая и гидроксипропионовая кислоты, аминокислота оксипролин. При переходе к стационарной фазе роста, также как и в метаболомном профиле мицелия гриба, в культуральной жидкости наблюдалось преобладание дисахаров и снижение концентрации моносахаров.

Анализ содержания ЭПС в культуральной жидкости был выполнен для двух штаммов: *L. gracile* 57-9-2 и Kd-1. Обнаружено, что оба штамма выделяют ЭПС начиная с 14-х суток роста, причем концентрация ЭПС в питательной среде увеличивалась с возрастом культур (табл. 2).

Культуральная жидкость имела тенденцию к защелачиванию с самого начала развития на ней культур. На 35-е сутки роста штамма *L. gracile* 57-9-2 pH питательной среды достигал 9, а штамма Kd-1 – 7.5. Интенсивное защелачивание среды при развитии *L. gracile* 57-9-2 коррелировало с максимумом накопления в ней ЭПС на 35-е сутки наблюдения.

Роль *L. gracile* в биоповреждении строительных материалов на минеральной основе. *L. gracile* является представителем комплексов грибов, активно развивающихся на минеральных строительных материалах (штукатурке и белом камне известняка) внутри архитектурных объектов культурного наследия (Ponizovskaya et al., 2019, 2020). Гриб обладает *Acremonium*-подобной морфологией, что характерно для грибов этих комплексов (Karpovich-Tate, Rebrikova, 1990; Ponizovskaya et al., 2019). Основные морфологические признаки *L. gracile*

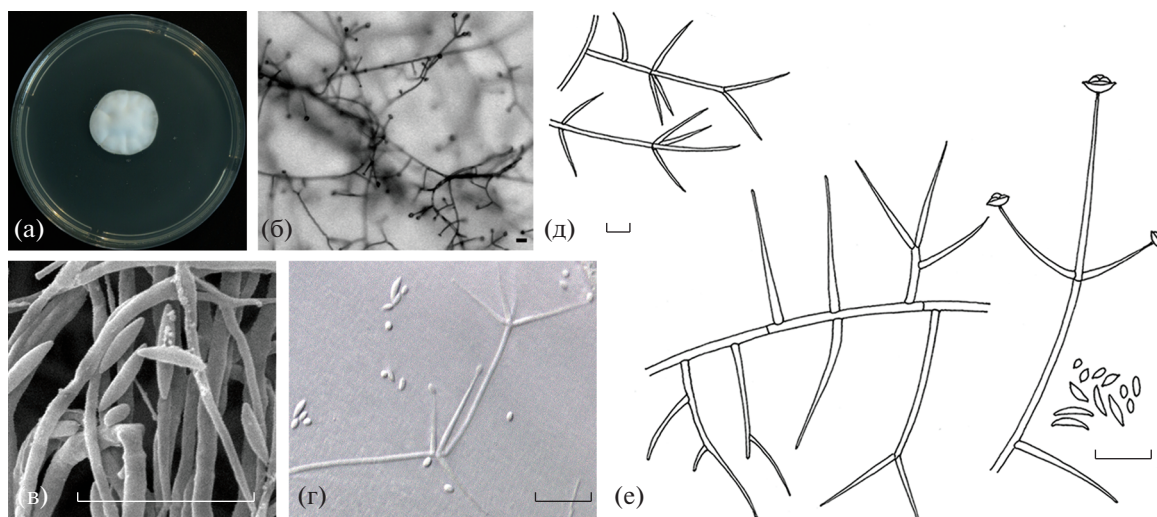


Рис. 2. *Lecanicillium gracile* (Kd-1, CBS 142821, ex-type): а – 14-суточная колония на среде КГА; б – простратные конидиеносцы с фиалидами; в – конидии (СЭМ); г – простратные конидиеносцы, несущие пучки фиалид; д, е – схема простратных конидиеносцев с фиалидами и конидиями. Масштаб – 10 мкм (по: Ponizovskaya, 2020).

представлены на рис. 2. Колонии гриба белого цвета, ватообразные. Микромицет формирует диморфные конидии в головках на кончиках фиалид, расположенных одиночно, реже пучками на простратных конидиеносцах (Ponizovskaya et al., 2020).

Исходя из биохимических особенностей *L. gracile*, можно предположить механизмы взаимодействия гриба с минеральными строительными материалами и с другими представителями комплекса микроорганизмов, обитающих на этих субстратах. Так, богатый метаболомный профиль *L. gracile* в стационарной фазе его роста свидетельствует о том, что этот гриб обладает высокой ферментативной активностью. В целом, высокая ферментативная активность характерна для представителей рода *Lecanicillium*: среди них обычны микофилы и энтомопатогены (Zage, Gams, 2001). Исходя из высокой численности гриба в пробах штукатурки и белого камня, было высказано предположение, что микромицет способен длительное время развиваться на этих субстратах, бедных легкодоступными сахарами, и, следовательно, способен разлагать широкий спектр питательных веществ (Ponizovskaya et al., 2020). Это могут быть частички членистоногих и продукты их жизнедеятельности, растительные остатки, бактерии и другие грибы (Gorbushina, Petersen, 2000).

Более того, ранее нами было показано (Ponizovskaya et al., 2019), что *L. gracile* способен развиваться в широком диапазоне значений pH (4–10). Это также может давать преимущество при колонизации штукатурки и белого камня, поскольку pH этих субстратов может варьироваться в зависимости от степени их повреждения, увлажнения и других факторов от слабокислых значений до щелочных (pH 6–9) (Verdier et al., 2014; Ponizovskaya et al., 2019). При развитии на каменных субстратах мицелий микромицетов оказывает на них механическое давление, что ведет к ослаблению и разрушению структуры материала. Более того, рост мицелия провоцирует транспорт воды и химических соединений вглубь субстратов, что облегчает развитие в них бактерий и одновременно вызывает биохимическое разрушение (Warscheid, Braams, 2000; Gorbushina, Krumbein, 2004; Fernandes, 2006).

Далее, в настоящей работе выявлена способность *L. gracile* к образованию экстраклеточных полисахаридов, входящих в состав матрикса биопленок. По данным литературы (Zhu et al., 2016), в состав матрикса биопленок входят также протеины, гликопротеины, липиды, гликолипиды, жирные кислоты и ферменты. В целом, образование экстраклеточного полимерного матрикса характерно для многих микроорганизмов, включая грибы и бактерии (Martino, 2016). Известно, что этот матрикс обеспечивает “сцепление” микроорганизмов с поверхностью субстрата, а также участвует во взаимодействии микроорганизмов друг с другом, обеспечивая ионный обмен между ними, что приводит к формированию биопленок (Morton, Surman, 1994; Warscheid, Braams, 2000; Martino, 2016; Villa et al., 2016; Zhu et al., 2016). Таким образом, путем образования ЭПС *L. gracile* предположительно может участвовать в процессе формирования биопленок на каменных субстратах. Стоит подчеркнуть, что, объединяясь в виде биопленки, микроорганизмы, и грибы в частности, повышают устойчивость к факторам стресса, таким как высокий осмотический потенциал субстрата и недостаток воды (Morton, Sur-

man, 1994; Harding et al., 2009; Grum-Grzhimaylo et al., 2016; Kozlova et al., 2019), а также к воздействию биоцидов (Sand, 1997). Слизистые вещества ЭПС закупоривают поры в материале, препятствуя испарению воды, и аккумулируют пылевые частицы из воздуха, способствуя обогащению субстрата органическими веществами. Все это благоприятствует дальнейшему развитию на нем микроорганизмов (Morton, Surman, 1994; Sand, 1997; Gaylarde, Morton, 1999). Циклы набухания и усыхания слизистых веществ расшатывают структуру минеральных материалов (Gadd, 2007).

Еще одной особенностью *L. gracile* является его способность менять pH субстрата в щелочную область. Это, во-первых, дает преимущество развитию щелочеустойчивым микроорганизмам на материале, а во-вторых, влияет на химические процессы, происходящие на каменистом субстрате. Так, при щелочных значениях pH среды за счет электрического взаимодействия отрицательно заряженных функциональных карбоксильных, фосфатных и аминогрупп, входящих в состав ЭПС, с ионами кальция, присутствующими в материале, создаются высокие локальные концентрации ионов кальция (Anbu et al., 2016; Zhu et al., 2016). Это приводит к кристаллизации вторичного кальцита на поверхности материала (Anbu et al., 2016; Zhu et al., 2016; Sazanova et al., 2020). Следовательно, способность *L. gracile* образовывать ЭПС и защелачивать среду может привести к вторичной кристаллизации кальцита в условиях развития гриба на минеральных субстратах, богатых кальцием.

Таким образом, данное исследование показывает, что *L. gracile* может оказывать многоплановое воздействие на каменистые субстраты, а также отражает специфику функционирования грибов в литобионтных сообществах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали вариабельность штаммов *L. gracile* по особенностям их метаболизма и, в частности, по биосинтезу специфичных вторичных метаболитов. В целом богатое разнообразие метаболомного профиля *L. gracile* характерно для стационарной фазы роста, что свидетельствует о высокой ферментативной активности гриба в этой фазе. Штаммы *L. gracile* 57–9–2 и G4–5 характеризуются бóльшим разнообразием низкомолекулярных органических соединений, в том числе вторичных фенольных соединений, чем штамм Kd–1. *L. gracile* образует экзополисахариды и изменяет pH среды в щелочную область, что может способствовать образованию вторичного кальцита в случае развития гриба на кальцийсодержащем субстрате. Формирование кальцитовой корки имеет значение для устойчивости биопленок, а также изменяет структуру по-

