

СОДЕРЖАНИЕ

Том 55, номер 6, 2021

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

Исследование ультраструктуры оппортунистического грибкового патогена *Rhizomucor pusillus* (*Mucoromycetes*)

Ю. Л. Авдеенко, А. Э. Вишняков, А. Н. Иванова, А. Е. Тараксина, Г. А. Чилина,
И. А. Босак, Т. С. Богомолова, С. А. Карпов

387

Род *Rhizoctonia* (*Cantharellales*) в России

М. А. Бондарцева, И. В. Змитрович

396

Новые находки филлотрофных фитопатогенных микромицетов
в г. Екатеринбурге и его пригородах

Т. С. Булгаков, А. Г. Ширяев

405

Новые виды для микробиот регионов России. 6. Информационное сообщение – 2021

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

411

Новые сведения о базидиальных макромицетах Еврейской
автономной области (Россия)

Е. А. Ерофеева, Н. В. Бухарова, Е. М. Булах

423

Микромицеты (*Myxotusetes* = *Myxogastrea*) листового опада
черноольшаников национального парка “Нарочанский”
(Республика Беларусь)

Е. Л. Мороз, Ю. К. Новожилов

431

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

О присутствии глютенрасщепляющей активности
у штаммов *Sodiomyces alkalitus* и *S. magadiensis*

Н. А. Алкин, Ю. С. Покровская, М. А. Белозерский,
А. В. Кураков, Г. А. Белякова, Я. Е. Дунаевский

440

Тромболитическая активность и свойства препарата протеиназ,
образуемых микромицетом *Tolyphocladium inflatum* k1

Н. С. Фокичев, Е. И. Корниенко, Т. С. Шаркова,
В. Г. Крейер, А. А. Осмоловский

449

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Микромицеты России: географические и таксономические заметки.

4. *Sphaerolotheca hydropiperis* и *Microbotryum cordae*
(*Pucciniomycotina*, *Microbotryomycetes*), два сложных для выявления
Persicaria-ассоциированных вида микромицетов,
новые для Волгоградской области (Россия)

В. А. Дудка, И. В. Змитрович

457

Contents

Vol. 55, No. 6, 2021

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

An ultrastructural study of opportunistic fungal pathogen <i>Rhizomucor pusillus</i> (<i>Mucoromycetes</i>) <i>Yu. L. Avdeenko, A. E. Vishnyakov, A. N. Ivanova, A. E. Taraskina, G. A. Chilina, I. A. Bosak, T. S. Bogomolova, S. A. Karpov</i>	387
The genus <i>Rhizoctonia</i> (<i>Cantharellales</i>) in Russia <i>M. A. Bondartseva, I. V. Zmitrovich</i>	396
New finds of phyllopathogenic plant pathogenic microfungi in Ekaterinburg City and its suburbs <i>T. S. Bulgakov, A. G. Shiryaev</i>	405
New species for regional mycobiotas of Russia. 6. Report 2021 <i>S. V. Volobuev, S. Yu. Bolshakov, Yu. R. Khimich, A. G. Shiryaev, Yu. A. Rebriev, K. O. Potapov, E. S. Popov, V. I. Kapitonov, M. A. Palamarchuk, L. B. Kalinina, D. A. Kosolapov, I. V. Stavishenko, L. G. Perevedentseva, V. A. Vlasenko, O. N. Ezhov, D. V. Kirillov, V. N. Botyakov, E. A. Palomozhnykh, V. S. Batalov, E. A. Zvyagina, T. Dejidmaa, A. V. Leostrin, A. A. Efimova, E. A. Borovichev, N. V. Shakhova, A. S. Shishigin, A. V. Vlasenko, I. V. Zmitrovich</i>	411
New data on basidiomycetes of the Jewish Autonomous Region (Russia) <i>E. A. Erofeeva, N. V. Bukharova, E. M. Bulakh</i>	423
Myxomycetes of leaf litter of black alder forests of the National Park "Narochansky" (Republic of Belarus) <i>E. L. Moroz, Yu. K. Novozhilov</i>	431

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

On the presence of gluten-cleavage activities in <i>Sodomyces alkalinus</i> and <i>S. magadiensis</i> <i>N. A. Alkin, Yu.S. Pokrovskaya, M. A. Belozerskiy, A. V. Kurakov, G. A. Belyakova, Ya. E. Dunaevskiy</i>	440
Thrombolytic activity and properties of the proteinase formed by the micromycete <i>Tolypocladium inflatum</i> k1 <i>N. S. Fokichev, E. I. Kornienko, T. S. Sharkova, V. G. Kreyer, A. A. Osmolovskiy</i>	449

SHORT COMMUNICATIONS

Micromycetes Rossiae: chorological and taxonomical notes. 4. <i>Sphacelotheca hydropiperis</i> and <i>Microbotryum cordae</i> (<i>Pucciniomycotina, Microbotryomycetes</i>), two difficult to detection <i>Persicaria</i> -associated micromycetes, new for Volgograd Region (Russia) <i>V. A. Dudka, I. V. Zmitrovich</i>	457
---	-----

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

УДК 576.31: 616-094

AN ULTRASTRUCTURAL STUDY OF OPPORTUNISTIC FUNGAL PATHOGEN
RHIZOMUCOR PUSILLUS (MUCOROMYCETES)

© 2021 г. Yu. L. Avdeenko^{1,*}, A. E. Vishnyakov^{2,**}, A. N. Ivanova^{2,3,***}, A. E. Taraskina^{1,****},
G. A. Chilina^{1,*****}, I. A. Bosak^{1,*****}, T. S. Bogomolova^{1,*****}, and S. A. Karpov^{1,2,4,*****}

¹ Kashkin Research Institute of Medical Mycology of North-Western State Medical University named after I.I. Mechnikov, St. Petersburg, Russia

² Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

³ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

⁴ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

*e-mail: yuriy.avdeenko@szgmu.ru

**e-mail: vishnyakov@hotmail.com

***e-mail: alyx@bk.ru

****e-mail: anastasiya.taraskina@szgmu.ru

*****e-mail: galina.chilina@szgmu.ru

*****e-mail: ilya.bosak@szgmu.ru

*****e-mail: tatiyana.bogomolova@szgmu.ru

*****e-mail: sakarpov4@gmail.com

Received May 15, 2021; revised May 20, 2021; accepted May 24, 2021

Mucoromycetes are well-known cosmopolitan molds. Recently, these fungi have become increasingly important due to their ability to cause life-threatening infections in immunocompromised persons. This paper is the first one to study the ultrastructure of hyphae and sporangiospores in *Rhizomucor pusillus*, using the strain RCPF 1845. Species identification was done by morphological analysis and confirmed by DNA sequencing of the large subunit ribosomal RNA gene. For a more comprehensive analysis, transmission electron microscopy was carried out with specimens, fixed by chemical and cryofixation with high pressure freezing procedure. High pressure cryofixation preserved microtubules in the cytoplasm and nucleoplasm better, although traditional chemical fixation using paraform allowed to get the acceptable images of sporangiospores. We described the structure of nuclei, cell walls and septa, mitochondria and autophagic vacuoles. New data have been obtained on the vesicular transport through the hyphal wall.

Keywords: cryofixation, mucoromycetes, ultrastructure, vesicular transport

DOI: 10.31857/S0026364821060040

INTRODUCTION

Mucoromycetes are ubiquitous saprotrophic fungi that can cause life-threatening human infections, primarily in patients with diabetes mellitus and immunocompromised people (Jeong et al., 2019; Klimko et al., 2019; Singh et al., 2021). The number of invasive infections caused by mucoromycetes (mucormycosis) has increased significantly in recent years, including COVID-19 patients. The Global burden of invasive mucormycosis is estimated as ~5000 cases in patients with leukemia and around 35000 cases related to malignancy and bone marrow transplantation (<https://gaffi.org>). There are many mucoromycete-associated infections in India and Southeast Asia (Singh et al., 2021). Most of the strains isolated from such diseases belong to the genera *Rhizopus*, *Mucor*, *Lichtheimia*, and *Rhizomucor* (Maurer et al., 2019; de Hoog et al., 2020).

Rhizomucor pusillus accounts for 20–25% of 100 cases culture proven mucormycosis in Russian Federation during 2002–2020 years (Khlesteli et al., 2019, 2020). This fungus has a world-wide distribution and is associated with soil, rotten fruits and vegetables and compost heaps. It is a thermophilic species with wide temperature growth range: minimum at 20–27°C, optimum at 35–55°C (Kidd et al., 2016). The cultures are grey to greyish brown, 2–3 mm high. Stolons and rhizoids are poorly developed. Sporangiophores brownish, 8–15 µm wide, with apical branches each terminating with a sporangium, always with a septum below the sporangium. Sporangia are dark-coloured, globose (40–100 µm in diameter), each possessing an oval or pear-shaped columella (20–30 µm), without apophysis. Sporangiospores hyaline, smooth-walled, globose to subglobose, 3–4 µm in diameter (Kidd et al., 2016; de Hoog et al., 2020).

The analysis of pathogenous mucormycetes includes strain isolation, collection and study using light and electron microscopy as well as methods of molecular biology. In the North-Western State Medical University named after I.I. Mechnikov, the Russian Collection of Pathogenic Fungi (RCPF) is kept. The studies of the collection strains isolated from patients with mucormycosis were carried out in several directions, including morphological studies by histological and electron microscopic methods and the studies of molecular diversity of medically relevant fungi. To address the issues, connected with fungal virulence, a number of animal models were developed. The series of resulting publications includes publications on several strains being stored in the RCPF, by Stepanova et al. (2012), Mikhaylova and Polischuk (2012), Vasilyeva et al. (2013, 2019a, 2019b), Pchelin et al. (2020).

Here we provide the data on ultrastructure of hyphae and sporangiospores of *Rhizomucor pusillus* (Lindt) Schipper strain RCPF 1845 fixed for TEM by traditional chemical (CF) and cryofixation with high pressure freeze (HPF) procedure for a more comprehensive comparative analysis.

MATERIALS AND METHODS

Fungal strain. The fungal strain *Rh. pusillus* RCPF 1845 was isolated in November 2017 from a sample of bronchoalveolar lavage in Saint Petersburg, Russia. To obtain material for research, the culture was inoculated on solid nutrient media, Sabouraud agar or wort agar (Research Center of Pharmacotherapy, Russia) and incubated at 37°C for 3 days to get both the young mycelium and the sporangia.

Species identification was performed by phenotypic analysis with the use of Atlas of Pathogenic Fungi (de Hoog et al., 2020) and confirmed by DNA sequencing of partial ribosomal large subunit RNA gene (LSU) and partial translation elongation factor 1 alpha (*TEF1α*) gene. Amplification of LSU locus was carried out with the primers NL1 (5'-GCATATCAATAAGC-GGAGGAAAAG-3') and NL4 (5'-GGTCCGT-GTTCAAGACGG-3') (O'Donnell, 1993). A thermocycler was programmed for initial 5 min denaturation at 95°C, followed by 34 cycles of denaturation for 30 s at 95°C, annealing 30 s at 56°C and extension for 1 min at 72°C. The final elongation step lasted for 10 min at 72°C. The locus *TEF1α* was amplified with the primers Al33_F1 (5'-GAYTCATCAAGAACAT-GAT-3') and Al33_R2 (5'-GACGTTGAADCCRA-CRTTGTC-3') (Robert et al., 2011). The amplification program included initial denaturation step at 95°C for 5 min, 40 cycles of denaturation at 94°C for 30 s, annealing at 48°C for 45 s, and elongation at 72°C for 60 s and a final elongation step at 72°C for 7 min. The resulting PCR products were sequenced as described earlier (Pchelin et al., 2020). The obtained nucleotide sequence of D1 and D2 domains of the locus LSU was deposited in NCBI Nucleotide database under the ac-

cession MZ401142 and the sequence of *TEF1α* locus was deposited under the accession MZ420270.