верхности минералов. Полученные данные показывают, что *L. gracile* может оказывать повреждающее воздействие на каменистые субстраты, а также является интересным объектом для поиска новых соединений, обладающих биологической активностью.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 21-74-00031 “Грибы и бактерии в биогеохимических циклах: трофические и аллелопатические взаимодействия, роль в детоксикации металлов”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- AMDIS. 2022. <http://www.amdis.net/index.html>. Accessed on 15.04.2022.
- Anbu P., Kang C.H., Shin Y.J. et al. Formations of calcium carbonate minerals by bacteria and its multiple applications. Springerplus. 2016. V. 5 (250). <https://doi.org/10.1186/s40064-016-1869-2>
- Boniek D., MendesIsolda I.C., Abreu C.M. et al. Ecology and identification of environmental fungi and metabolic processes involved in the biodeterioration of Brazilian soapstone historical monuments. Lett. Appl. Microbiol. 2017. V. 65 (5). P. 1–8. <https://doi.org/10.1111/lam.12794>
- De Leo F., Urzi C. Microfungi from deteriorated materials of cultural heritage. In: J.K. Misra et al. (eds). Fungi from different substrates. CRC Press, Taylor and Francis group, N.Y., 2015, pp. 144–158.
- Fernandes P. Applied microbiology and biotechnology in the conservation of stone cultural heritage materials. Appl. Microbiol. Biotechnol. 2006. V. 73. P. 291–296. <https://doi.org/10.1007/s00253-006-0599-8>
- Fiehn O. Metabolomics – the link between genotypes and phenotypes. Plant molecular biology. 2002. V. 48. P. 155–171. <https://doi.org/10.1023/A:1013713905833>
- Gadd G.M. Geomicrobiology of the built environment. Nat. Microbiol. 2017. V. 2 (4). P. 1–9. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.275>
- Gadd G.M. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation. Mycol. Res. 2007. V. 111 (1). P. 3–49. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2006.12.001>
- Gadd G.M. Metals, minerals and microbes: geomicrobiology and bioremediation. Microbiology. 2010. V. 156 (3). P. 609–643. <https://doi.org/10.1099/mic.0.037143-0>
- Gaylarde C.C., Morton L.G. Deteriogenic biofilms on buildings and their control: a review. Biofouling. 1999. V. 14. P. 59–74. <https://doi.org/10.1080/08927019909378397>
- Gorbushina A.A. Life on the rocks. Environ. Microbiol. 2007. V. 9. P. 1613–1631. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01301.x>
- Gorbushina A.A., Krumbein W.E. Role of organisms in wear down of rocks and minerals. In: Varma A., Buscot F. (eds.). Microorganisms in soils: roles in genesis and functions. Springer, Berlin, 2005, pp. 59–84. https://doi.org/10.1007/3-540-26609-7_3

- Gorbushina A.A., Petersen K. Distribution of microorganisms on ancient wall paintings as related to associated faunal elements. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 2000. V. 46. P. 277–284.
[https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(00\)00103-7](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(00)00103-7)
- Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Bondarenko S.A. et al. On the diversity of fungi from soda soils. *Fungal Divers.* 2016. V. 76. 27–74.
<https://doi.org/10.1007/s13225-015-0320-2>
- Guy C., Kaplan F., Kopka J. et al. Metabolomics of temperature stress. *Physiologia Plantarum.* 2008. V. 132 (2). P. 220–235.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00999.x>
- Harding M.W., Marques L.L., Howard R.J. et al. Can filamentous fungi form biofilms? *Trends Microbiol.* 2009. V. 17 (11). P. 475–480.
<https://doi.org/10.1016/j.tim>
- Ja E.K., Hong S.K., Shin Y.J. et al. LYR71, a derivative of trimeric resveratrol, inhibits tumorigenesis by blocking STAT3-mediated matrix metalloproteinase 9 expression. *Experim. Molec. Medicine.* 2008. V. 40 (5). P. 514–522.
- Karpovich-Tate N., Rebrikova N.L. Microbial communities on damaged frescoes and building materials in the cathedral of the Nativity of the Virgin in the Pafnutii-Borovskii monastery, Russia. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 1990. V. 27. P. 281–296.
- Kim B.H., Roh E., Lee H.Y. et al. Benzoxathiole derivative blocks lipopolysaccharide-induced nuclear factor- κ B activation and nuclear factor- κ B-regulated gene transcription through inactivating inhibitory κ B kinase beta. *Mol. Pharmacol.* 2008. V. 73 (4). P. 1309–1318.
<https://doi.org/10.1124/mol.107.041251>
- Kozlova M.V., Bilanenko E.N., Grum-Grzhimaylo A.A. et al. An unusual sexual stage in the alkaliphilic ascomycete *Sodiomyces alkalinus*. *Fungal Biol.* 2019. V. 123 (2). P. 140–150.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2018.11.010>
- Kurakov A.V., Somova N.G., Ivanovskiy R.N. Micromycetes populating limestone and red brick surfaces of the Novodevichiy convent masonry. *Microbiology.* 1999. V. 68 (2). P. 273–282.
- Liu B., Fu R., Wu B. et al. Rock-inhabiting fungi: terminology, diversity, evolution and adaptation mechanisms. *Mycology.* 2021. V. 13 (1). P. 1–31.
<https://doi.org/10.1080/21501203.2021.2002452>
- Martino P.D. What about biofilms on the surface of stone monuments? *The Open Conference Proceedings Journal.* 2016. V. 9. P. 14–28.
<https://doi.org/10.2174/2210289201607020014>
- Morton L.H.G., Surman S.B. Biofilms in biodeterioration – a review. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 1994. V. 34. P. 203–221.
[https://doi.org/10.1016/0964-8305\(94\)90083-3](https://doi.org/10.1016/0964-8305(94)90083-3)
- Okazaki Y., Saito K. Recent advances of metabolomics in plant biotechnology. *Plant Bio-Tech.* 2012. V. 6 (1). P. 1–15.
<https://doi.org/10.1007/s11816-011-0191-2>
- Parizi M.H., Sharifi I., Farajzadeh S. et al. Tioxolone niosomes exert antileishmanial effects on *Leishmania tropica* by promoting promastigote apoptosis and immunomodulation. *Asian Pac. J. Trop. Med.* 2019. V. 12 (8). P. 365–374.
<https://doi.org/10.4103/1995-7645.262566>
- Perfect J.R., Tenor J.L., Miao Y. et al. Trehalose pathway as an antifungal target. *Virulence.* 2017. 8 (2). P. 143–149.
<https://doi.org/10.1080/21505594.2016.1195529>
- Ponizovskaya V.B., Bilanenko E.N., Mokeeva V.L. et al. Micromycetes as colonizers of mineral building materials in historic monuments and museums. *Fungal Biol.* 2019. V. 123 (4). P. 290–306.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.01.002>
- Ponizovskaya V.B., Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L. et al. *Lecanicillium gracile* (Cordycipitaceae), a new species isolated from mineral building materials. *Phytotaxa.* 2020. V. 443 (3). P. 265–278.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.443.3.3>
- Portnoy T., Margeot A., Linke R. et al. The CRE1 carbon catabolite repressor of the fungus *Trichoderma reesei*: a master regulator of carbon assimilation. *BMC Genomics.* 2011. V. 12. P. 269.
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-269>
- Prieto B., Vázquez-Nion D., Fuentes E. et al. Response of sub-aerial biofilms growing on stone-built cultural heritage to changing water regime and CO₂ conditions. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 2020. V. 148.
<https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2019.104882>
- Rousk J., Bengtson P. Microbial regulation of global biogeochemical cycles. *Front. Microbiol.* 2014. V. 5 (103).
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00103>
- Salvadori O., Municchia A.C. The role of fungi and lichens in the biodeterioration of stone monuments. *Open Conf. Proc. J.* 2015. V. 6 (Suppl. S1). P. 70–82.
<https://doi.org/10.2174/2210289201607020039>
- Sand W. Microbial mechanisms of deterioration of inorganic substrates – a general mechanistic overview. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 1997. Vo. 40. (2–4). P. 183–190.
[https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(97\)00048-6](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(97)00048-6)
- Savado A.C., Ouattara A.T., Savado P.W. et al. Identification of exopolysaccharides-producing lactic acid bacteria from Burkina Faso fermented milk samples. *Afr. J. Biotechnol.* 2004. V. 3 (3). P. 189–194.
<https://doi.org/10.5897/AJB2004.000-2034>
- Sazanova K., Psurtseva N., Shavarda A. Metabolomic changes in wood inhabiting filamentous fungi during ontogenesis. In: *Metabolomics. Methodology and applications in medical sciences and life sciences.* London, UK: IntechOpen, 2021. P. 137–156.
- Sazanova K.V., Frank-Kamenetskaya O.V., Vlasov D.Y. et al. Carbonate and oxalate crystallization by interaction of calcite marble with *Bacillus subtilis* and *Bacillus subtilis*–*Aspergillus niger* association. *Crystals.* 2020. V. 10. P. 756.
<https://doi.org/10.3390/cryst10090756>
- Sazanova K.V., Psurtseva N.V., Shavarda A.L. Cultural and metabolomic studies of a new phthalides producer, *Lignomyces vetlinianus* (Agaricomycetes). *Int. J. Medicinal Mushrooms.* 2018. V. 20 (11). P. 1031–1045.
<https://doi.org/10.1615/intjmedmushrooms.2018028687>
- Sazanova K.V., Zelenskaya M.S., Bobir S.Yu. et al. Micromycetes in biofilms on stone monuments of St. Petersburg. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2020. V. 54 (5). P. 329–339.
- Sazanova K.V., Zelenskaya M.S., Vlasov A.D. et al. Microorganisms in superficial deposits on the stone monuments

- in Saint Petersburg. *Microorganisms*. 2022. V. 10 (2). P. 316.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms10020316>
- Smedsgaard J., Nielsen J.* Metabolite profiling of fungi and yeast: from phenotype to metabolome by MS and informatics. *J. Experim. Bot.* 2005. V. 56 (410). P. 273–286.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eri068>
- Taxonomy Browser. 2022. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi>. Accessed 15.04.2022.
- UniChrom. 2022. <http://www.unichrom.com/unichrome.shtml>. Accessed on 15.04.2022.
- Verdier T., Coutand M., Bertron A. et al.* A review of indoor microbial growth across building materials and sampling and analysis methods. *Building and Environment*. 2014. V. 80. P. 136–149.
<https://doi.org/10.1016/j.buildenv.2014.05.030>
- Villa F., Cappitelli F.* The ecology of subaerial biofilms in dry and inhospitable terrestrial environments. *Microorganisms*. 2019. V. 7 (10). P. 380.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms7100380>
- Villa F., Stewart P.S., Klapper I. et al.* Subaerial biofilms on outdoor stone monuments: Changing the perspective toward an ecological framework. *BioScience*. 2016. V. 66 (4). P. 285–294.
<https://doi.org/10.1093/biosci/biw006>
- Warscheid T., Braams J.* Biodeterioration of stone: A review. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 2000. V. 46 (4). P. 343–368.
[https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(00\)00109-8](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(00)00109-8)
- Zare R., Gams W.* A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. IV. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium* gen. nov. *Nova Hedwigia*. 2001. V. 73. P. 1–50.
- Zhu T., Dittrich M.* Carbonate precipitation through microbial activities in natural environment, and their potential in biotechnology: A review. *Front. Bioeng. Biotechnol.* 2016. V. 4 (4).
<https://doi.org/10.3389/fbioe.2016.00004>
- Сазанова К.В., Зеленская М.С., Бобур С.Ю. и др.* (Sazanova et al.) Микробиоты в биоотходах на каменных памятниках Санкт-Петербурга // Микология и Фитопатология. 2020. Т. 54. № 5. С. 329–339.

Metabolites Profile of Micromycete *Lecanicillium gracile* Isolated from Limestone and Plaster

K. V. Sazanova^{a,b,#,##} and V. B. Ponizovskaya^{c,###}

^aKomarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

^bArchive of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg Branch, St. Petersburg, Russia

^cLomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

[#]e-mail: ksazanova@binran.ru

^{##}e-mail: barinova-kv@mail.ru

^{###}e-mail: v.ponizovskaya@gmail.com

Lecanicillium gracile is the recently described species of micromycetes that was obtained from deteriorated mineral materials, i.e., limestone and plaster, inside the cultural heritage sites in Russia. Composition of metabolites in the mycelium and in the culture fluid of *L. gracile* was characterized and a quantitative analysis of the extracellular polymer matrix excreted by the fungus was performed. The results of metabolomic analysis of the mycelium revealed that *L. gracile* is a promising object for the search for new compounds with biological activity. In the exponential growth phase of *L. gracile*, the diversity of metabolites in the mycelium was low with the predominant accumulation of monosaccharides and polyols. In the stationary growth phase, the diversity of metabolites in the mycelium was high; apparently, biosynthetic processes prevailed over catabolism. *L. gracile* excreted extracellular polymer substances and changed pH of the medium to an alkaline. Extracellular polymer substances excretion not only can contribute to biofilm formation on mineral surfaces but also under alkaline conditions to secondary calcite precipitation in the case of fungal development on Ca-containing materials (i.e., limestone and marble). Obtained results reflect specific biochemical characters of *L. gracile* and its possible mechanisms of mineral materials deterioration.

Keywords: biodeterioration, extracellular polymer substances, metabolomic profiling, mineral materials

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ
БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4.01/.08

ИДЕНТИФИКАЦИЯ *PESTALOTIOPSIS FUNEREA* НА ПОРАЖЕННЫХ
ДЕРЕВЬЯХ ТУИ ЗАПАДНОЙ В ДЕКОРАТИВНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ
МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ (РОССИЯ)© 2022 г. С. Д. Каракотов^{1,*}, Н. В. Аршава^{1,**}, М. Б. Башкатова^{1,***}, Т. А. Андреева^{1,****}¹АО “Щелково Агротех”, 141108 Щелково, Россия

*e-mail: ksd@betaren.ru

**e-mail: arshava@betaren.ru

***e-mail: bashkatova.m@betaren.ru

****e-mail: dementyeva.t@betaren.ru

Поступила в редакцию 08.04.2022 г.

После доработки 05.06.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

В декоративных насаждениях в Московской обл. при исследовании филлотрофных грибов на деревьях туи западной с симптомами усыхания и отмирания трофических побегов выделен преобладающий в сообществе микромицет. На основании морфологических характеристик репродуктивных структур и сравнительного анализа последовательности ITS-региона рРНК была подтверждена его тождественность *Pestalotiopsis funerea* – возбудителю некроза туи (песталоциоз). Для экспресс диагностики песталоциозидных грибов в растительном материале были разработаны праймеры, которые позволили получить хорошо выявляемое количество целевого продукта ПЦР размером 443 п.н.

Ключевые слова: конидии, праймеры, ПЦР, сиквенс, филлотрофные микромицеты, ITS-регион рРНК

DOI: 10.31857/S0026364822050063

ВВЕДЕНИЕ

Туя – род голосеменных хвойных растений семейства кипарисовые (*Cupressaceae*). Виды этого рода, особенно туя западная (*Thuja occidentalis*), активно используются в садоводстве в качестве декоративно-лиственного растения. В древесине туи содержатся аромодендрин, токсифоллин, эфирные масла, обладающие противогрибковыми и антибактериальными свойствами. Листья используются в медицине из-за их антибактериального, жаропонижающего, противокашлевого, вяжущего, мочегонного, гемостатического и охлаждающего действия (Raghavendra et al., 2007). При надлежащем уходе и принятии профилактических мер деревья и кустарники туи обладают высокой устойчивостью к болезням. Все это делает ее чрезвычайно популярной и востребованной в городских насаждениях. Однако в связи с наблюдаемыми в последние десятилетия климатическими изменениями, увеличением объемов интродукции декоративных сортов, генетической пластичности патогенных микроорганизмов, усилением антропогенного воздействия на природу и пр., возросла степень ее поражения различными заболеваниями. Сведения о возбудителях этих заболеваний в отечественной литературе пока весьма скудны. Очевидно, интерес к изучению микробиоты ин-

тродуцируемых растений будет повышаться в связи с распространением болезней, снижающих их декоративность и долговечность. Тем не менее, фитопатологические исследования *Cupressaceae* в средней полосе России проводились и ранее.

Так, в 2009 г. в озеленительных посадках Москвы и Московской обл. на туе западной были описаны грибы *Hendersonia notha* Sacc., *Phoma thujana* Thm, *Phomopsis juniperovora* Hahn., *Kabatina thujae* Schneider ex von Arx. и *Pestalotiopsis funerea* (Desm.) Steyaert. Правда, в этих исследованиях последний вид особенно часто встречался на можжевельнике (Sokolova, Kolganikhina, 2009). В 2010 г. видовой состав патогенных грибов *Thuja occidentalis* дополнен *Coryneum thujinum* Dearn., *Steganosporium piri-forme* (Hoffm.) Corda, *Acanthostigma parasitica* (Hart.) Sacc. (Zhukov et al., 2010).

Объектом настоящего исследования стали 12-летние деревья туи западной сорта Колумна, высаженные на приусадебном участке в д. Таганьково Одинцовского р-на Московской обл. (55°68'44" с.ш., 37°06'66" в.д.). Во время обследования растений были отмечены верхушечные ожоги, повреждение и отмирание ветвей. Процесс начинался на кончиках молодых платикладиев, которые сначала желтели, затем становились коричневыми и в конечном итоге преждевременно опадали. На по-



Рис. 1. Симптомы песталоциозного увядания хвои туи западной.

верхности этих трофических побегов обнаруживались крошечные черные пятнышки, представляющие собой спороношения грибов. Описанная симптоматика свидетельствовала об инфекционном характере повреждений.

Целью данной работы стала идентификация патогена, несущего ответственность за перечисленные выше симптомы, на основе морфологических признаков его репродуктивных структур и путем генетической характеристики ITS-региона его ДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы веток туи с признаками хлороза, увядания и усыхания были отобраны с нескольких деревьев, предназначенных для озеленения приусадебного участка и прилегающих к нему улиц, в июле 2021 г. (рис. 1). При первичном визуальном осмотре на них были обнаружены следы жизнедеятельности минирующей туевой моли-пестрянки (*Argyresthia thuiella*), гусеницы которой прогрызают ходы в толще листовых пластинок и питаются их столбчатой паренхимой. Они перезимовывают внутри веток туи, весной там же окукливаются. Имаго вылупляются с середины мая до начала июля. Ежегодно развивают одно поколение *A. thuiella*. Встречается повсеместно (Konečná, Šefrová, 2014). На момент исследования бабочки уже покинули листья туи, практически не нанеся эстетического ущерба растениям.

На пораженных деревьях также были отмечены хлоротические и красновато-коричневые участки, распределенные случайным образом среди здоровой хвои. Концы пораженных побегов теряли зе-

леную окраску. На них наблюдалось пожелтение, верхушечный некроз и коричневые некротические пятна неправильной формы, которые со временем распространялись на весь платикладий, окрашивая его сначала в красновато-бурый, затем в бурый цвет. Со временем на поверхности трофических побегов образовывались единичные оливково-черные скопления в виде коростинок, представляющие собой спороношение гриба. Побуревшая хвоя преждевременно осыпалась.

С целью идентификации возбудителей болезни фрагмент платикладия осторожно промывали водой, поверхностно стерилизовали 96%-м этанолом и инкубировали на влажной фильтровальной бумаге в течение 8 сут. Колонии грибов пересеивали на картофельно-сахарозный агар (КСА), где через 7–10 сут развивался мицелий. Для получения моноспоровых изолятов инкубацию продолжали до появления спороношения. После чего стерильной иглой снимали одну или несколько конидий с конидиеносца и переносили на агаризованную среду для морфологической идентификации, которую проводили согласно методическим указаниям ВНИИЛМ (Zhukov et al., 2013). Все грибные структуры были исследованы под микроскопом стерео MC-5-ZOOM LED и сфотографированы с использованием цифрового видеоокуляра Toupcam UCMOS14000KPA.

Молекулярно-генетическая характеристика культуры получена путем секвенирования внутреннего транскрибируемого спейсерного региона рибосомальной РНК (ITS-региона). ITS-регионы, находясь между малой (18S рДНК) и большой (28S рДНК) субъединицами рибосомной РНК, традиционно являются основной мишенью при определении таксономического положения микроорганизма. Они присутствуют во всех известных организмах, более вариабельны среди близкородственных видов, чем регионы, кодирующие гены рРНК и, наконец, широко представлены в базах данных нуклеотидных последовательностей (в том числе GenBank NCBI). Для генетического анализа спородохии моноспорового изолята собирали стерильной иглой и переносили в картофельно-сахарозный бульон. Через 8 сут инкубации из выросшего мицелия экстрагировали ДНК по модифицированному протоколу СТАВ-PVPP (Neuhauser et al., 2009). ITS-регион был амплифицирован с использованием пары праймеров ITS1 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3') и ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') (White et al., 1990). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в общем объеме 25 мкл и она состояла из следующих стадий: 5-минутная денатурация при 94°C, за которой следовали 35 температурных циклов: 35 с при 95°C, 55 с при 56°C и 45 с при 72°C. Реакция завершалась этапом элонгации в течение 10 мин при 72°C. Продукты амплификации разделяли с помощью электрофореза в геле,

содержащем 1.0% агарозы. Фрагменты ДНК визуализировали с помощью окрашивания бромистым этидием в УФ-свете. Секвенирование ампликонов проводилось в ООО “Синтол”, г. Москва с использованием тех же праймеров, что и для реакции амплификации.

Для определения сходства полученных последовательностей с депонированными в GenBank NCBI (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) использовалась поисковая компьютерная программа BLAST. Таксоны грибов были отнесены к виду и роду, демонстрирующим гомологию, равную или превышающую 99%.

Патогенность обнаруженных изолятов подтверждалась путем инокуляции здоровых трофических побегов туи суспензией описываемого гриба. Всего 15 платикладиев были осторожно повреждены легкими уколами игл для инсулиновых шприцев. Пять из них были оставлены в качестве контроля. Грибную культуру выращивали на КСА в пластиковых чашках Петри в темноте при 25°C. Интенсивное спороношение наблюдалось уже на 15-е сутки. Собранную споровую массу суспендировали в стерильной воде до концентрации 10⁷ спор/мл и наносили на образцы мягкой кистью. Контрольные варианты обрабатывали стерильной водой.