Phylogenetic analysis. The alignment of LSU locus sequences contained sequences of species, found to cause human infections in St. Petersburg (unpublished data) as well as closely related species. We also included two LSU sequences of local strains from an earlier study (Mikhailova, Polischuk, 2012). An unrooted Maximum Likelihood phylogenetic tree was calculated with the use of PhyML 3.1 software (Guindon et al., 2010) as implemented in SeaView 5.0.4 package (Gouy et al., 2010). The substitution model was GTR + Γ with 12 across site variation rates. The stability of branches was assessed by performing 100 bootstrap resamples.

Electron microscopy. Fungal material was prepared for electron microscopy using chemical fixation or high pressure freezing and freeze substitution according commonly used protocols (Kuo, 2014). Chemical fixation (CF) was performed in a mixture of 3% glutaraldehyde (EMS, USA) and 4% paraformaldehyde (final concentrations) in 0.1 M cacodylate buffer pH 7.2–7.4 for 4 hours at room temperature. After rinsing in 0.2 M cacodylate buffer twice for 20 min, the material was post fixed in 1% OsO₄, 0.1 M cacodylate buffer at 4°C overnight. After dehydration in alcohol series and propylene-oxide the samples were embedded in LV Resin (Agar).

For cryofixation, the pieces of mycelium were high pressure frozen (HPF) using HPM100 (Leica Microsystems) in aluminum carriers 100 μm deep and 6 mm in diameter, filled with 1-hexadecene (Sigma Aldrich). After freezing, the samples were warmed in substitution medium containing dry acetone, 1% OsO₄ (EMS, USA), 0.2% uranyl acetate (SPI, USA) and 2% methanol from –100 to 0°C during 42 hours in freeze substitution (FS) machine AFS2 (Leica Microsystems). The samples were washed three times with cold acetone at 0°C for 1 h and warmed to room temperature. Infiltration and embedding in Epon EmBed 812 resin (EMS, USA) was subsequently performed at room temperature. Sections were observed using transmission electron microscope Jeol JEM 1400 equipped with side camera Veleta (Olympus).

RESULTS AND DISCUSSION

Species identification. Seven-days old fungus colony on Sabouraud agar developed pronounced aerial mycelium, was felt-like and colored greyish brown (Fig. 1, 1). The reverse side of the colony was smooth and colorless. On wort agar medium, the colony was white-gray-brown, felt-like, with smooth and colorless reverse side (Fig. 1, 2). The hyphae were 6–12 μm thick and pauciseptate, colorless. Small and rare rhizoids emerged from both the lateral side and the tip of hyphae (Fig. 1, 7, 8). The sporangiophores were smooth, randomly branching, brown, 5–10 μm thick, extending from aerial hyphae or stolons. Each sporangiophore branch bore a multisporous terminal brown

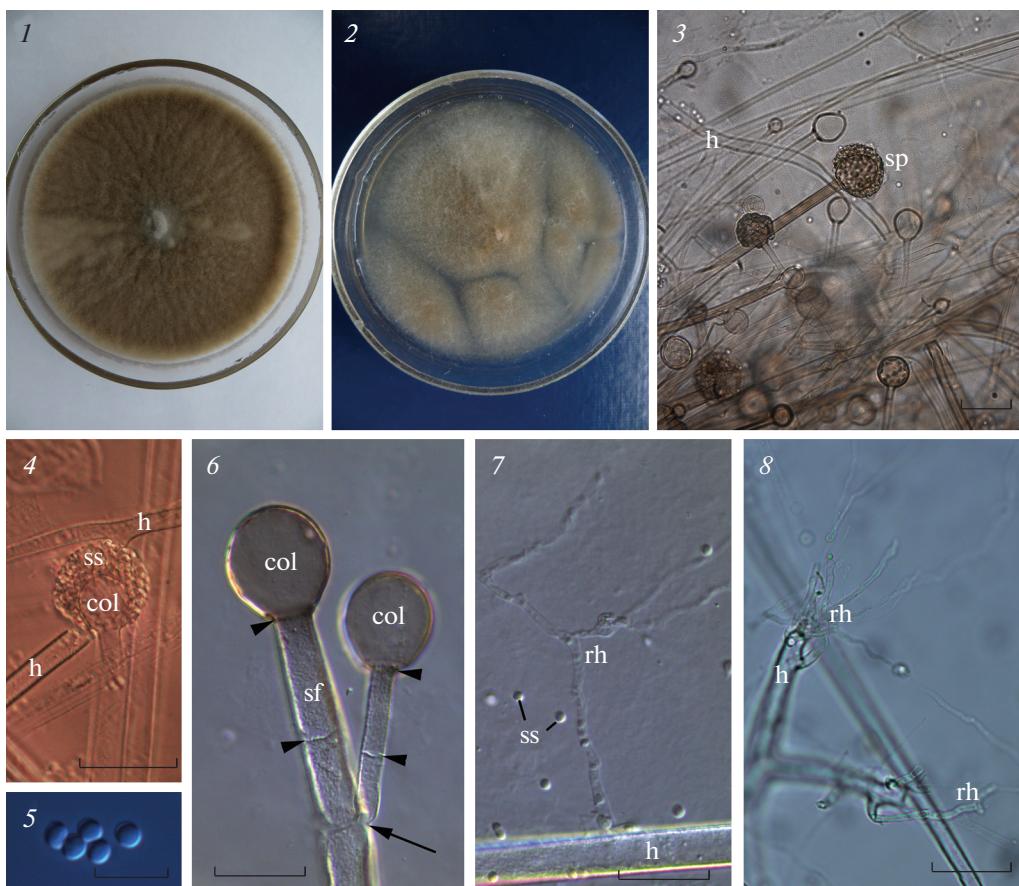


Fig. 1. General view of the *Rhizomucor pusillus* strain RCPF 1845 on the Sabouraud agar (1), wort-agar (2), sporangiophore/mycelium structure (3), sporangium (4), sporangiopores (5), branching (arrow) septate (arrowheads) sporangiophore with columellae (6), lateral (7) and terminal (8) rhizoids. 3, 8 – bright field, 4–7 – DIC. Scale bars: 3, 8 – 30 µm, 4 – 50 µm, 5 – 10 µm, 6, 7 – 20 µm.

sporangium (Fig. 1, 3, 4, 6). The mature sporangia were spherical and measured 30–50 µm in diam., separated from sporangiophore with septa (Fig. 1, 3, 4, 6). The columellae were round or pyriform, 13–25 µm in diam., without apophysis (Fig. 1, 4, 6). The sporangiopores were smooth-walled, rounded, greenish-brown in color, 2.5–4 µm in diam. (Fig. 1, 5). This set of traits indicated that the isolated RCPF 1845 belonged to the species *Rh. pusillus* (de Hoog et al., 2020).

To confirm this morpho-biological identification, we sequenced the LSU locus of the strain RCPF 1845 and built a phylogenetic tree of mucoromycetes (Fig. 2). The LSU sequence of this strain was identical to the sequences of two previously characterized local strains of *Rh. pusillus* and with the sequence of the type strain CBS 354.68 (Fig. 2). The results of phylogenetic analysis demonstrated that the genotype of studied strain does not differ from other local and type *Rh. pusillus* strains. Therefore, our results are expected to be applicable to the *Rh. pusillus* population as a whole.

Ultrastructure of hyphae. We studied sections of young growing hyphae without aging and degrading areas. The hyphae contained nuclei, numerous mito-

chondria with lamellar cristae, rare ER cisterns, and vesicles of various diameters. The same cell components were found in hyphae fixed both chemically and with HPF.

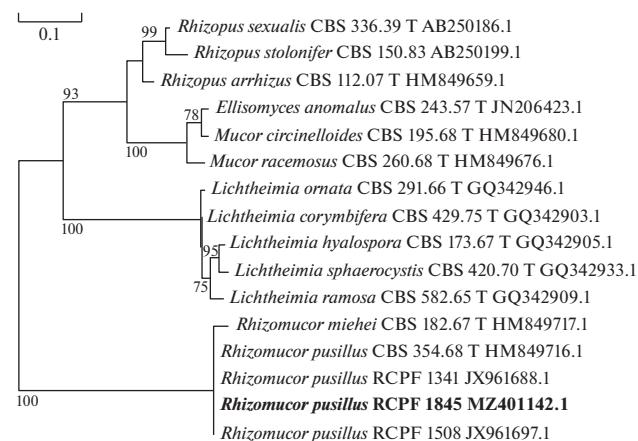


Fig. 2. ML phylogenetic tree based on partial 28S rRNA gene (domains D1 and D2) analysis of locally encountered clinical mucoralean species. Studied strain is given in bold. T – type strain. Branch support values $\geq 75\%$ are shown.

The cell wall was electron-dense and appeared rather homogeneous with either method of fixation (Fig. 3, 1–11). Hyphal wall was apparently formed by one layer, in which it is difficult to establish heterogeneity with both methods of fixation. The septae were rarely found in growing hyphae. In one case, the formation of a septum was noted to isolate the area containing reserve nutrients: lipid globules of different sizes are concentrated in one of the compartments (Fig. 3, 3). On the section, it is noticeable (indicated by arrows) that the septum wall was formed by the thickening of the inner layer of the cell wall of each cytoplasmic portion.

The main part of the cytoplasm was homogeneous and contained a large number of ribosomes (Fig. 3, 1, 2, 4, 5, 7). The cytoplasm after HPF fixation was not as dense and homogeneous as after CF, and the cytoplasmic microtubules (Fig. 3, 2, insertion) were better visible than after CF.

Mitochondria profiles were usually 300–500 nm long, although branching larger ones measured up to 1 µm were also found (Fig. 3, 2, 4, 5–7, 9, 10). After the traditional method of fixation (CF), the mitochondrial matrix was darker, and the cristae were slightly swollen in general, although they retained their lamellar shape. At the same time, CF method better preserved a space between inner and outer membranes and the shape of the cristae, which were clearly visible on longitudinal and transverse sections (Fig. 3, 5). The HPF fixation gave unstable results for mitochondrial cristae and matrix (Fig. 3, 2, 11; 5, 4).

The nuclei in growing hyphae were usually distanced from each other (Fig. 3, 2). Only in the thickening of the hyphae we could see several closely located nuclei surrounded by mitochondria (Fig. 3, 1). Heterochromatin was not detected in the mycelium nuclei, a large eccentric nucleolus was clearly visible (Fig. 3, 1, 2, 7).

Vacuoles of various sizes and shapes were abundant in old hyphae. In young hyphae they were less frequent and usually small (Fig. 3, 2, 4–7). The microbodies covered with single membrane were not found in the hyphae, but they present in immature sporangiospores (see below). Being the thermophilic fungus, *Rhizomucor pusillus* might have the microbodies containing electron dense crystalline inclusions, like ones found in *Thermomyces lanuginosus* and *Th. stellatus* (Ellis, 1981), but it has not. In *Thermomyces* species the microbodies with crystalline inclusions appeared in hyphae at 52°C, but were absent at the same species grown at 40°C. Probably, the temperature optimum at 37°C for *Rhizomucor pusillus* hyphal growth is too low for crystalline formation in microbodies. At the same time, *Rh. pusillus* was able to produce special reservoirs for lipid storage separated with septa (Fig. 3, 3). This kind of lipid storage structures are characteristic of thermophilic mucoromycetes.