После инокуляции образцы оставляли на влажной фильтровальной бумаге в чашке Петри в течение 14 сут при температуре 17–22°C. Поливали по мере необходимости. Опыт повторяли дважды.

Дизайн праймеров для экспресс-диагностики возбудителей заболеваний растений разрабатывали с помощью программного обеспечения PrimerQuest™ Tool. Вероятность формирования вторичных структур (димеры и шпильки) оценивали в той же программе. Проверку специфичности праймеров проводили с помощью алгоритма primer-BLAST (NCBI) *in silico* и конвенционной ПЦР на амплификаторе ДТ-96 (Москва, ООО “ДНК-Технология”) с использованием ДНК фитопатогенных микромицетов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В проведенных экспериментах 10-дневная инкубация пораженных фрагментов платикладиев во влажной камере спровоцировала развитие спороношения гриба, которое в природных условиях наблюдается осенью, с наступлением влажной и прохладной погоды. Визуально наблюдалось большое количество хаотично рассеянных черных округлых бугорков, выступающих из трещин покровных тканей и представляющих собой группировки конидиеносцев (ацервулы) с обильным конидиальным спороношением (рис. 2).

Колонии моноспоровых изолятов, предназначенные для морфологической идентификации, обладали выраженными индивидуальными особенностями. На КСА они сначала были белыми с

обильным воздушным мицелием, позднее темнели и становились серо-белыми, серыми или бледно-коричневыми. Росли быстро. Агар на чашке Петри диаметром 90 мм при температуре 25°C зарастал мицелием за 10 сут. Спустя еще 5–7 сут начиналось обильное конидиальное спороношение. Конидии образовывались в плоских черных или коричневых ацервулах, частично погруженных в мицелий и неравномерно в нем распределенных (рис. 2, а, б).

Первичная идентификация культур была выполнена на основе морфологических признаков репродуктивных структур. Конидии анализируемого микромицета представляли собой прямые или слегка изогнутые пятিকлеточные объекты веретеновидной и эллипсоидной формы с четырьмя поперечными перегородками. Три центральные клетки пигментированы, апикальные и базальные – прозрачные. Базальная клетка обычно заканчивалась шиповидным придатком. На апикальной насчитывалось от двух до шести нитевидных или ресничковидных придатков. Длина ресничек от 5 до 30 мкм, некоторые из них были разветвленные, большинство простые.

С этими данными хорошо согласуются описанные ранее морфологические характеристики *Pestalotiopsis funerea* (Ascomycota, Sordariomycetes), изолированного из сосны желтой, или оregonской (*Pinus ponderosa*), сосны Культера (*P. coulteri*) и сосны черной (*P. nigra*). Фитоэкспертизе подвергались деревья с симптомами болезни хвои, фитофтороза и серой гнили в Словакии (Ivanova, 2016).

Генетическая характеристика культуры, выделенной из подмосковной туи, была получена путем секвенирования внутреннего транскрибируемого спейсерного региона рибосомальной РНК (ITS-региона). Полученную в результате последовательность *Pestalotiopsis funerea* X-001 депонировали в GenBank NCBI под номером ON160928.1 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/ON160928>). По результатам BLAST при равном проценте идентичности с *Pestalotiopsis hollandica* (MH855436.1, NR_147555.1, MH107906.1 и MT374678.1) и *Pestalotiopsis monochaeta* (KM199329.1, NR_147554.1) наивысшая оценка выравнивания получена между последовательностью изучаемого микромицета и *Pestalotiopsis funerea* (EF055197.1). На лучшее соответствие между ними указывает и Query Coverage – 100% последовательности запроса покрывается эталонной последовательностью *P. funerea*.

В тестах на инокуляцию через 30 сут инкубации на всех побегах, обработанных суспензией конидий *P. funerea*, наблюдались некротические участки, выходящие за пределы точек инокуляции, частично выраженный хлороз или обесцвечивание. Контрольные образцы оставались либо бессимптомными, либо некроз наблюдался только в точке инокуляции, без дальнейшего распространения. Это говорит о том, что *P. funerea* способен колони-

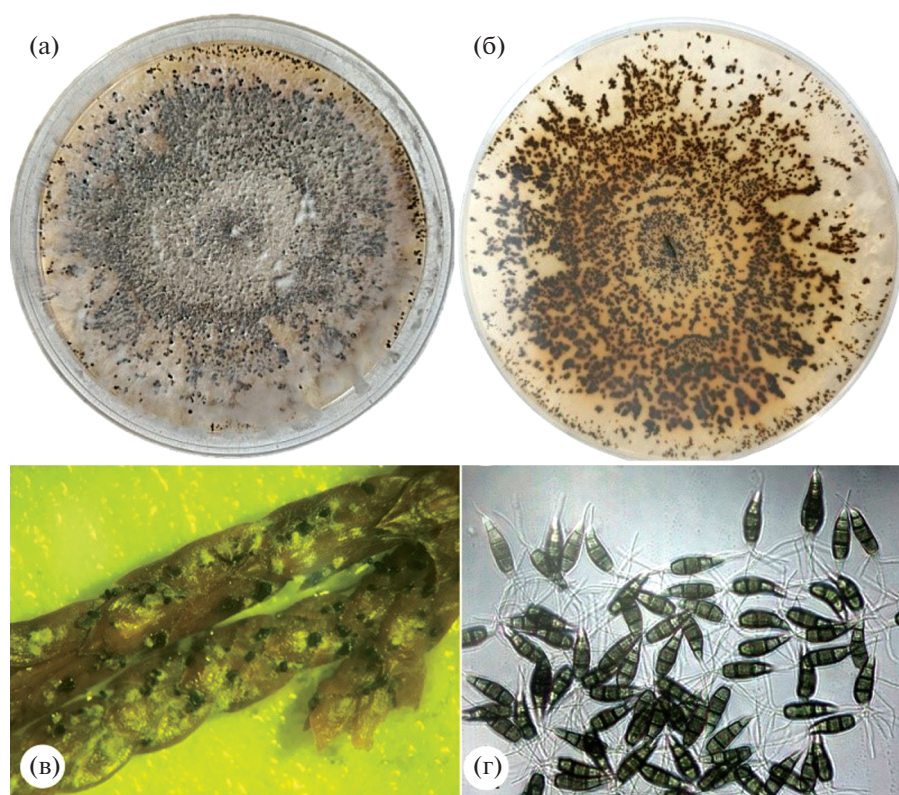


Рис. 2. *Pestalotiopsis funerea*: а – через 10 сут инкубации на среде КСА; б – реверс; в – побег туи с множеством черных спорообразующих тел, ацервул гриба на увеличении 14×; г – септированные конидии гриба с апикальными и базальными придатками на увеличении 200×.

зировать платикладии туи, вызывая их патологические изменения.

ОБСУЖДЕНИЕ

P. funerea вызывает некроз побегов хвойных пород, или песталоциоз. В странах Азии заболевание приобрело широкое распространение. Так, в Китае при исследовании эндофитов, ассоциированных с корой и хвоей *Pinus armandii*, 132 изолята были идентифицированы как виды *Pestalotiopsis*. Филогенетический анализ проводился на основании сходства ITS-регионов рибосомной ДНК и последовательностей гена β-тубулина (Hongli et al., 2006). В Алжире на 40-летних деревьях кипариса крупноплодного и можжевельника колючего наблюдались язвы на стволах и ветвях с обесцвечиванием коры, трещинами, выделением смолы, ведущими к отмиранию, увяданию кроны и гибели деревьев. При дальнейшем обследовании было выявлено, что данные симптомы вызывал гриб *Botryosphaeria iberica* совместно с *Pestalotiopsis funerea* (Azouaoui-Idjer et al., 2012).

В Европе и некоторых штатах США заболевание систематически обнаруживается местными исследователями. Первое сообщение о *P. funerea* на кипарисе Лейланда в Италии опубликовано в 2001 г. Гриб был выделен из некротизированных веточек и язв с ацервулиями на деревьях с симпто-

мами пожелтения листьев и отмирания ветвей (Gonthier, Nicolotti, 2002). На севере Португалии в 2004 г. было впервые зафиксировано заражение *P. funerea* хакеи игловидной (*Hakea sericea*). Поскольку инвазия этого растения становится проблемой для сохранения местного биоразнообразия, *Pestalotiopsis* в перспективе планируется использовать для биологической борьбы с захватчиком (Sousa et al., 2004). В Словакии гриб поражал сосны *Pinus ponderosa* и *P. nigra* (Ivanová, 2016), во Франции – шишечки кипариса (Bouaziz, 2003). При описании тиса ягодного (*Taxus baccata*), распространенного на меловых склонах Саут-Даунс в Великобритании авторы включили *Pestalotiopsis funerea* в список сордариомицетов, паразитирующих на его листьях и побегах (Thomas, Polwart, 2003). В США с 2019 по 2022 г. гриб был зафиксирован в штатах Нью-Йорк, Массачусетс, Нью-Джерси и др. (GBIF, 2022).

В Республике Беларусь с *P. funerea* впервые столкнулись в 2008 г. (Belomesyatseva et al., 2018). Постепенно осваивая территории и новые виды растений, в 2013 г. *P. funerea* появился в виде единичных очагов на растениях тиса и туи (Belomesyatseva et al., 2013), в 2016 г. на растениях туи западной и можжевельника чешуйчатого (*Juniperus squamata*) (Golovchenko et al., 2017), и в 2017 г. – на побегах лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill) (Belomesyatseva, Shabashova, 2017). Но

Таблица 1. Праймеры для специфической амплификации ДНК *Pestalotiopsis funerea*

Праймер	Сиквенс (5'–3')	Размер продукта, п.н.	Температура отжига, °С	Участок генома
PestF1	GCGGAGGGATCATATAGAGTTT	443	56	ITS область рРНК
PestR1	CAGATCCGCCGTTGTATTCA			

лена электрофореграмма продуктов ПЦР с праймерами PestR1 и PestF1. Размер полученных ампликонов соответствовал расчетному, неспецифические продукты отсутствовали. Метод чувствителен к присутствию гриба в ткани растения даже без видимых симптомов поражения (см. рис. 3, дорожка 5). Контаминация препаратов растительной ДНК не ухудшает специфичность и чувствительность реакции. В ходе дальнейшего исследования было показано, что на остальных образцах к инфекционному усыханию листового аппарата привела инвазия других фитопатогенов. Изоляты этих грибов были выделены в чистую культуру и охарактеризованы морфологическими и генетическими методами (табл. 1).

В результате коллекция грибов биологической лаборатории АО «Шелково Агрохим» пополнилась следующими патогенами хвойных: *Microsphaeropsis olivacea* (можжевельник, Самарканд), *Neosetophoma iranianum* (ель, г. Самарканд), *Sydowia polyspora* (сосна черная, Волгоград), *Lophodermium* sp. (сосна обыкновенная, г. Москва), *Fusarium acuminatum* (сосна обыкновенная, г. Шелково) и *Dothistroma septosporum* (кедр, Республика Алтай). Таким образом, отсутствие репрезентативной выборки изолятов *Neopestalotiopsis* sp., *Pestalotiopsis* sp. и *Pseudopestalotiopsis* sp. пока не позволяет предлагать метод для объемного скрининга соответствующих микромицетов. Поэтому формирование коллекции чистых культур песталоциидных видов грибов, патогенных для растений, остается нашей приоритетной задачей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Естественные леса и искусственные древесные насаждения в силу своих средообразующей и средозащитной функций имеют огромное значение для жизни человека. Эффективность лесозащитных и лесовосстановительных мероприятий, рентабельность лесозаготовок и состоятельность программ по озеленению населенных пунктов невозможны без знаний о грибном сообществе древесных растений. В том числе без идентификации потенциально вредных патогенов для предотвращения их интродукции в новые зоны обитания. Но пока соответствующие исследования значительно отстают от исследований сельскохозяйственных культур. Представленная работа посвящена идентификации одного из потенциальных патогенов хвойных деревьев – *Pestalotiopsis funerea*. Возмож-

но, это первое обнаружение гриба на туе, растущей в Подмосковье.

Изучение структуры биоценозов древесных пород в целом можно облегчить внедрением ПЦР-тестов, рассчитанных на идентификацию той или иной таксономической группы в рамках соответствующего биоценоза. В настоящем исследовании были разработаны праймеры для первичного скрининга песталоциидных видов грибов в растительной ткани. Но для реализации замысла по их мониторингу необходимо формирование коллекции песталоциидных грибов для тестирования праймеров и отработки методики ПЦР-идентификации их изолятов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aguilar-Pérez M.M., Torres-Mendoza D., Vásquez R. et al. Exploring the antibacterial activity of *Pestalotiopsis* spp. under different culture conditions and their chemical diversity using LC–ESI–Q–TOF–MS. *Journal of Fungi*. 2020. V. 6 (3). P. 140. <https://doi.org/10.3390/jof6030140>
- Azouaoui-Idjer G., Gianni D.R., Pecchioli A. et al. First report of *Botryosphaeria iberica* associated with dieback and tree mortality of Monterey Cypress (*Cupressus macrocarpa*) in Algeria. *Plant Dis*. 2012. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-11-0901-PDN>
- Belomesyatseva D.B., Gapienko O.S., Zvyagintsev V.B. et al. Invasive species of phytopathogenic organisms in Belarus and neighboring countries. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2013. V. 47. P. 87–98 (in Russ.).
- Belomesyatseva D.B., Shabashova T.G. Findings of adventitious species of micromycetes on conifers of the southwest of Belarus. In: *Botany (research): Collection of scientific papers*. Issue 46. Minsk, 2017, pp. 304–307 (in Russ.).
- Belomesyatseva D.B., Zvyagintsev V.B., Shabashova T.G. et al. Invasive component in the composition of the mycobiota of conifers. In: *Proceedings of the Belarusian State Technology University*. Minsk, 2018, pp. 37–44 (in Russ.).
- Bouaziz K. Etude d'un modèle de relation tripartites cône-insecte-champignon: rôle de la punaise *Orsillus depressus* Dallas (*Heteroptera, Lygaeidae*) dans la vécution du champignon pathogène d'origine exotique, *Seiridium cardinale* (Wag.) Sutton et Gibson, responsable de la maladie du chancre du cyprès en Algérie. *Doct. Thesis*. Orlean, 2003.
- Dishuk N.G., Golovchenko L.A. Infectious diseases of juniper and arborvitae in plantations of the Republic of Belarus. State and prospects for the development of green building in the Republic of Belarus: Abstracts of the Republi-

- can scientific and practical seminar, Minsk, Belarus, April 26–27, 2018. Minsk, 2018, pp. 58–61 (in Russ.).
- Gilvana F.G., Aricleia De M.C., Thiago F.S. et al.* *Pseudopezalotiopsis gilvanii* sp. nov. and *Neopezalotiopsis formicarum* eaves spot pathogens from guarana plant: a new threat to global tropical hosts. *Phytotaxa*. 2021. V. 489 (2) P. 121–139.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.489.2.2>
- Global Biodiversity Information Facility: Free and open access to biodiversity data. Copenhagen: 2001. <https://www.gbif.org>. Accessed 20.04.22.
- Golovchenko L.A., Dishuk N.G., Timofeeva V.A. et al.* Invasions of alien species of pathogenic fungi in plantations of Belarus. In: Problems of plant protection in botanical gardens. Minsk, 2017, p. 528 (in Russ.).
- Gonthier P., Nicolotti G.* First report of *Pestalotiopsis funerea* on *Cupressocyparis leylandii* in Italy. *Plant Dis.* 2002. V. 86 (12). P. 1402–1402.
<https://doi.org/10.1094/PDIS.2002.86.12.1402B>
- Hongli H., Rajesh J., Dequn Z. et al.* Phylogenetic diversity of endophytic *Pestalotiopsis* species in *Pinus armandii* and *Ribes* spp.: evidence from rDNA and β -tubulin gene phylogenies. *Fungal Diversity*. 2006. P. 1–22.
<https://doi.org/10.1.1.473.7105&rep=rep1&type=pdf>
- Ivanová H.* Comparison of the fungi *Pestalotiopsis funerea* (Desm.) Steyaert and *Truncatella hartigii* (Tubefuf) Steyaert isolated from some species of the genus *Pinus* L. in morphological characteristics of conidia and appendages. *J. Forest Sci.* 2016. V. 62. P. 279–284.
<https://doi.org/10.17221/2/2016-JFS>
- Judith-Hertz C.* Systematics and species delimitation in *Pestalotia* and *Pestalotiopsis* s.l. (*Amphisphaeriales*, *Ascomycota*). Doct. Thesis. Frankfurt am Main, 2016. *Kolganikhina G.B., Shishkina A.A.* Phytopathogenic fungi on coniferous trees and shrubs in the expositions of the Pereyaslavl dendrarium. In: Diseases and pests in the forests of Russia: XXI century. Krasnoyarsk, 2011, pp. 85–87 (in Russ.).
- Konečná H., Šefrová H.* Morphology, biology and control possibilities of two *Argyresthia* species – *A. thuiella* and *A. trifasciata* (*Lepidoptera: Argyresthiidae*). *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*. 2014. V. 62 (3). P. 529–538.
<https://doi.org/10.11118/actaun201462030529>
- Neuhauser S., Huber L., Kirchmair M.* A DNA based method to detect the grapevine root-rotting fungus *Roesleria subterranea* in soil and root samples. *Phytopathol. Mediterr.* 2009. 48 (1). P. 59–72.
- Raghavendra V.B., Sunayana N., Govindappa M. et al.* First report of *Fusarium oxysporum* causing Fusarium wilt on *Thuja orientalis* in India. *Australasian Plant Disease Notes*. 2007. V. 2. P. 87–88.
<https://doi.org/10.1071/DN07035>
- Sokolova E.S., Kolganikhina G.B.* Fungal diseases of woody introduced species in plantations in Moscow and the Moscow region. *Vestnik MGUL*. 2009. № 5 (68). P. 145–153 (in Russ.).
- Sousa M.F., Tavares R.M., Gerós H. et al.* First report of *Hakea sericea* leaf infection caused by *Pestalotiopsis funerea* in Portugal. *Plant Pathol.* 2004. V. 53. P. 535.
- Surina T.A., Kopina M.B.* Mycoflora of forest plantations of coniferous species in the territory of Primorsky Krai. *Karantin rasteniy*. 2019. V. 1. P. 37–43 (in Russ.).
- Thomas P.A., Polwart A.* *Taxus baccata* L. *J. Ecology*. 2003. V. 91. P. 489–524.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00783.x>
- Vlasov D.Yu., Sidelnikova M.V.* Micromycetes on trees and shrubs in the suburban parks of St. Petersburg // *Izvestiya Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2014. V. 37 (in Russ.).
- White T.J., Bruns T., Lee S. et al.* Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR protocols, a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, 1990, pp. 315–322.
- Zhukov A.M.* Problems of the use of exotic plants in forest plantations and landscaping. *Vestnik MGUL*. 2010. № 3. P. 222–228 (in Russ.).
- Zhukov A.M., Gninenko Yu.I., Zhukov P.D.* Dangerous little-studied diseases of conifers in the forests of Russia. *Pushkino*, 2013 (in Russ.).
- Беломесяцева Д.Б., Гапиенко О.С., Звягинцев В.Б. и др.* (Belomesyatseva et al.) Инвазивные виды фитопатогенных организмов Беларуси и сопредельных стран // *Микология и фитопатология*. 2013. Т. 47. С. 87–98.
- Беломесяцева Д.Б., Шабашова Т.Г.* (Belomesyatseva, Shabashova) Находки адвентивных видов микромицетов на хвойных породах юго-запада Беларуси // *Ботаника (исследования): Сборник научных трудов*. Вып. 46. Минск, 2017. С. 304–307.
- Беломесяцева Д.Б., Звягинцев В.Б., Шабашова Т.Г. и др.* (Belomesyatseva et al.) Инвазионный компонент в составе микобиоты хвойных // *Известия Белорусского государственного технологического университета*. Минск, 2018. С. 37–44.
- Головченко Л.А., Дишук Н.Г., Тимофеева В.А. и др.* (Golovchenko et al.) Инвазии чужеродных видов патогенных грибов в насаждения Беларуси // *Проблемы защиты растений в ботанических садах*. Минск, 2017. С. 528.
- Дишук Н.Г., Головченко Л.А.* (Dishuk, Golovchenko) Инфекционные болезни можжевельника и туи в насаждениях Республики Беларусь. Состояние и перспективы развития зеленого строительства в Республике Беларусь: Тезисы докладов Республиканского научно-практического семинара. Минск, Беларусь, 26–27 апреля 2018 г. Минск, 2018. С. 58–61.
- Жуков А.М. (Zhukov)* Проблемы использования экзотических растений в лесопосадках и озеленении // *Вестник МГЮЛ*. 2010. № 3. С. 222–228.
- Жуков А.М., Гниненко Ю.И., Жуков П.Д.* (Zhukov et al.) Опасные малоизученные болезни хвойных лесов России. *Пушкино*, 2013. 218 с.
- Колганikhina Г.Б., Шишкина А.А.* (Kolganikhina, Shishkina) Фитопатогенные грибы на хвойных деревьях и кустарниках в экспозициях Переяславского дендропарка // *Болезни и вредители лесов России: XXI век*. Красноярск, 2011. С. 85–87.
- Соколова Е.С., Колганikhina Г.Б.* (Sokolova, Kolganikhina) Грибные болезни древесных интродуцентов в насаждениях Москвы и Московской области // *Вестник МГЮЛ*. 2009. № 5 (68). С. 145–153.
- Сурина Т.А., Копина М.Б.* (Surina, Kopina) Микофлора лесных насаждений хвойных пород на территории Приморского края // *Карантин растений*. 2019. Т. 1. С. 37–43.