On the periphery of some hyphae, the so-called myelinous and multivesicular bodies, which are tangles of membranes, were found (Fig. 3, 6, 8). Both types of the bodies are commonly found in fungal cytoplasm,

but their function is still unknown (Kamzolkina et al., 2014).

Vesicular transport. Our study revealed many cases of single vesicles with either translucent content or containing some particles, and multivesiculated bodies as well. They were found near the plasma membrane of hyphae (Fig. 3, 1, 4, 6, 9, 10). Many authors have shown, that typical eukaryotic vesicular transport takes place in the fungal hyphae and serves for exocytosis of macromolecules of proteins, lipids, polysaccharides and pigments (summarized by Rodrigues et al., 2011 and Rodrigues, Casadevall, 2018). However, it remains unknown how the relatively large vesicles cross the cell wall that has too small pores (~5.8 nm) in the cell wall to reach the extracellular space. Nevertheless, a possibility of such transfer has been recently shown using cryofixation for TEM for *Candida albicans* and *Cryptococcus neoformans* with liposomes containing amphotericin B (Walker et al., 2018). The authors demonstrated that the liposomes with diameter of 60 to 80 nm remained intact during transit through the fungal cell wall to deliver amphotericin B from outside to the plasma membrane (Walker et al., 2018).

Alternative way of big cytoplasmic portion transfer through the hyphal wall can be proposed on the base of our current data on the exocytosis of *Rhizomucor pusillus*. An unusual invagination of the plasma membrane (Fig. 3, 9 arrowheads) isolating cytoplasmic portion at the cell periphery may represent the first stage of exocytosis. At the next stage a drop of cytoplasm extruded from the vesicle into periplasmic space (Fig. 3, 10) and small protrusions of the hyphal wall appear around it (Fig. 3, 10 arrows). We suggest, that the hyphal wall overgrows this drop of cytoplasm, which was then totally enclosed by hyphal wall as seen at Fig. 3, 11. While the main cell content become isolated by the hyphal wall, the exocytosis may occur by degradation of the outer portion of hyphal wall. Perhaps, these three images might represent consecutive stages of vesicular transport through the hyphal wall, but such interpretation of ultrastructural images needs confirmation with cytochemical methods.

Ultrastructure of sporangium and sporangiospores. The longitudinal sections of chemically fixed immature sporangia (Fig. 4, 1–3) clearly showed the sporangiospores on the surface of the columellae. The sporangia were covered with a sporangial wall, formed by external thickening of the sporangiophore wall (Fig. 4, 3). Sporangial wall was homogeneous and smooth, obviously composed of one layer and detached from the immature sporangium contents. Three layered structure like in *Ellisomyces anomalous* (Beakes, Campos-Takaki, 1984) was not revealed by TEM in chemically fixed specimens.

The internal thickening of the stem wall produces the wall of columella. At the base of the sporangium, both the future walls are separated by a narrow electron-dense layer, which later becomes the outer layer of the columella wall (Fig. 4, 2–3). The content of the

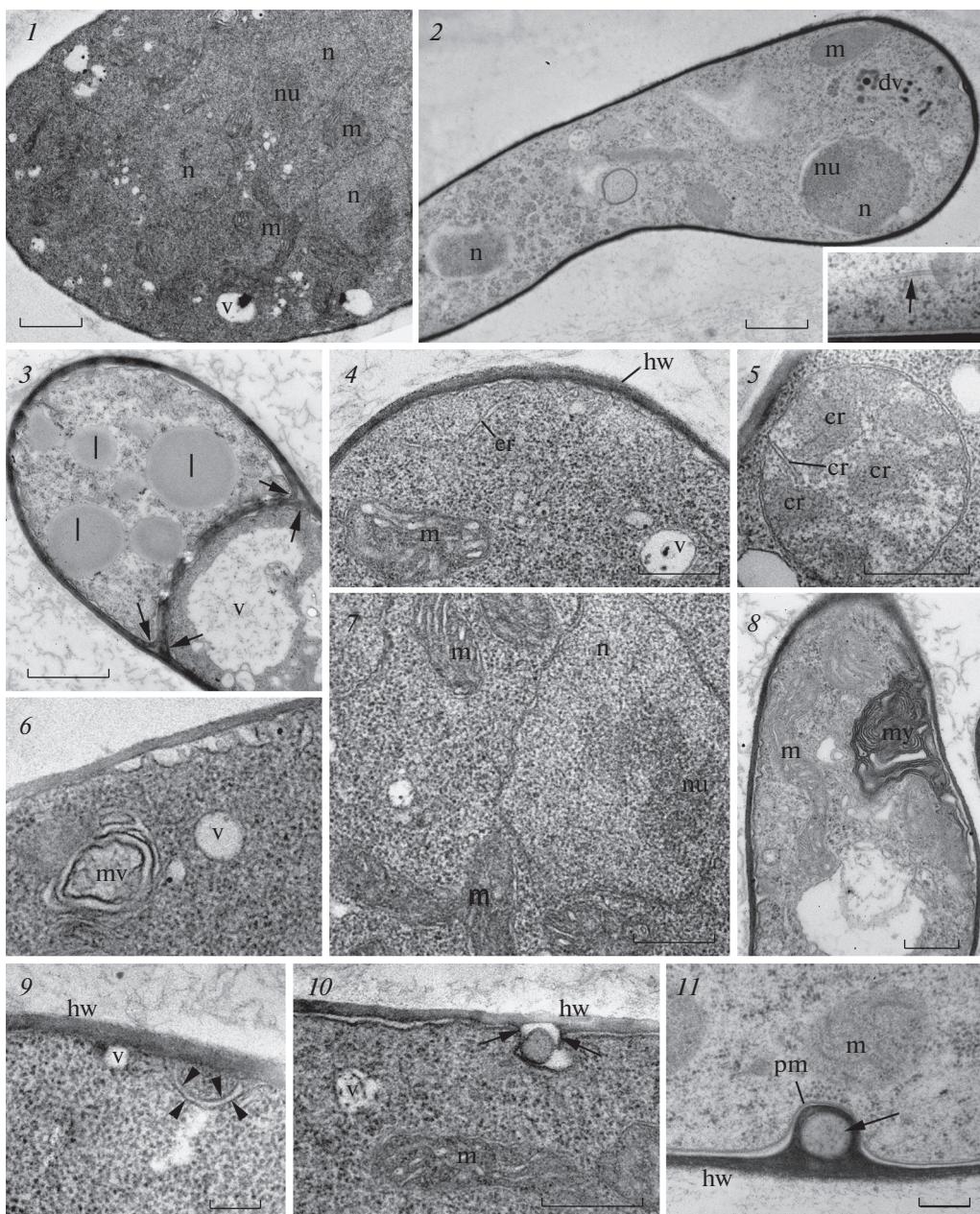


Fig. 3. Ultrastructure of hyphae of the *Rhizomucor pusillus* strain RCPF 1845: 1 – cross section of a thick hypha containing several nuclei (n), mitochondria (m), and vesicles (v); 2 – longitudinal section of young hypha with two nuclei, dark vesicles (dv) at the anterior end (to the right). Insert: microtubular profile at the cell periphery (arrow); 3 – segregation of cytoplasm containing lipid globules. Note the septa formation from both sides of cytoplasm (arrows); 4 – cell wall and mitochondrion structure at higher magnification; 5 – mitochondrion with plate-like cristae (cr) cut at the different planes; 6 – multivesicular body and a vesicle at the cell periphery; 7 – nucleus with euchromatine and eccentric nucleolus (nu), and mitochondria; 8 – myelin-like structure (my) at the cell periphery; 9–10 – two putative stages of exocytosis preceding intrawall vesicle formation shown on fragment 11; arrowheads on fragment 9 show the membrane cistern around portion of cytoplasm under the hyphal wall; arrows on fragment 10 show small hyphal wall protrusions around a portion of cytoplasm in the periplasmic space; 11 – intrawall vesicle (arrow); 2, 11 – HPF, others – CF. Scale bars: 1–3 – 1 μ m, 4, 7, 8 – 500 nm, 5–6, 9–11 – 200 nm. Abbreviations: av – autophagous vacuole, col – columella, cr – cristae in mitochondrion, cw – columellar wall, dm – degraded mitochondrion, dv – dark vesicles, er – endoplasmic reticulum, h – hypha, hw – hyphal wall, il – inner layer of sporangiospore wall, is – inter sporangiospore space, l – lipid globule, n – nucleus, nu – nucleolus, m – mitochondrion, mv – multivesicular body, my – myelin-like structure, ol – outer layer of sporangiospore wall, pm – plasma membrane, rh – rhizoids, sf – sporangiophore, sp – sporangium, ss – sporangiospore, sw – sporangial wall, v – vesicle, va – vacuole.

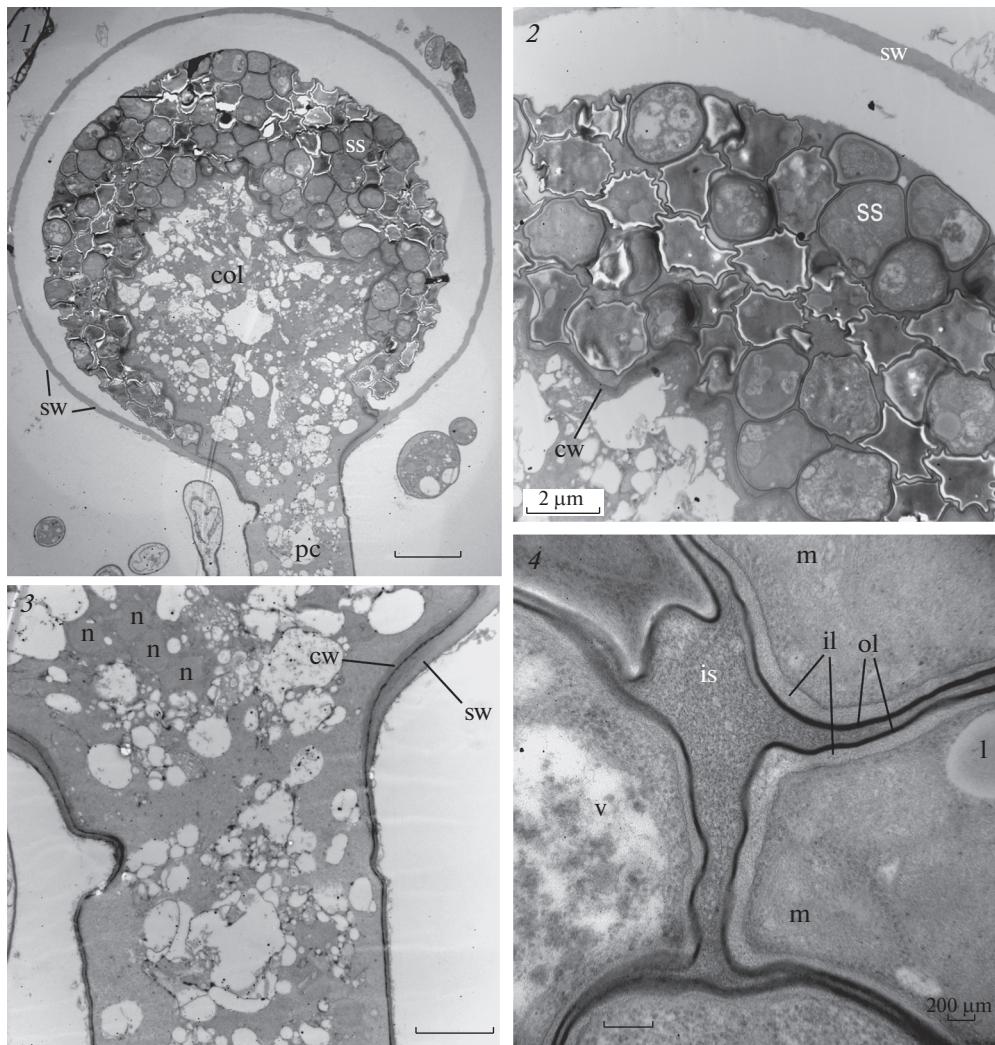


Fig. 4. Sporangiophore structure of the *Rhizomucor pusillus* strain RCPF 1845: 1 – longitudinal section through the sporangium on the sporangiophore; 2, 3 – portion of sporangium (2) and sporangiophore (3) at higher magnification, showing the columellar and sporangial wall formation; 4 – two-layered wall (sw) structure of five neighbor intrasporangial sporangiospores probably at different stages of development. Scale bars: 1 – 5 μm , 2, 3 – 2 μm , 4 – 200 nm. CF for all images. For abbreviations, see legend to fig. 3.