Identification of *Pestalotiopsis funerea* on Affected Trees of *Thuja occidentalis* in Ornamental Plantations of the Moscow Region (Russia)**S. D. Karakotov^{a,#}, N. V. Arshava^{a,##}, M. B. Bashkatova^{a,###}, and T. A. Andreeva^{a,####}**^a*“Schelkovo Agrokhim” Concern, Schelkovo, Russia*[#]*e-mail: ksd@betaren.ru*^{##}*e-mail: arshava@betaren.ru*^{###}*e-mail: bashkatova.m@betaren.ru*^{####}*e-mail: dementyeva.t@betaren.ru*

When examining ornamental plantations of *Thuja occidentalis* in the Moscow region, several trees showed signs of drying and dying off of trophic shoots. They were randomly distributed among healthy branches. Over time, olive-black acervuli were formed on the surface of the affected platycladia, representing the sporulation of the fungus. The brown needles were shed prematurely. In the course of a laboratory study of the complex of phyllo-trophic fungi, a micromycete prevailing in the community was isolated. A characteristic feature of its growth on PSA was the presence of unevenly distributed and partially immersed in the mycelium acervuli filled with conidia. Conidia were straight or slightly curved five-cell structures of fusiform and ellipsoid shape, with four transverse septa. The basal cell was usually terminated by a spiny appendage. On the apical cell, there were from two to six filiform appendages. The genetic characterization of the culture was obtained by DNA sequencing the internal transcribed spacer region of its ribosomal RNA (ITS). The ITS region was amplified using the primer pair ITS1 and ITS4. The resulting sequence was deposited with GenBank NCBI as ON160928.1. Based on the morphological characteristics of the reproductive structures and a comparative analysis of the sequence of the rRNA ITS region, the identity of the analyzed isolate and *Pestalotiopsis funerea* was confirmed. In a laboratory experiment, *P. funerea* has been shown to cause needle necrosis, i.e. is an opportunistic pathogen. For express diagnostics of pestalothoid fungi in plant material, primers PestF1 and PestR1 were developed that are specific to the ITS regions of these fungi. The primers made it possible to obtain a well detectable amount of the target PCR product with a size of 443 bp.

Keywords: conidia, PCR, phyllo-trophic micromycetes, primers, rRNA ITS region, sequencing

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 632.4.01/.08 : 632.952 : 632.95.025.8

ДЛИТЕЛЬНОЕ СОХРАНЕНИЕ РЕЗИСТЕНТНОСТИ К КАРБЕНДАЗИМУ
У *VENTURIA INAEQUALIS* В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ (РОССИЯ)© 2022 г. А. И. Насонов^{1,*}, Г. В. Якуба^{1,**}, Е. В. Лободина^{1,***}¹Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Краснодар, Россия

*e-mail: nasovan@mail.ru

**e-mail: galyayaku@gmail.com

***e-mail: alyona2255@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.04.2022 г.

После доработки 05.06.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Эффективность контроля парши яблони на восприимчивых сортах во многом зависит от кратности применения системных фунгицидов: частое их использование приводит к отбору устойчивых штаммов. Бензимидазолы были одними из первых фунгицидов, к которым была зафиксирована резистентность у *Venturia inaequalis*. Начиная с 2015 г. эта группа фунгицидов не разрешена для использования на яблоне на территории России по причине их низкой эффективности. В работе представлены данные оценки чувствительности местной популяции патогена, включая исходную популяцию, к карбендазиму. Образцы листьев с поражениями возбудителя парши яблони отбирали в 2020–2021 гг. в различных садовых насаждениях, а также в природных произрастаниях яблони. В чашечных экспериментах “доза–эффект” была выявлена высокая степень резистентности патогена из садовых популяций: моноспорные изоляты были способны расти на среде с концентрацией фунгицида в 10000 мг/л. При этом исходная популяция была высокочувствительной к карбендазиму, ее ЭК₅₀ составил 0.0102 мг/л. Впервые для региона показана долговременная – спустя шесть лет после отмены применения – устойчивость возбудителя парши яблони к карбендазиму.

Ключевые слова: бензимидазолы, исходная чувствительность, парша яблони, резистентность к фунгицидам, ЭК₅₀

DOI: 10.31857/S0026364822050087

Парша яблони [возбудитель – *Venturia inaequalis* (Cooke) G. Winter], является заболеванием, имеющим большое экономическое значение, особенно в таких регионах России, как Краснодарский край, где высокая влажность воздуха – обычное явление весной и в начале лета. Эффективность контроля болезни на восприимчивых сортах яблони во многом зависит от кратности применения системных фунгицидов: частое их использование приводит к высокому селективному давлению в направлении накопления устойчивых штаммов. Устойчивость патогена к бензимидазолам, в том числе и карбендазиму, в мире была зафиксирована уже в конце 70-х годов XX столетия (Kiebacher, Hoffmann, 1976; 1980; Schwabe, 1979; Cox, 2015). В России о случаях резистентности к этой группе фунгицидов сообщалось в 80–90-х годах прошлого века (Тютерева, 2001). Однако в 2002–2004 гг. в Краснодарском крае на мелкоделяночном опыте была показана стабильная эффективность в течение трех лет нескольких вариантов систем защиты против парши яблони, включавших, в ряду фунгицидов с другими действующими ве-

ществами, одно- и двукратное применение бензимидазолов с действующими веществами карбендазим и беномил (Yakuba, 2013). В некоторых странах Европы, а также в США и Японии, метилбензимидазолкарбаматы (МБК) запрещены для контроля парши яблони, однако тиофанатметил применяется для борьбы с болезнями яблони, развивающимися во второй половине вегетации, такими, как мухосед, сажистая пятнистость, горькая, белая и черная гнили плодов (Tanaka et al., 2000; Cox, 2015; Weber, Børve, 2021). В России все бензимидазолы исключены из ежегодно издаваемого “Государственного каталога пестицидов и агрохимикатов”, разрешенных к использованию на яблоне, с 2015 г. (State Catalogue..., 2015–2022) в связи со значительным снижением их эффективности.

Согласно классификации FRAC, по механизму действия бензимидазолы относятся к группе В: вещества, воздействующие на цитоскелет и моторные белки клеток грибов (cytoskeleton and motor proteins), по единому цифровому коду – 1 и характеризуются высоким риском развития рези-

Таблица 1. Характеристика исследованных популяций *Venturia inaequalis*

Популяция	Район отбора	Вид или сорт хозяина	Количество изолятов
Исходная*	Северский	<i>Malus orientalis</i>	52
Садовая**	г. Краснодар	Reinette Simirenko	49
” ”	Динской	Jeromine	50
” ”	Красноармейский	Gala	44
” ”	Выселковский	Reinette Simirenko	32
Всего			227

Примечание. *Популяция патогена никогда не подвергалась воздействию фунгицидов; **популяция ежегодно контролируется фунгицидами, однако бензимидазолы не применялись в программах защиты шесть предшествовавших исследованию лет.

стентности (FRAC Code List, 2019). Устойчивость к МБК обусловлена точечными мутациями в кодирующей области гена-мишени β-тубулина в месте связывания фунгицида. Тубулин – белок-основа микротрубочек, а нарушение их сборки приводит к перебоям в синтезе ДНК, делении ядра и диспропорциям внутренней организации клеток. На других патогенных грибах было зарегистрировано несколько точечных мутаций (Ma, Michailides, 2005), но у *V. inaequalis* только три из них – в кодонах 198, 200, 240 – были связаны с умеренным, высоким и низким или умеренным уровнем устойчивости соответственно (Koenraad et al., 1992; Quello et al., 2010).

Как отмечает К.Д. Сох (2015), в некоторых случаях отмена применения фунгицида в течение длительного времени может привести к восстановлению чувствительности вредного организма к нему, однако использование бензимидазолов против других болезней на яблоне сохраняет селективное давление на резистентную популяцию *V. inaequalis*.

В связи с тем, что разрешенный на территории России для защиты от парши яблони набор фунгицидов достаточно ограничен, а в садах Краснодарского края бензимидазолы не применялись в течение 6 лет, актуальной является оценка уровня чувствительности к карбендазиму популяции патогена после длительного перерыва в его использовании.

Листья с симптомами парши отбирали в четырех различных садоводческих хозяйствах Краснодарского края с промышленными насаждениями интенсивного типа яблони домашней (*Malus × domestica* Borkh.) сортов Reinette Simirenko, Gala, Jeromine, а также в природных произрастаниях яблони восточной – *M. orientalis* Uglitzk в 2021–2022 гг. (табл. 1). Популяция патогена с дикой яблони (*M. orientalis*) – природный резервуар болезни – никогда не подвергалась воздействию фунгицидов, являясь исходной по чувствительности к ним в сравнении с сельскохозяйственными популяциями. Моноспоровые изоляты парши выделяли из листового опада яблони с использованием спороловушки (Nasonov, 2019) или путем смыва на 1.5%-й водный агар конидий со свежих заражен-

ных *Venturia inaequalis* листьев. После инкубации в течение ночи при 20°C отдельные проросшие споры переносили на питательный агар (КГА – картофельно-глюкозный агар). 230 изолятов были охарактеризованы по уровням чувствительности к карбендазиму путем измерения роста мицелия на той же среде через четыре-пять недель после инкубации при 20°C с использованием методик, описанных в работах Köllner W. et al. (2004) и Quello K.L. et al. (2010). В КГА добавляли карбендазим в виде коммерческого препарата Зимшанс, КС (500 мг/л действующего вещества, производитель – ООО “Шанс”, Россия) в концентрациях: 0.01, 0.1, 1.0, 5.0 и 10.0 мг/л – для исходной популяции и 10, 50, 100, 500, 1000, 10000 мг/л – для “садовой” популяции. Перед этим фунгицид растворяли в воде. В чашки Петри контрольного варианта вместо фунгицида вносили стерильную воду. Мицелиальные пробки диаметром 6 мм, полученные из активно растущих колоний, помещали в отдельные чашки Петри (9 см диам.) для каждой концентрации фунгицида. Опытные и контрольные посеы инкубировали в течение месяца в темноте при 20°C с дальнейшим замером диаметра изолятов линейкой. Влияние токсического вещества выражали в значениях относительного роста мицелия как отношение размера изолята, выросшего на фунгициде, к размеру изолята в контрольном варианте. Анализ повторяли трижды. Значения ЭК₅₀ (эффektivная 50%-я концентрация) изолятов были рассчитаны с помощью пробит-анализа. Для расчетов использовали программу Excel.

Оценка роста изолятов аборигенной исходной популяции *V. inaequalis* на различных концентрациях карбендазима показала ее высокую чувствительность к токсиканту. Для распределения этих изолятов была характерна логонормальная зависимость – большинство изолятов были чувствительны к низким концентрациям фунгицида (рис. 1). Среднее значение ЭК₅₀ составило 0.0102 мг/л действующего вещества (табл. 1), при этом разница между крайними значениями этого показателя составила 30.8. Значение ЭК₅₀ карбендазима для исходной популяции парши яблони из Краснодарского края было получено впервые в этом иссле-

довании (рис. 2). Все исследованные садовые популяции, каждая из которых содержала около 40 изолятов, были резистентными в отношении карбендазима. Значения ЭК₅₀ для большей части

изолятов точно рассчитать было невозможно, так как даже самые большие используемые концентрации препарата в 10000 мг/л не приводили к значимому ингибированию роста:

	Всего изолятов	ЭК ₅₀ среднее	Диапазон ЭК ₅₀
Исходная популяция	52	0.0102	0.0012–0.0355
Садовая популяция	175	<10000	—

На рис. 3, где представлено распределение изолятов исходной и садовой краснодарской популяций по значениям ЭК₅₀, можно видеть, что между чувствительными и устойчивыми изолятами практически нет переходных по чувствительности форм гриба. Известно, что к таким системным фунгицидам, как бензимидазолы и стробилурины, устойчивость развивается по качественному типу, когда субпопуляции патогенных микроорганизмов либо чувствительны, либо полностью устойчивы к пестициду. Резистентность в этом случае рассматривается как полная потеря кон-

троля над заболеванием, которую невозможно восстановить с помощью более высоких доз или более частых применений фунгицидов (Vincelli, 2014).

Долговременная устойчивость популяций патогена к бензимидазолам (беномилу, карбендазиму и тиофанат-метилу) была ранее показана немецкими учеными. Исследование чувствительности изолятов *V. inaequalis* из садов в районе Гамбурга (Германия), где бензимидазольные соединения не применялись в течение четырех вегетационных периодов, показало высокую устойчивость популяции к этим фунгицидам (Kiebacher,

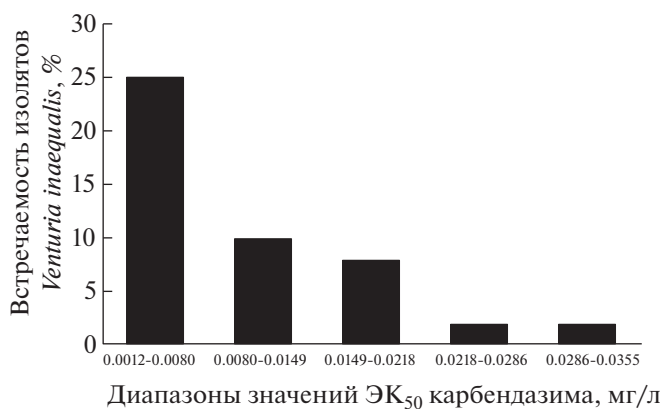


Рис. 1. Встречаемость в исходной популяции парши яблони моноспоровых изолятов с разными значениями ЭК₅₀ карбендазима, мг/л.

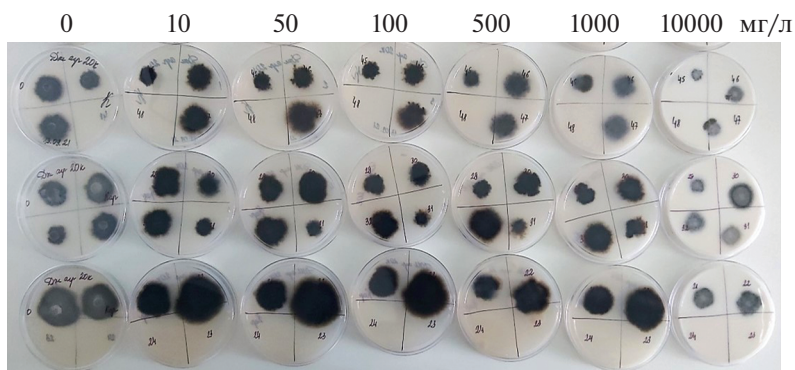


Рис. 2. Особенности роста моноспоровых изолятов *Venturia inaequalis* садовых популяций при различных концентрациях карбендазима.

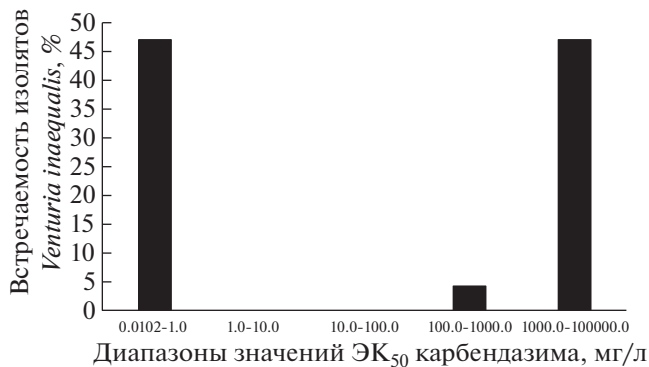


Рис. 3. Встречаемость в краснодарской популяции парши яблони моноспоровых изолятов с различной чувствительностью к карбендазиму.

Hoffmann, 1976, 1980). С другой стороны, сообщались противоречивые данные о стабильности устойчивости некоторых популяций *V. inaequalis* к карбендазиму, среди которых одни демонстрировали довольно существенное снижение резистентности после прекращения применения бензимидазольных фунгицидов, тогда как у других резистентность оставалась на том же уровне (Schwabe, 1979). Причина этих различий неясна, возможно, приспособленность популяций грибов в полевых условиях сильно варьирует в зависимости от факторов окружающей среды. Так, Cox K.D. et al. (2007), отмечали, что “затраты на вегетативную и репродуктивную приспособленность, связанные с устойчивостью к фунгицидам у аскомицетов, очень специфичны для вида гриба, параметров приспособленности и рассматриваемого фунгицида, поскольку исследования не показывают последовательных тенденций в отношении устойчивости к фунгицидам и приспособленности”. При обследовании яблоневых садов в штате Индиана, США, Quello et al. (2010) наблюдали две различающихся по чувствительности к фунгицидам МБК популяции *V. inaequalis*: чувствительную — на декоративных яблонях и относительно устойчивую — в промышленных насаждениях. Хотя бензимидазолы не применяются в США против возбудителя парши, один из них (тиофантметил) используют против других заболеваний яблони, что может способствовать поддержанию селективного давления на популяцию *V. inaequalis* (Cox, 2015).

Полученные данные показывают, что даже спустя шесть лет перерыва в использовании бензимидазолов на яблоне в садовой популяции возбудителя парши в Краснодарском крае сохраняется высокий уровень резистентности к этим фунгицидам. Этот факт впервые зафиксирован для местной агроценотической популяции. Предположительной причиной такого длительного сохранения высокого уровня устойчивости к фунгициду у патогена после отказа от препарата может быть очень слабый эффект, так называемой, “платы за приспособленность”. С экологической и

эволюционной точек зрения любое приспособление, как, например, устойчивость к фунгицидам в обрабатываемых садах, может иметь определенные энергетические издержки для организма, нивелирующиеся теми преимуществами, которое оно дает в конкретных условиях. Однако при изменении условий, в которых приспособление давало преимущество, существующие издержки на его поддержание, если они достаточно значимы, могут приводить к снижению приспособленности таких генотипов и постепенному вытеснению их из популяции. Можно предположить, что точечная мутация в гене β -тубулина, обуславливающая устойчивость к бензимидазолам, не снижает приспособленности *V. inaequalis* в отсутствие давления на популяцию со стороны этих фунгицидов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Кубанского научного фонда в рамках научного проекта № МФИ-20.1/109.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Cox K.D. Fungicide resistance in *Venturia inaequalis*, the causal agent of apple scab, in the United States. Fungicide Resistance in Plant Pathogens. Springer, Tokyo, 2015. P. 433–447. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55642-8_27

Cox K.D., Bryson P.K., Schnabel G. Instability of propiconazole resistance and fitness in *Monilinia fructicola*. Phytopathology. 2007. V. 97. P. 448–453. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-97-4-0448>

FRAC Code List. Fungicides sorted by mode of action (including FRAC Code numbering). 2019. P. 1–14. <http://www.phi-base.org/images/fracCodeList.pdf>

Kiebacher H., Hoffmann G.M. Benzimidazol-Resistenz bei *Venturia inaequalis*. J. Plant Diseases and Protection. 1976. P. 352–358. <https://www.jstor.org/stable/43214087>

Kiebacher J., Hoffmann G.M. Qualitative und quantitative Untersuchungen zur Resistenz von *Venturia inaequalis* gegen Benzimidazol-Fungizide. J. Plant Diseases and Protection. 1980. P. 705–716. <https://www.jstor.org/stable/43216433>

Koenraadt H., Somerville S.C., Jones A.L. Characterization of mutations in the beta-tubulin gene of benomyl-resistant field strains of *Venturia inaequalis* and other plant pathogenic fungi. Phytopathology. 1992. V. 82 (11). P. 1348–1354.

Köller W., Parker D.M., Turechek W.W. et al. A two-phase resistance response of *Venturia inaequalis* populations to the QoI fungicides kresoxim-methyl and trifloxystrobin. Plant Dis. 2004. V. 88. P. 537–544. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.5.537>

Ma Z., Michailides T.J. Advances in understanding molecular mechanisms of fungicide resistance and molecular detection of resistant genotypes in phytopathogenic fungi. Crop Protection. 2005. V. 24 (10). P. 853–863. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2005.01.011>

Nasonov A.I. New method of producing of *Venturia inaequalis* culture from ascospores. Mikologiya i fitopatologiya. 2019. V. 53 (1). P. 46–48 (in Russ.).