columella is represented by highly vacuolated cytoplasm, containing numerous nuclei (Fig. 4, 3). Later during sporangial maturation these nuclei with surrounding cytoplasm segregate from columella and become the nuclei of sporangiospores. Sporangiospores at different stages of maturation lay outside the columella membrane in the extracellular matrix. They were covered with a two-layer wall similar in structure to the wall of columella: a thick moderately dense layer is covered with an electron-dense thin layer (Fig. 4, 4). Apparently, sporangiospores inherit this wall as a result of segregation along the sporogenesis. Intrasporangial spores contain nucleus with an eccentric nucleolus, relatively large mitochondria, lipid globules, and vacuoles with indefinite contents (Fig. 5, 1, 2). Released sporangiospores are globular with a smooth surface and thick (up to 170 nm) walls. The wall is composed of two layers: a thick loose layer of moderate density ad-

jacent to the plasma membrane, and external thin electron-dense layer (Fig. 5, 4). Two-layered sporangiospore wall has been reported for the majority of investigated Mucoromycetes (Jeffries, Young, 1984).

The sporangiospores of *Rhizomucor pusillus* contained one nucleus in the center of the sporangiospore with several small mitochondria around it. No Golgi apparatus was found, ER cisternae were rare in the cytoplasm (Fig. 5, 3, 4). In the nucleoplasm, unordered microtubules were clearly visible (Fig. 5, 4 arrowheads), which might be at the stage of disassembly after completed mitosis. Other mucoromycetes, such as *Ellisomyces anomalous*, also have only one nucleus with a central nucleolus and euchromatin (Beakes, Campos-Takaki, 1984; Tansey et al., 1984). The larger sporangiospores of *Rhizopus arrhizus*, *Rh. stolonifer* and *Rh. sexualis* contained several nuclei and they also do not contain heterochromatin (Hawker, Abbott, 1963;

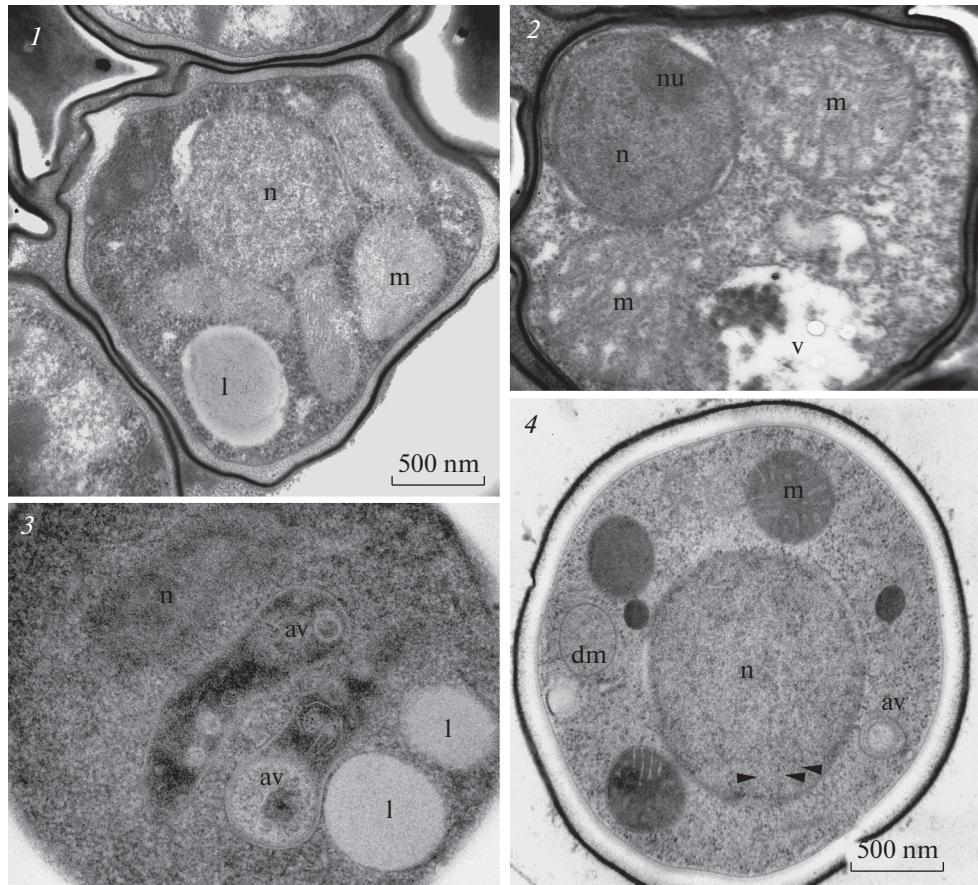


Fig. 5. Structure of *Rhizomucor pusillus* strain RCPF 1845 intrasporangial (1, 2) and released (3, 4) sporangiospores; 1, 2 – CF; 3, 4 – HPF. For abbreviations, see legend to fig. 3. Scale bar – 500 nm for all figures.

Necas et al., 1963; Buckley et al., 1968; Hess, Weber, 1973). The nucleolus was also present, which indicates active processes in the sporangiospore cell.

In addition to these cellular structures in sections of cryofixed released sporangiospores we found two membrane limited vesicles with homogenous content (Fig. 5, 4), which correspond to inactive mitochondria with degraded cristae. Besides this, one or two unusual elongated vacuoles with heterogeneous contents (Fig. 5, 3, 4) have been found. They are delimited with single membrane and contain vesicles of different dimension and shape, sometimes the membranes, and rather dense matrix. Probably, these vesicles represented autophagic vacuoles utilizing the degraded mitochondria, what is common for the fungal cells (Liu et al., 2016).

This ultrastructural study of mycelium, sporangium and sporangiospores of the *Rhizomucor pusillus* strain RCPF 1845 revealed the same main structures as in other mucoromycetes. Using two different methods of fixation we have shown some rarely described phenomena like microtubules in sporangiospore nuclei, autophagic vacuoles, or the intrawall cytoplasmic inclusions, which can be interpreted as a stage of exocy-

tosis. A deeper analysis of ultrastructure is needed for different fungi, besides the model objects.

Support for this work was provided by Russian Ministry of Health grant N 056-00056-1900 (morphological and molecular study, data analysis), and Russian Science Foundation, grant N 21-74-20089 (comparison of CF and HPF electron microscopic methods, manuscript writing). High pressure freezing, freeze substitution and TEM were performed in Research Resource Center “The development for molecular and cell technologies”, St. Petersburg State University. We thank the anonymous reviewer for his valuable comments on the manuscript.

REFERENCES

- Beakes G.W., Campos-Takaki G.M. Sporangiole ultrastructure in *Ellisomyces anomalous* (*Mucorales, Thamnidiaeae*). Trans. Br. Mycol. Soc. 1984. V. 83. P. 607–613.
- Buckley P.M., Sommer N.F., Matsumoto T.T. Ultrastructural details in germinating sporangiospores of *Rhizopus stolonifer* and *Rhizopus arrhizus*. J. Bacteriol. 1968. V. 95. P. 2365–2373.
- de Hoog G.S., Guarro J., Gené J. et al. Atlas of Clinical Fungi, 4th edition. Hilversum, 2020.