Quello K.L., Chapman K.S., Beckerman J.L. In situ detection of benzimidazole resistance in field isolates of *Venturia*

- inaequalis* in Indiana. Plant Disease. 2010. V. 94 (6). P. 744–750.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-94-6-0744>
- Schwabe W.F.S. Resistance of the apple scab fungus (*Venturia inaequalis*) to benzimidazole fungicides. Deciduous Fruit Grower. 1979. V. 29. P. 418–422.
- State Catalogue of pesticides and agrochemicals, permitted for use on the territory of the Russian Federation. 2015–2022. (in Russ.). <http://mcx.ru/ministry/departments/departament-rastenievodstva-mekhanizatsii-khimizatsii-i-zashchity-rasteniy/industry-information/info-gosudarstvennaya-usluga-po-gosudarstvennoy-registratsii-pestitsidov-i-agrokhimikatov/>
- Tanaka S., Kamegawa N., Ito S.I. et al. Detection of thiophanate-methyl-resistant strains in *Diplocarpon mali*, causal fungus of apple blotch. J. General Plant Pathology. 2000. V. 66 (1). P. 82–85.
<https://doi.org/10.1007/PL00012926>
- Tyuterev S.L. Problems of phytopathogen resistance to new fungicides. Novosti zashchity rasteniy. 2001. № 1. P. 38–53 (in Russ.). <https://plantprotect.ru/index.php/vizr/issue/view/232>
- Vincelli P. Some principles of fungicide resistance. Plant Pathology Fact Sheet PPFS-MISC-02. University of Kentucky. College of Agriculture. Plant Pathology Extension. 2014.
- Weber R.W., Børve J. Infection biology as the basis of integrated control of apple canker (*Neonectria ditissima*) in Northern Europe. CABI Agriculture and Bioscience. 2021. V. 2 (1). P. 1–16.
<https://doi.org/10.1186/s43170-021-00024-z>
- Yakuba G.V. Ecologized protection of apple scab in the face of climate change: A monograph. Krasnodar, 2013 (in Russ.).
- Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации, 2015–2022 гг. (State catalogue) <http://mcx.ru/ministry/departments/departament-rastenievodstva-mekhanizatsii-khimizatsii-i-zashchity-rasteniy/industry-information/info-gosudarstvennaya-usluga-po-gosudarstvennoy-registratsii-pestitsidov-i-agrokhimikatov/>
- Насонов А.И. (Nasonov) Новый способ получения культуры *Venturia inaequalis* из аскоспор. Микология и фитопатология. 2019. Т. 53. № 1. С. 46–48.
<https://doi.org/10.1134/S0026364819010094>
- Тютерева С.Л. (Tyuterev) Проблемы устойчивости фитопатогенов к новым фунгицидам. Вестник защиты растений. 2001. № 1. С. 38–53.
- Якуба Г.В. (Yakuba) Экологизированная защита яблони от парши в условиях климатических изменений: Монография. Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, 2013. 213 с.

The Long-Term Resistance to Carbendazim in *Venturia inaequalis* in the Krasnodar Region (Russia)

A. I. Nasonov^{a,#}, G. V. Yakuba^{a,##}, and E. V. Lobodina^{a,###}

^aNorth Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar, Russia

[#]e-mail: nasoan@mail.ru

^{##}e-mail: galyayaku@gmail.com

^{###}e-mail: alyona2255@yandex.ru

Regular application of systemic fungicides to control apple scab in vulnerable types results in the selection of resistant strains. Benzimidazoles were one of the first fungicides to which *Venturia inaequalis* developed resistance. This class of fungicides has been prohibited for use on apple trees in the Russian Federation since 2015. This is due to their low efficacy. It seems relevant to assess the sensitivity of the pathogen to benzimidazoles after a long break in use. The sensitivity to carbendazim of four populations of the causative agent of apple scab, *V. inaequalis*, from Krasnodar Territory, Russia, was studied. The baseline population had never been exposed to the effects of a fungicide. It was collected in natural growths of the eastern apple tree (*Malus orientalis*) in the Western Caucasus foothills. The other populations of pathogen were collected from commercial orchards of *M. × domestica* cultivars “Rienette Simirenko”, “Gala”, and “Jeromine”, where it was once used fungicidal treatments with carbendazim. Sampling was carried out in 2020–2021. In total, the sensitivity of 227 monospore isolates was studied. In experiments in vitro, we determined an effective 50% dose (ED₅₀ or EC₅₀) of monospore cultures of the pathogen, a dose at which there is a double decrease in mycelium growth when using five to six concentrations of carbendazim (Zimoshans 500 CE, manufacturer: ООО “Chance”, Russia). For the baseline population, the concentrations of carbendazim were 0.01, 0.1, 1.0, 5.0, and 10.0 mg/l; for the garden population, they were 10, 50, 100, 500, 1000, and 10000 mg/l of the active substance. ED₅₀ was determined using probit regression analysis. The original population of *Venturia inaequalis* showed its high sensitivity to carbendazim. The distribution of these isolates was characterized by a lognormal dependence; most of the isolates were sensitive to low concentrations of the fungicide. The mean EC₅₀ value was 0.0102 mg/l active ingredient, with a difference between the extreme values of this indicator of 30.8. The EC₅₀ value of carbendazim for the initial population of apple scab from the Krasnodar region was obtained for the first time in this study. All studied horticultural populations (more than 170 isolates) were resistant to carbendazim. EC₅₀ values for most of the isolates could not be accurately calculated, as even the highest drug concentrations of 10 000 mg/l used did not result in significant growth inhibition. For the first time in the region, long-term resistance (for six years) of the apple scab pathogen to carbendazim was shown.

Keywords: apple scab, benzimidazoles, EC₅₀, fungicide resistance, initial sensitivity

УДК 582.28 (092)

К ЮБИЛЕЮ МУРАТА КОЙШЫБАЕВА© 2022 г. Ж. Д. Исмухамбетов^{1,*}¹Национальная академия наук Республики Казахстан, 050010 Алматы, Республика Казахстан

*e-mail: nanrk.mzh@mail.ru

DOI: 10.31857/S0026364822050051



22 августа 2022 г. исполняется 80 лет известному фитопатологу, доктору сельскохозяйственных наук, профессору Мурату Койшыбаеву.

В 1964 г. он окончил факультет защиты растений Казахского сельскохозяйственного института и поступил на должность агронома Кегенского территориального управления сельского хозяйства Алматинской обл. В 1966 г. он был приглашен на работу в Казахский научно-исследовательский институт защиты растений на должность младшего научного сотрудника и в том же году поступил заочно в аспирантуру при этом НИИ. В 1971 г. на заседании ученого совета Казахского сельхозинститута М. Койшыбаев защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук, работал в Отделе фитопатологии Казахского НИИ защиты растений – в 1973–1985 гг. старшим научным сотрудником, в 1986–2009 гг. – завотделом, в 2010–2014 гг. – главным

научным сотрудником. В 1993 г. на заседании диссертационного совета Всероссийского НИИ защиты растений Мурат Койшыбаев успешно защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук по теме “Биологические основы защиты проса от основных болезней в Казахстане”. В 2001 г. ВАК МОН РК М. Койшыбаеву было присвоено ученое звание профессора агрономии.

М. Койшыбаевым опубликовано более 300 научных работ, среди них монографии “Болезни проса” (1998), “Болезни зерновых культур” (2002) и “Болезни пшеницы” (2017). В последней обобщены результаты многолетних исследований автора (1981–2015 гг.), выполненных в разных регионах возделывания этой культуры в Казахстане, а также достижения ученых ближнего и дальнего зарубежья.

В 2012–2014 гг. М. Койшыбаев работал в качестве консультанта ФАО по Казахстану и проводил мониторинг фитосанитарного состояния посевов зерновых культур в республике. Для специалистов Центральной Азии и Кавказа им подготовлены “Методические указания по мониторингу болезней, вредителей и сорных растений на посевах зерновых культур” (2013), а совместно с селекционерами А.И. Моргуновым (СИММИТ) и профессором ОмГАУ В.П. Шаманиным – монография “Скрининг пшеницы на устойчивость к основным болезням” (2014). Сегодня этими методическими работами пользуются специалисты по защите растений и селекционеры республик Центральной Азии, Западной Сибири, Алтайского края и Южного Урала.

М. Койшыбаевым получены два авторских свидетельства СССР и пять инновационных патентов Республики Казахстан. Впервые для аграрных вузов республики им подготовлены на казахском языке два учебника: “Общая фитопатология” (2015) и “Болезни сельскохозяйственных культур” (2016). Под руководством М. Койшыбаева защитили кандидатские диссертации 12 аспирантов и соискателей.

На протяжении более 20 лет М. Койшыбаев сотрудничал с международными центрами СИММИТ и ИКАРДА, участвовал в экспедици-

ях, организованных по Центральной Азии, Казахстану для мониторинга фитосанитарного состояния посевов зерновых культур, а также в программе КАСИБ (Казахстано-Сибирская сеть) по селекции яровой пшеницы. Совместно с Карабалыкской опытной станцией им выведены два сорта этой культуры и один из них допущен к использованию. С использованием изогенных линий пшеницы с генами *Lr*, *Sr* и *Yr* М. Койшыбаевым в различных регионах республики проводился мониторинг патотипного состава популяций возбудителей бурой, стеблевой и желтой ржавчины пшеницы. Результаты этих многолетних исследований опубликованы им в журнале “Микология и фитопатология” (2015), а в соавторстве с отечественными и зарубежными учеными – также в журналах “Canadian Journal of Plant Pathology” (2005) и “Australian Journal of Agricultural Research” (2007).

Результаты многолетних исследований М. Койшыбаева по интегрированной защите зерновых культур от болезней в Казахстане докладывались

на международных конференциях, проходивших в Алматы (2003, 2012, 2014), Астане (2008, 2010, 2014), Санкт-Петербурге (2002, 2005), Больших Вяземах (2012), Новосибирске и Омске (2008, 2014). Постерные презентации представлялись им на международных конференциях по ржавчине пшеницы для региона CWANA в Тегеране (2001), Ташкенте (2006), Анкаре (2008, 2014) и Сиднее (2015).

М. Койшыбаев награжден медалью “За развитие науки Республики Казахстан” (2001), почетными грамотами МОН (2008) и МСХ РК (2012). В 2005 г. с коллективом ученых КазНИИЗиКР он был удостоен государственной премии имени А.И. Бараева в области сельского хозяйства. В 2009 г. Указом Президента Республики Казахстан ему присвоено почетное звание “Заслуженный деятель Казахстана”. С 2017 г. он находится в заслуженном отпуске. В связи со славным юбилеем М. Койшыбаева хочется пожелать ему крепкого здоровья, творческого долголетия, новых монографий и последователей.

Towards the Jubilee of Murat Koysybaev

Zh. D. Ismukhambetov^{a, #}

^aNational Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan, Almaty, Republic of Kazakhstan

[#]e-mail: nanrk.mzh@mail.ru