- Ellis D.H.* Ultrastructure of thermophilic fungi IV. Conidial ontogeny in *Thermomyces*. Trans. Br. mycol. Soc. 1981. V. 77. P. 229–241.
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O.* SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. Mol. Biol. Evol. 2010. V. 27. P. 221–224.
- Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V. et al.* New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. Syst. Biol. 2010. V. 59. P. 307–321.
- Hawker L.E., Abbott P.McV.* An electron microscope study of maturation and germination of sporangiospores of two species of *Rhizopus*. J. Gen. Microbiol. 1963. V. 32. P. 295–298.
- Hess W.M., Weber D.J.* Ultrastructure of dormant and germinated sporangiospores of *Rhizopus arrhizus*. Protoplasma. 1973. V. 77. P. 15–33.
- Jeffries P., Young T.W.K.* Sporangiospore structure and germination in *Dimargaritales*. Trans. Br. Mycol. Soc. 1984. V. 83. P. 223–232.
- Jeong W., Keighley C., Wolfe R. et al.* The epidemiology and clinical manifestations of mucormycosis: a systematic review and meta-analysis of case reports. Clin. Microbiol. Infect. 2019. V. 25. P. 26–34.
<https://doi.org/10.1016/j.cmi.2018.07.011>
- Kamzolkina O.V., Mageika I.S., Shtaer O.V. et al.* Endomembrane system of fungi: traditional and modern conceptions. Tsitol. 2014. V. 56. P. 549–561 (in Russ.).
- Khostelidi S.N., Borzova Y.V., Volkova A.G. et al.* Mucormycosis in children: results of prospective study in Saint Petersburg, Russia. Problemy medicinskoy mikologii. 2019. V. 21. № 1. P. 7–10 (in Russ.).
- Khostelidi S.N., Shadrivova O.V., Borzova Y.V. et al.* Clinical and laboratory features of mucormycosis in adults. Problemy medicinskoy mikologii. 2020. V. 22. № 2. P. 22–28 (in Russ.).
- Kidd S., Halliday C.L., Alexiou H. et al.* Descriptions of medical fungi. David Ellis, Adelaide, 2016.
- Klimko N., Khostelidi S., Shadrivova O. et al.* Contrasts between mucormycosis and aspergillosis in oncohematological patients. Med. Mycol. 2019. V. 1. Suppl. P. S138–S144.
<https://doi.org/10.1093/mmy/myy116>
- Kuo J.* Electron microscopy methods and protocols. 3rd edition. Humana Press, N.Y., 2014.
<https://doi.org/10.1007/978-1-62703-776-1>
- Liu X.H., Xu F., Snyder J.H. et al.* Autophagy in plant pathogenic fungi. Semin. Cell Dev. Biol. 2016. V. 57. P. 128–137.
- Maurer E., Hoertnagl C., Lackner M. et al.* *Galleria mellonella* as a model system to study virulence potential of mucormycetes and evaluation of antifungal treatment. Med. Mycol. 2019. V. 57. P. 351–362.
- Mikhaylova Y.V., Polishchuk A.G.* Molecular identification of zygomycetes from Russian collection of pathogenic fungi based on fungal ribosomal DNA sequence data. Probl. Med. Mikol. 2012. V. 14. P. 59–63 (in Russ.).
- Necas O., Havelkova M., Soudek D.* Submicroscopic morphology of *Rhizopus nigricans*. Folia Microbiol. (Prague). 1963. V. 8. P. 290–292.
- O'Donnell K.* *Fusarium* and its near relatives. In: Reynolds DR, Taylor JW (eds). The Fungal Holomorph: Mitotic, Meiotic and Pleomorphic Speciation in Fungal Systematics. Wallingford, UK: CAB International, 1993, pp. 225–233.
- Pchelin I.M., Mochalov Y.V., Azarov D.V. et al.* Genotyping of Russian isolates of fungal pathogen *Trichophyton rubrum*, based on simple sequence repeat and single nucleotide polymorphism. Mycoses. 2020. V. 63. P. 1244–1254.
<https://doi.org/10.1111/myc.13162>
- Robert V., Szöke S., Eberhardt U. et al.* The quest for a general and reliable fungal DNA barcode. The Open and Applied Informatics Journal. 2011. V. 5. P. 45–61.
- Rodrigues M.L., Casadevall A.* A two-way road: novel roles for fungal extracellular vesicles. Molecular Microbiology. 2018. V. 110. P. 11–15.
<https://doi.org/10.1111/mmi.14095>
- Rodrigues M.L., Nosanchuk J.D., Schrank A. et al.* Vesicular transport systems in Fungi. Future Microbiol. 2011. V. 6. P. 1371–1381.
- Singh A.K., Singh R., Joshi S.R. et al.* Mucormycosis in COVID-19: A systematic review of cases reported worldwide and in India. Diabetes Metab. Syndr. 2021. V. 21.
<https://doi.org/10.1016/j.dsx.2021.05.019>
- Stepanova A.A., Khostelidi S.N., Aravitskiy R.A. et al.* Electron-microscopic investigations of *Lichtheimia corymbifera* in vivo and in vitro. Probl. Med. Mikol. 2012. V. 14 (4). P. 55–61 (in Russ.).
- Tansey M.R., Kamel S.N., Shamsai R.* The number of nuclei in sporangiospores of *Rhizomucor* species: taxonomic and biological significance. Mycologia. 1984. V. 76. P. 1089–1094.
- Vasilyeva N.V., Stepanova A.A., Bogomolova T.S. et al.* Cytological investigation of *Lichtheimia corymbifera* in vitro. Probl. Med. Mikol. 2019a. V. 21 (3). P. 3–8 (in Russ.).
- Vasilyeva N.V., Stepanova A.A., Bogomolova T.S. et al.* Cytological study of the causative agent of mucormycosis *Lichtheimia corymbifera* in vivo. Probl. Med. Mikol. 2019b. V. 21 (4). P. 3–7 (in Russ.).
- Walker L., Sood P., Lenardon M.D. et al.* The viscoelastic properties of the fungal cell wall allow traffic of AmBisome as intact liposome vesicles. MBio. 2018. V. 9. e02383–17. <https://doi.org/10.1128/mBio.02383-17>
<https://doi.org/10.1128/mBio>
- Васильева Н.В., Степанова А.А., Богомолова Т.С. и др. (Vasilyeva et al.)* Цитологическое изучение *Lichtheimia corymbifera* in vitro // Проблемы медицинской микологии. 2019a. Т. 21. № 3. С. 3–8.
- Васильева Н.В., Степанова А.А., Богомолова Т.С. и др. (Vasilyeva et al.)* Цитологическое изучение *Lichtheimia corymbifera* in vivo // Проблемы медицинской микологии. 2019b. Т. 21. № 4. С. 3–7.
- Камзолкина О.В., Мажейка И.С., Штаер О.В. и др. (Kamzolkina et al.)* Эндомембранный система у грибов: классическое и современное представления // Цитология. 2014. Т. 56. № 8. С. 549–561.
- Михайлова Ю.В., Полящук А.Г. (Mikhaylova, Polishchuk)* Молекулярная идентификация представителей Zygomycetes из Российской коллекции патогенных грибов по нуклеотидным последовательностям

- рДНК // Проблемы медицинской микологии. 2012. Т. 14. № 3. С. 59–63.
- Степанова А.А., Хостелиди С.Н., Аравийский Р.А. и др.* (Stepanova et al.) Электронно-микроскопическое исследование *Lichtheimia* spp. *in vivo* и *in vitro* // Проблемы медицинской микологии. 2012. Т. 14. С. 55–61.
- Хостелиди С.Н., Борзова Ю.В., Волкова А.Г. и др.* (Khostelidi et al.) Мукомикоз у детей: результаты про- спективного исследования в Санкт-Петербурге // Проблемы медицинской микологии. 2019. Т. 21. № 1. С. 7–10.
- Хостелиди С.Н., Шадрикова О.В., Борзова Ю.В. и др.* (Khostelidi et al.) Клинико-лабораторные особенности мукомикоза у взрослых // Проблемы медицинской микологии. 2020. Т. 22. № 2. С. 22–28.

Исследование ультраструктуры оппортунистического грибкового патогена *Rhizomucor pusillus* (*Mucoromycetes*)

Ю. Л. Авдеенко^{a,*}, А. Э. Вишняков^{b,##}, А. Н. Иванова^{b,c,###}, А. Е. Тараксина^{a,####}, Г. А. Чилина^{a,#####}, И. А. Босак^{a,#####}, Т. С. Богомолова^{a,#####}, С. А. Карпов^{a,b,d,#####}

^a НИИ медицинской микологии им. П.Н. Кашина,

Северо-Западный государственный медицинский университет им. И.И. Мечникова, Санкт-Петербург, Россия

^b Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

^c Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

^d Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

[#]e-mail: yuriy.avdeenko@szgmu.ru

^{##}e-mail: vishnyakov@hotmail.com

^{###}e-mail: alyx@bk.ru

^{####}e-mail: anastasiya.taraskina@szgmu.ru

^{#####}e-mail: galina.chilina@szgmu.ru

^{#####}e-mail: ilya.bosak@szgmu.ru

^{#####}e-mail: tatiyana.bogomolova@szgmu.ru

^{#####}e-mail: sakarpov4@gmail.com

Мукоромицеты – мицелиальные микроскопические грибы, широко распространенные в окружающей среде. В последнее время они приобретают все большее значение, т.к. способны вызывать опасные для жизни инфекции у людей с ослабленным иммунитетом. В статье впервые исследована ультраструктура гиф и спорангииоспор *Rhizomucor pusillus* на примере штамма РКПГ 1845. Определение видовой принадлежности было осуществлено при помощи морфологического анализа и подтверждено секвенированием гена РНК большой субъединицы рибосом. Для более полного сравнительного ультраструктурного анализа, просвечивающая электронная микроскопия была проведена для материала из культуры гриба, подготовленного двумя методами: химической и криофиксацией. Криофиксация под высоким давлением лучше сохраняет микротрубочки в цитоплазме и нуклеоплазме, хотя традиционная химическая фиксация при использовании параформа также позволяет получать приемлемые изображения спорангииоспор. В нашей работе описано строение ядер, клеточной стенки и септ, митохондрий и автотрофических вакуолей. Получены новые данные о везикулярном транспорте через стенку гифы гриба.

Ключевые слова: везикулярный транспорт, криофиксация, мукоромицеты, ультраструктура

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.284.53 (470 + 571)

РОД *RHIZOCTONIA (CANTHARELLALES)* В РОССИИ

© 2021 г. М. А. Бондарцева^{1,*}, И. В. Змитрович^{1,**}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: bondartseva@mail.ru

**e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

Поступила в редакцию 22.04.2021 г.

После доработки 01.05.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

В статье обобщены данные о распространении грибов рода *Rhizoctonia* на территории России. Рассмотрена таксономическая история рода и дана его морфологическая характеристика. В этот род включены представители широко принимаемых во второй половине XX в. родов *Thanatephorus* и *Ceratobasidium*. Для России в настоящее время известно 4 вида рода. Представлены ключ для их определения, оригинальные морфологические описания видов, аннотированный список с данными о субстратах, условиях обитания и распространении по территории России. Список составлен с учетом собственных данных, гербарных материалов и литературных источников.

Ключевые слова: кантерелловые грибы, ключ для определения, распространение в России, таксономия

DOI: 10.31857/S0026364821060052

ВВЕДЕНИЕ

Статья продолжает критическое изучение родов кантерелловых грибов России (Bondartseva, Zmitrovich, 2018; Bondartseva, Zmitrovich, 2020a, 2020b) и посвящена представителям широко признаваемых во второй половине XX в. родов *Ceratobasidium* и *Thanatephorus*, большинство видов которых в настоящее время включено в род *Rhizoctonia*. Род объединяет почвенные и подстилочные грибы, ряд которых известен в качестве фитопатогенов с довольно просто организованным спороношением. Долгое время эти грибы рассматривали в семействе *Ceratobasidiaceae*, описанном Мартином (Martin, 1948) для кортициоидных грибов с признаками гетеробазидиомицетов (удлиненные стеригмы и базидиоспоры, прорастающие вторичными спорами). Мартин ограничивал объем семейства *Ceratobasidiaceae* родом *Ceratobasidium*, хотя и включал в последний некоторые виды, позднее помещенные в *Thanatephorus* и *Oliveonia*. В 1982 г. Юлих описал порядок *Ceratobasidiales*, в рамках которого рассматривал это семейство (Jülich, 1982). К 1995 г. этот порядок включал 18 таксонов родового уровня – *Ceratobasidium*, *Heteroacanthella*, *Oliveonia*, *Scotomyces*, *Thanatephorus* и их различные синонимы и анаморфы (Hawksworth et al., 1995). Развернувшиеся позднее молекулярно-таксономические исследования показали, что семейство *Ceratobasidiaceae* не принадлежат кциальному хорошо обособленному порядку, а являются частью филогенетической радиации порядка *Cantharellales*, при этом роды *Heteroacanthella* и *Oliveonia* не родственны *Ceratobasidiaceae* и *Can-*

tharella), а входят в состав порядка *Auriculariales* (Moncalvo et al., 2006).

Род *Rhizoctonia* был описан Декандолем в 1815 г. для агономицета *Rh. solani* (Lamarck, De Candolle, 1815). Более века принадлежность этого рода к базидиомицетам была неочевидной – лишь в 1956 г. для телеоморфы этого вида был описан отдельный род *Thanatephorus* (*Th. cucumeris*) (Donk, 1956). *Rhizoctonia solani* – космополитный полиморфный вид, известный как агент полегания сеянцев многих экономически важных овощных культур, в частности, томатов. Помимо биотрофной, он проявляет также сапротрофную активность, способен формировать орхидную микоризу и известен как эндофит. Подробный обзор его внутривидовой структуры проведен Ф.Б. Ганнибалом и Н.С. Пильщиковой (Gannibal, Pilshchikova, 2016). Характерными особенностями анаморфы являются монилиоидные гифы и темные склероции, широко известные различным исследователям и садоводам по болезни, именуемой черной паршой картофеля. Согласно статье 59.1 Мельбурнского кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (McNeill et al., 2012), известной по максиме “один гриб – одно название” родовое название *Rhizoctonia* имеет приоритет над *Thanatephorus* и включен в список рекомендуемых приоритетных названий для диморфных базидиомицетов (Stalpers et al., 2021).

Род *Ceratobasidium* был описан Роджерсом (Rogers, 1935) и изначально включал три вида: *C. calosporum* (типовой), *C. corrigerum* и *C. obscurum*. Джексон (Jackson, 1949) перенес в состав этого рода *Tulasnella anceps* и последующие авторы

приняли такое таксономическое решение. Кристиансен описал в этом роде сапротрофный вид *C. pseudocornigerum* (Christiansen, 1959), Эрикссон и Риварден (Eriksson, Ryvarden, 1973) – еще два сапротрофных таксона *C. stridii* и *C. bicorne*. Кроме того, в этот род были перенесены фитопатогены *Hypochnus setariae* (Oniki et al., 1986) и *Koleroga noxia* (Roberts, 1999). Из австралийских орхидных мицориз были получены базидиальные стадии, описанные как *Ceratobasidium sphaerosporum* (Warcup, Talbot, 1971) и *C. globisporum* (Warcup, Talbot, 1980). Позднее Робертсом было выяснено, что такие виды как *Ypsilonidium anomalum* (Warcup, Talbot, 1980) и *Thanatephorus ovalisporus* (Cízek, Pouzar, 1992) принадлежат роду *Ceratobasidium* и, предположительно, являются синонимами *Ceratobasidium bicorne* (Roberts, 1999).

Исследования ультраструктуры септальных пор типового вида *C. calosporum* показали, что он существенно отличается от других представителей рода и по ряду характеристик (например, 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). Это обстоятельство может иметь таксономические последствия: если данные молекулярной таксономии подтверждают, 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* – см. Oberwinkler et al., 2013), то для группы *Rhizoctonia* – *Uthatobasidium* – *Waitea* возникнет необходимость описания нового семейства. Пока этого не сделано, семейство *Ceratobasidiaceae* классифицируется в порядке *Cantharellales* (He et al., 2019).

Целью настоящей работы является обобщение таксономических, морфологических и географических данных по роду *Rhizoctonia*. В статье представлено описание рода,дается ключ для определения видов, найденных в России, и приведены сведения о субстратах, на которых были обнаружены изученные виды. Данные об известных местонахождениях в России представлены в виде списка со ссылками на гербарные и литературные материалы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве источников информации по распространению представителей рода *Rhizoctonia* на территории России использованы собственные наблюдения, материалы микологического гербариев Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE F) и Всероссийского института защиты растений (ВИЗР; LEP), а также опубликованные

данные о распространении базидиальных грибов в различных регионах России (во избежание дублирования ссылок были отобраны ключевые региональные сводки). Всего было изучено более 110 образцов рода *Rhizoctonia*, включая и собранные вне территории России.

Микроморфологический анализ базидиом проводился с использованием светового микроскопа AxioImager.A1 на базе лаборатории систематики и географии грибов БИНа. Микропрепараты для изучения гифальной морфологии готовили с использованием 5%-го раствора KOH, измерения базидиоспор проводили в дистиллированной воде, а оболочку базидиоспор оттеняли с использованием Cotton Blue.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Rhizoctonia*

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.

Агономицетная стадия в виде субстратного мицелия или склероциев; представлена широкими гифами без пряжек (септы регулярные, с долипарами, имеющими перфорированные парентосомы). Гифальная система мономитическая. Гифы вначале тонкостенные и гиалиновые, но позднее могут становиться толстостенными и имеющими светло-бурую 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 медуллярной 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 боченковидные), с широкими в базальной части стергмами, 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 мицоризу.

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

В России род представлен четырьмя видами.

Ключ для определения видов рода *Rhizoctonia*, распространенных в России

1. Гриб образует пигментированные темные склероции, стерильный мицелий содержит пигментированные монилиоидные гифы, базидиальное спороношение отсутствует 4. *Rh. solani*
 - Базидиальное спороношение имеется 2
2. Все базидии 2-споровые, базидиоспоры $13-16 \times 6-8$ мкм 1. *Rh. bicornis*
 - Базидии 4-споровые или 1–4-споровые, но не 2-споровые, базидиоспоры варьируют в иных пределах 3
3. Базидиоспоры крупные, $8-10$ мкм шир., ($10-15$ мкм дл.) лимоновидные, навикулярные или каплевидные, с зернистой цитоплазмой 3. *Rh. fusispora*
 - Базидиоспоры до 7.5 мкм шир., эллипсоидальные до веретеновидных, гиалиновые 4
4. Пигментированные монилиоидные гифы в подстилке и стерильном мицелии имеются, имеются стеригмы до 20 мкм дл., базидиоспоры (6) $7-12.5 \times 4-7.5$ мкм 4. *Rh. solani*
 - Пигментированные гифы в подстилке и стерильном мицелии отсутствуют, стеригмы до 15 мкм дл., базидиоспоры $7-11.5 \times 3.5-6$ мкм 2. *Rh. cornigera*

Виды рода *Rhizoctonia*, обнаруженные в России

1. *Rhizoctonia bicornis* (J. Erikss. et Ryvarden) Oberw., R. Bauer, Garnica et R. Kirschner, Mycol. Progr. 12 (4): 774, 2013. — *Ceratobasidium bicorne* J. Erikss. et Ryvarden, Cortic. N. Eur. 2: 221, 1973; *Thanatephorus anomalus* (P.H.B. Talbot) Stalpers et T.F. Andersen in T.F. Andersen et Rasmussen, Rhizoctonia Species, Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control: 385 (1996) [ut ‘anomala’]; *Th. ovalisporus* Čížek et Pouzar, Česká Mykol. 46 (1–2): 62, 1992; *Ypsilonidium anomalum* P.H.B. Talbot in Warcup et P.H.B. Talbot, New Phytol. 86 (3): 270, 1980.

Базидиальное спороношение гипохноидное, тонкое, рас простертное по субстрату, вначале прерывистое и ватообразной консистенции, под конец нежновосковидное, пелликулярной консистенции, белого цвета. Гименофор гладкий, гипохноидный, вначале прерывистый, затем почти сплошной. Край паутинистый или плесневидный, стерильный, переходящий в рыхлую подстилку, одноцветный с гименофором.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пряжек, ветвящиеся преимущественно под прямым углом, $3-5$ мкм в диам., гиалиновые, в субгимении тонкостенные и сильно разветвленные, в подстилке с отчетливо утолщенными стенками и редким ветвлением. Цистид нет. Базидии головчатые или обратнояйцевидные, $15-20 \times 8-10$ мкм, с двумя стеригмами $10-15$ мкм дл., без пряжки у основания. Базидиоспоры веретеновидные до миндалевидных, $13-16 \times 6-8$ мкм, гиалиновые, гладкие, тонкостенные, неамилоидные; прорастают вторичными баллистоспорами.

Типовой образец был приурочен к верхней части побегов мха *Polytrichum attenuatum*; в дальнейшем гриб находили на мелком древесном детрите и коре. В России обнаружен на коре *Ulmus glabra*. Евразиатский вид.

Распространение в России: Пермский край (Редевентсев, Степанова, 1981).

2. *Rhizoctonia cornigera* (Bourd.) comb. ined.¹ — *Corticium cornigerum* Bourdot, Rev. Sci. Bourb. Centr. Fr. 35 (1): 4, 1922. — *Ceratobasidium cornigerum* (Bourd.) D.P. Rogers, Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 17 (1): 5, 1935; ?*Rhizoctonia goodyerae-repentis* Costantin et L.M. Dufour, Rev. Gén. Bot. 32: 533, 1920; *Corticium pervaenum* Petch, Ann. R. Bot. Gdns Peradeniya 9 (3): 316, 1925; ?*Rhizoctonia fragariae* S.S. Husain et W.E. McKeen, Phytopathology 53: 533, 1963; *Ceratobasidium lantanae-camarae* H.C. Evans, R.W. Barreto et C.A. Ellison in R.W. Barreto, H.C. Evans et C.A. Ellison, Mycol. Res. 99 (7): 770, 1995.

Базидиальное спороношение гипохноидное, тонкое, рас простертное по субстрату, вначале прерывистое и ватообразной консистенции, под конец волокнистое или нежновосковидное, пелликулярной консистенции, вначале голубовато-белого цвета, затем кремовое, цвета слоновой кости или сероватое. Гименофор гладкий, гипохноидный, вначале прерывистый, затем почти сплошной. Край паутинистый или плесневидный, стерильный, переходящий в рыхлую подстилку, светлее гименофора. Стерильный мицелий беловато-голубоватый, плесневидный.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пряжек, ветвящиеся преимущественно под прямым углом, $3.5-5(10)$ мкм в диам., гиалиновые, в субгимении тонкостенные и сильно разветвленные, тонкостенные, с короткими вздутыми сегментами, иногда дающие *textura globularis*, в подстилке $4-10$ мкм в диам., с отчетливо утолщенными стенками и редким ветвлением. Цистид нет. Базидии головчатые или обратнояйцевидные, $12-16 \times 7-10.5$ мкм, с четырьмя стеригмами $10-15$ мкм дл., без пряжки у основания. Базидиоспоры эллипсоидальные до веретеновидных, с оттянутым апикальным и небольшим рубцом, $7-11.5 \times 3.5-6$ мкм,

¹ Если современными методами оценки таксономического расстояния будет подтверждена синонимика *Ceratobasidium cornigerum* с *Rhizoctonia goodyerae-repentis* или *Rh. fragariae*, в приложении к данному виду необходимо будет использовать одно из этих названий; в случае синонимики всех трех названий приоритетным будет *Rh. goodyerae-repentis*.

Таблица 1. Документированные находки *Rhizoctonia cornigera* на территории России по материалам гербария БИН РАН (LE F)

Регион	Коллектор, год	Гербарный номер
Ленинградская обл.	И.В. Змитрович, 1996	LE 206328, LE 206577, LE 206714
“ ”	И.В. Змитрович, 1997	LE 203764
“ ”	И.В. Змитрович, 1998	LE 206649
Самарская обл.	В.Ф. Малышева, 2006	LE 214992

гиалиновые, гладкие, тонкостенные, неамилоидные; прорастают вторичными баллистоспорами.

На широком спектре субстратов — чаще всего древесном и растительном детрите, на коре деревьев лиственных и хвойных пород, в лесной подстилке, а также на остатках травянистых растений. Возможно, некоторые фитопатогены злаков, клубники, орхидных также принадлежат этому виду. В России обнаружен на коре *Celastrus orbiculatus*, *Vitis amurensis*, *V. vinifera*, *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, очесе папоротников, лесной подстилке. Космополит.

Распространение в России: Ленинградская обл. (Popov et al., 2007; гербарий LE — см. табл. 1); Екатеринбург (Shiryayev et al., 2021); Липецкая обл. (Volobuev et al., 2018); Москва (Kotiranta, Saarenoka, 2005); Самарская обл. (Malysheva, Malysheva, 2008; гербарий LE — см. табл. 1).

3. *Rhizoctonia fusispora* (J. Schröt.) Oberw., R. Bauer, Garnica et R. Kirschner, Mycol. Progr. 12(4): 774, 2013. — *Hypochnus fusisporus* J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3.1(25–32): 416, 1888. — *Corticium fusisporum* (J. Schröt.) Brinkmann, Westfälische Pilze in getrockneten Exemplaren 2: 53, 1906. — *Peniophora fusispora* (J. Schröt.) Höhn. et Litsch., Ann. Mycol. 4(3): 289, 1906. — *Uthatobasidium fusisporum* (J. Schröt.) Donk, Fungus 26(1–4): 22, 1958. — *Thanatephorus fusisporus* (J. Schröt.) Hauerslev et P. Roberts in Knudsen et Hansen, Nordic J. Bot. 16 (2): 218, 1996; *Zygodesmus limonisporus* Ellis et Everh., Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 43 (1): 87, 1891 [ut ‘*limoniisporus*’].

Базидиальное спороношение гипохноидное, тонкое или довольно толстое, распространяющееся по субстрату, вначале прерывистое и ватообразной консистенции, под конец войлочно-пелликулярной консистенции, вначале белые, затем кремовые, под конец серовато-изабелловые до светло-охряных. Гименофор гладкий, гипохноидный, вначале прерывистый, затем сплошной. Край пленевидный, в зрелом возрасте фертильный, переходящий в войлочную подстилку, светлее гименофора.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пряжек, ветвящиеся преимущественно под пря-

Таблица 2. Документированные находки *Rhizoctonia fusispora* на территории России по материалам гербария БИН РАН (LE F)

Регион	Коллектор, год	Гербарный номер
Архангельская обл.	В.М. Коткова, 2008	LE 257448, LE 259144
Брянская обл.	С.В. Волобуев, 2012	LE 295311
Воронежская обл.	В.М. Коткова, 2017	LE 310987
Калининградская обл.	В.М. Коткова, 2010	LE 268922
Ленинградская обл.	В.М. Коткова, 2014	LE 301832
Республика Крым	В.М. Коткова, 2003	LE 214186
Орловская обл.	В.М. Коткова, 2009	LE 268661
“ ”	С.В. Волобуев, 2012	LE 292077

ным углом, в субгимении короткоклеточные, тонкостенные, гиалиновые, 4–10(15) мкм в диам., в подстилке длинноклеточные, светло-охряные, 4–10 мкм в диам., с отчетливо утолщенными стенками и редким ветвлением. Цистид нет. Базидии эллипсоидальные, 15–30 × 10–15 мкм, с четырьмя стеригмами 7–12 мкм дл. или неустановившимся числом стеригм, без пряжки у основания. Базидиоспоры веретеновидные, каплевидные или лимоновидные, с выраженным рубцом, 10–15 × 8–10 мкм, с мелкозернистой цитоплазмой, гиалиновые, желтоватые до охряно-изабелловых, в зрелом состоянии с выраженными стенками, неамилоидные; прорастают вторичными баллистоспорами.

Известен как сапротроф на детрите и коре ряда древесных пород: *Abies alba*, *Juniperus nana*, *Pinus pinea*, *Taxus baccata*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus pedunculata*. В России обнаружен на *Acer platanoides*, *Corylus avellana*, *Larix sibirica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*. Космополитный вид с bipolarной тенденцией в распространении. Распространение в России: Архангельская обл. (Ezhov, 2013; гербарий LE — см. табл. 2); Брянская обл. (Popov, Volobuev, 2014; гербарий LE — см. табл. 2); Воронежская обл. (Kotkova et al., 2018; гербарий LE — см. табл. 2); Калининградская обл. (Kotkova, 2011; гербарий LE — см. табл. 2); Кировская обл. (Stavishenko, Luginina, 2015); Республика Коми (Viner, 2015); Республика Крым (гербарий LE — см. табл. 2); Ленинградская обл. (Popov et al., 2007; гербарий LE — см. табл. 2); Орловская обл. (Volobuev, 2015; гербарий LE — см. табл. 2); Санкт-Петербург (Bondartseva et al., 2014); Тверская обл. (Viner et al., 2016).

4. *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn, Ann. Sper. Agr., N.S.: 224, 1858. — *Pellicularia solani* (J.G. Kühn) Exner, Mycologia 45 (5): 717, 1953. — *Moniliopsis solani* (J.G. Kühn) R.T. Moore, Mycotaxon 29: 95, 1987; *Rhizoctonia napaee* Westend. et Wallays, Herb. Crypt. Belg. 5: 225, 1846 [ut ‘napaeae’]; *Hypochnus cucumeris* A.B. Frank, Ber. Dt. Bot. Ges. 1: 62, 1883. — *Thanatephorus cucumeris* (A.B. Frank) Donk, Reinwardtia 3: 376, 1956; *Rhizoctonia betae* Eidam, Jber. Schles. Ges. Vaterl. Kultur 65: 261, 1887; *Hypochnus solani* Prill. et Delacr., Bull. Soc. Mycol. France 7: 220, 1891. — *Corticium solani* (Prill. et Delacr.) Bourdot et Galzin, Bull. Soc. Mycol. France 27 (2): 248, 1911. — *Botryobasidium solani* (Prill. et Delacr.) Donk, Bull. trimest. Soc. Mycol. France 27: 248, 1931. — *Ceratobasidium solani* (Prill. et Delacr.) Pilát, Česká Mykol. 11 (2): 81, 1957; *Hypochnus filamentosus* Pat. in Pat. et Lagerheim, Bull. Soc. Mycol. France 7: 163, 1891. — *Pellicularia filamentosa* (Pat.) D.P. Rogers, Farlowia 1 (1): 113, 1944. — *Ceratobasidium filamentosum* (Pat.) L.S. Olive, Am. J. Bot. 44 (5): 431, 1957; *Rhizoctonia fusca* Rostr., Sygdomme hos landbrugsplanter foraaarsagede af snyltesvampe: 125, 1893; *Pachysterigma griseum* Racib., Parasit. Alg. Pilze Java’s 1: 30, 1900 [ut ‘grisea’]. — *Tulasnella grisea* (Racib.) Sacc. et P. Syd., Syll. Fung. 16: 203, 1902; *Hypochnus sasakii* Shirai, Bot. Mag., Tokyo 20: 319, 1906. — *Corticium sasakii* (Shirai) H. Matsumoto, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 13(2–3): 119, 1934. — *Pellicularia sasakii* (Shirai) S. Ito, Mycol. Fl. Japan 2 (4): 107, 1955. — *Thanatephorus sasakii* (Shirai) C.C. Tu et Kimbr., Bot. Gaz. 139: 457, 1978; *Moniliopsis aderholdii* Ruhland, Arb. Biol. Bund Anst. Land-u. Forstw. 6: 76, 1908. — *Rhizoctonia aderholdii* (Ruhland) Marchion., Izv. Turkmensk. Fil. Akad. Nauk SSSR, (2): 46, 1945; *Sclerotium irregularare* I. Miyake, J. Coll. Agric. imp. Univ. Tokyo 2: 265, 1910; *Rhizoctonia potomacensis* Wollenw., Ber. Dt. bot. Ges. 31: 30, 1913; *Rh. dimorpha* Matz, J. Dept. Agric. Porto Rico 5: 20, 1921; *Rh. macrosclerotia* Matz, J. Dept. Agric. Porto Rico 5: 19, 1921; *Rh. melongenae* Matz, J. Dept. Agric. Porto Rico 5: 29, 1921; *Corticium praticola* Kotila, Phytopathology 19: 1065, 1929. — *Pellicularia praticola* (Kotila) Flentje, Trans. Brit. Mycol. Soc. 39 (3): 353, 1956. — *Ceratobasidium praticola* (Kotila) L.S. Olive, Am. J. Bot. 44(5): 431, 1957. — *Thanatephorus praticola* (Kotila) Flentje, Aust. J. Bot. 16: 451, 1963; *Rhizoctonia gossypii* Forsten., Phytopath. Z. 3: 385, 1931; *Rh. borealis* J.T. Curtis, Am. J. Bot. 26: 393, 1939; *Corticium areolatum* Stahel, Phytopathology 30(2): 129, 1940; *Thanatephorus corchori* C.C. Tu, Y.H. Cheng et Kimbr., Mycologia 69(2): 411, 1977.

Базидиальное спороношение гипноидное, тонкое или иногда утолщенное, распространяющееся по субстрату, вначале плесневидное, прерывистое и ватообразной консистенции, под конец войлочное, пелликулярной консистенции, вначале белого цвета (часто поблескивающее), затем кремовое (часто с розоватым оттенком), под конец цвета кожи или древесины. Гименофор гладкий, гипно-

идный, вначале прерывистый, затем сплошной. Край паутинистый или плесневидный, стерильный, переходящий в рыхлую подстилку, светлее гименофора. Стерильный мицелий беловато-кремовый, плесневидный или войлочный. Склероции нерегулярной формы, вначале более или менее гемисферические, затем сливающиеся в корковидные образования неправильных очертаний.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пряжек, ветвящиеся под прямым углом и более или менее вздутые, 4.5–14 (18) мкм в диам., в субгимениальной зоне тонкостенные и с сильно вздутыми сегментами (нередко “крестовидные клетки” в местах ветвлений), в подстилке и стерильном мицелии более длинноклеточные, нередко монилиоидные, с более выраженной, стенкой и пигментацией, особенно старые гифы воздушного мицелия (пигментация золотисто-коричневатая до винно-буровой). В склероциях обильны вздуемые до 22 мкм шириной “боченковидные клетки”, образующие *textura globularis*. Цистид нет. Базидии короткоцилиндрические или боченковидные, 10–25 × 8–13 мкм, с четырьмя стергимами 3–20 мкм дл., без пряжки у основания. Базидиоспоры эллипсоидальные или удлиненно-эллипсоидальные, с оттянутым апикальным и небольшим рубцом, неравнобокие, (6) 7–12.5 × 4–7.5 мкм, гиалиновые, гладкие, тонкостенные, неамилоидные; прорастают вторичными баллистоспорами или почкающимся мицелием.

Развивается на древесине, коре в качестве сапротрофа, но в почве, помимо сапротрофных, проявляет и фитопатогенные свойства. Это один из агентов коричневой пятнистости дерновых трав, полегания проростков пасленовых и хлопчатника, черной парши картофеля, корневой гнили сахарной свеклы, брюшной гнили огурца. Обычно гриб поражает семена растений в почве, но также может распространяться на побеги. Ксомополит. В России в качестве ксиолосапротрофа отмечается на древесном детрите лиственных и хвойных пород, в качестве фитопатогена — на *Allium cepa*, *Barbarea vulgaris*, *Brassica campestris*, *B. juncea*, *B. oleracea*, *Cucumis sativus*, *Cucurbita pepo*, *Lactuca sativa*, *Panax ginseng*, *Solanum tuberosum*.

Уже второе столетие *Rhizoctonia solani* входит в число модельных объектов экспериментальной микологии и интенсивно накапливающийся массив данных довольно быстро обнаруживает односторонность различных попыток формально описать внутривидовую вариабельность этого таксона в качестве субстратспецифичных форм (Schultz, 1936) или анастомозных групп (Parmeter et al., 1969).

Распространение в России: Алтайский край (гербарий LEP — см. табл. 3); Екатеринбург (Shiryayev et al., 2021); Кировская обл. (гербарий LEP — см. табл. 3); Ленинградская обл. (Popov et al., 2007; гербарий LEP — см. табл. 3); Мурманская обл.

Таблица 3. Документированные находки *Rhizoctonia solani* на территории России по материалам гербариев БИН РАН (LE F) и ВИЗР (LEP)

Регион	Коллектор, год	Гербарный номер
Алтайский край	Н.С. Федоринчик, 1966	LEP 104484
Кировская обл.	1928	LEP 104478
Ленинградская обл.	Л.С. Гутнер, 1937	LEP 104479
“ ”	Д.В. Грашенков, 1950	LEP 104428
“ ”	У.У. Расулов, 1954	LEP 104429, LEP 104430
“ ”	У.У. Расулов, 1955	LEP 104431–104435, LEP 104473
“ ”	М.А. Элбакян, 1955	LEP 104431–104435, LEP 104473
Приморский край	М.К. Хохряков, 1954	LEP 104470
Санкт-Петербург	А.С. Бондарцев, 1943	LE 165862
“ ” (Тярлево)	М.К. Хохряков, 1950	LEP 104472
Ставропольский край	А.И. Лобик, 1926	LE 174966

(Isaeva, Khimich, 2011); Владимирская обл. (карточка гербария ВИЗР, указание со ссылкой на Б.П. Мацуевича); Приморский край (гербарий LEP – см. табл. 3); Санкт-Петербург (гербарий LEP – см. табл. 3); Ставропольский край (гербарий LE – см. табл. 3); Якутия (Mukhin, Kotiranta, 2001); Ярославская обл. (Розов, 1896).

Известные в России представители Rhizoctonia s.l. из семейства Helicobasidiaceae (Pucciniomycotina)

Rhizoctonia medicaginis DC., Fl. Franç. Edn 3, 5/6: 111, 1815. → *Helicobasidium purpureum* (Tul.) Pat., Bull. Soc. Bot. France 32: 172, 1885.

Распространение в России: Краснодарский край (Н.Н. Воронихин, 1912, LEP 104464).

Rhizoctonia violacea Tul. et C. Tul., Fungi hypog.: 188, 1851. → *Helicobasidium purpureum* (Tul.) Pat., Bull. Soc. Bot. France 32: 172, 1885.

Распространение в России: Воронежская обл. (Говорков, LEP 104448); Омская обл. (Murashkin-kiy, 1932); Санкт-Петербург (Naumov, 1925; Куприянов, 1948, LEP 104441); Тамбовская обл. (Т. Пушкина, LEP 104447).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новая концепция рода *Rhizoctonia* с включением большинства или даже всех представителей рода *Ceratobasidium* еще не получила широкого практического освоения микологами-флористами и экспериментальными микологами. Она вносит большую определенность в понимание рода, представляющего собой предел “рационализации” типохноидных спороножений *Cantharellales* (быстро обновляющиеся крупные кластеры базидий, функционирующие как своеобразные конидиеносцы, быстро нарастающие гифы без пряжек, тенденции к меланизации воздушного мицелия) и характеризующегося широкой дифференциацией способов освоения субстрата и трофической пластичностью. Такое понимание рода связано и с рядом нерешенных вопросов.

1. До сих пор требует молекулярного тестирования тип рода *Ceratobasidium* (*C. calosporum*). Если не только ультраструктурные, но и молекулярные данные подтверждают его принадлежность *Auriculariales*, то для остающейся в *Cantharellales* группы с центральным родом *Rhizoctonia* потребуется описание нового семейства.

2. Требуется большая работа по первичной идентификации хранящихся в Генбанке многочисленных нуклеотидных последовательностей, обозначенных как *Ceratobasidium* sp. и *Thanatephorus* sp. – получение в соответствующих культурах базидиального спороножения. Это поможет в дальнейшем оценить степень межвидовой и внутривидовой дивергенции видовых комплексов.

3. Более точная оценка степени дивергенции требуется, прежде всего, для филогенетических линий в комплексах “*Ceratobasidium cornigerum*” – *Rhizoctonia goodyerae-repentis* – *Rh. fragariae* и собственно *Rh. solani*. До проведения подобной работы в комплексе *Rh. fusispora* требуется также накопление достаточного количества нуклеотидных последовательностей.

4. Большего внимания микофлористов, занимающихся *Cantharellales*, требуют такие жизненные формы, как травы и лианы, открывающие специфические ниши для целого ряда интересных видов, в частности, из рода *Rhizoctonia*.

Авторы благодарны директору ВИЗР Ф.Б. Ганнибалу за любезное предоставление возможности работы в гербарии LEP. Работа выполнена в рамках государственного задания БИН РАН “Биоразнообразие и пространственная структура сообществ грибов и миксомицетов в природных и антропогенных экосистемах” (АААА-А19-119020890079-6). Работа полностью выполнена на оборудовании Центра коллективного пользования научным оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (ЦКП БИН РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bondartseva M.A., Kotkova V.M., Zmitrovich I.V. et al.* Aphylloroid and heterobasidiomycetous fungi of Peter the Great Botanical Garden of Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (St. Petersburg). In: Botany: history, theory, practice (on the 300th anniversary of the founding of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences): Proceedings of the International Scientific Conference, 2014, pp. 23–30 (in Russ.).
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V.* The genus *Botryobasidium* in Russia. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2018. V. 52 (4). P. 231–242.
<https://doi.org/10.1134/S0024114818040034> (in Russ.).
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V.* The genus *Sistotrema* in Russia. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2020a. V. 54. № 1. P. 3–15. <https://doi.org/> (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. № 6. P. 414–425 (in Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0026364820060045>
- Christiansen M.P.* Danish resupinate fungi. Part 1. *Ascomyctes* and *Heterobasidiomycetes*. *Dansk Bot. Ark.* 1959. V. 19. P. 1–55.
- Cizek K., Pouzar Z.* A new European species of the genus *Thanatephorus* subgen. *Ypsilonidium* (*Corticiaceae*). *Ceská Mykol.* 1992. V. 46. P. 62–66.
- Donk M.A.* Notes on resupinate fungi II. The tulasnelloid fungi. *Reinwardtia*. 1956. V. 3. P. 363–379.
- Eriksson J., Ryvarden L.* The *Corticiaceae* of North Europe. V. 2. *Fungiflora*, Oslo, 1973.
- Ezhov O.N.* Aphylloraceous fungi of Arkhangelsk Region. *Ekaterinburg*, 2013 (in Russ.).
- Gannibal F.B., Pilshchikova N.S.* Modern taxonomy of fungi of the genus *Rhizoctonia* sensu lato. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016. V. 50. № 2. P. 75–88.
- Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C. et al.* Dictionary of the Fungi. 8th ed. Wallingford, Oxford, 1995.
- 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>
- Isaeva L.G., Khimich Yu.R.* A catalogue of aphylloroid fungi of the Murmansk Region. Apatity, 2011 (in Russ.).
- Jackson H.S.* Studies of Canadian *Thelephoraceae* IV. *Corticium anceps* in North America. *Can. J. Bot.* C. 1949. V. 27. P. 241–252.
- Jülich W.* Higher taxa of *Basidiomycetes*. *Bibltheca Mycol.* 1982. V. 85. P. 1–485.
- Kotiranta H., Saarenoksa R.* *Ceratobasidium* and *Oliveonia* (*Basidiomycota, Aphyllorales*) in Finland. *Annales Botanici Fennici*. 2005. V. 42 (4). P. 237–245.
- Kotkova V.M.* New data on aphylloraceous fungi of Kaliningrad Region. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2011. V. 45 (2). P. 134–141 (in Russ.).
- Kotkova V.M., Kolganikhina G.B., Detinova N.N.* New mycological records for regions of Russia. 2. Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2018. V. 52 (2). P. 373–378 (in Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.373>
- Lamarek J.B., De Candolle A.P.* Flore Françaises. Edn 3. Paris, 1815.
- Martin G.W.* New or noteworthy tropical fungi IV. *Lloydia*. 1948. V. 11. P. 111–122.
- 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.
- Malysheva V.F., Malysheva E.F.* Higher basidiomycetes in forest and meadow ecosystems of Zhiguli. KMK, Moscow, SPb., 2008 (in Russ.).
- 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>
- Mukhin V.A., Kotiranta H.* Biodiversity and structure of arctic ruderal communities of xylobiont basidiomycetes. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2001. V. 35. № 2. P. 19–25 (in Russ.).
- Murashkinskiy K.E.* New diseases of cultivated plants in Western Siberia. *Trudy Omskogo instituta selskogo khozyaystva imeni S.M. Kirova*. 1932. № 6. P. 20 (in Russ.).
- Naumov N.A.* Diseases of garden plants in 1923–24. in *Detskoye Selo. Zashchita rasteniy ot vrediteley*. 1925. № 4–5. P. 243 (in Russ.).
- 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>
- Oniki M., Ogoshi A., Araki T.* *Ceratobasidium setariae*, *C. cornigerum*, and *C. gramineum*, the teleomorphs of the pathogenic binucleate rhizoctonia fungi from grassaceous plants. *Trans. Mycol. Soc. Japan*. 1986. V. 27. P. 147–158.
- Parmeter J.R., Sherwood R.T., Platt W.D.* Anastomosis grouping among isolates of *Thanatephorus cucumeris*. *Phytopathology*. 1969. V. 59. P. 1270–1278.
- Perevedentsev V.M., Stepanova N.T.* Materials to the study of aphylloraceous fungi in forest ecosystems of the Central Kama region. Report 2. In: I.A. Selivanov (ed.). *Mycozhiza and other forms of consortive interactions in nature*. Perm, 1981. P. 106–114 (in Russ.).
- Popov E.S., Morozova O.V., Kotkova V.M. et al.* Preliminary list of fungi and myxomycetes of Leningrad Region. Treeart Llc., SPb., 2007. 56 p.
- Popov E.S., Volobuev S.V.* New data on wood-inhabiting macromycetes of key protected natural areas of the South-West Chernozemye. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. V. 48 (4). P. 231–239 (in Russ.).
- Roberts P.* *Rhizoctonia*-forming fungi – a taxonomic guide. The Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew, 1999.
- Rogers D.P.* Notes on the lower *Basidiomycetes*. *Univ. Iowa Stud. Nat. Hist.* 1935. V. 17. P. 3–43.
- Rozov A.A.* Fungal diseases of cultivated plants of Yaroslavl and Rostov districts. Rostov-Yaroslavsky, 1896.
- Schultz H.* Vergleichende Untersuchungen zur Okologie, Morphologie und Systematik des Vermehrungspilzes. *Abr. Biol. Reichsanst. Land-u Forstwirtsch. Berl.* 1936. V. 22. P. 1–41.

- Shiryaev A.G., Zmitrovich I.V., Shiryaeva 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/10.31857/S0026364821050093>
- Stalpers J., Redhead S., May T.W. et al.* Competing sexual-aseexual generic names in *Agaricomycotina* (*Basidiomycota*) with recommendations for use. *IMA Fungus*. 2021. V. 12. № 22. P. 1–31.
<https://doi.org/10.1186/s43008-021-00061-3>
- Stavishenko I.V., Luginina E.A.* Aphyllophoroid fungi of the Bylina protected area (Kirov Region). *Bulleten Udmurtskogo gosudarstvennogo universiteta, seriya Biologiya, nauki o Zamle*. 2011. (3). P. 36–41 (in Russ.).
- Viner I.A.* Polyporoid and corticioid basidiomycetes in pristine forests of the Pechora-Ilych Nature Reserve, Komi Republic, Russia. *Folia Cryptogamica Estonica*. 2015. Fasc. 52. P. 81–88.
<https://doi.org/10.12697/fce.2015.52.10>
- Viner I.A., Schigel D.S., Kotiranta H.* New occurrences of aphyllophoroid fungi (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) in the Central Forest State Biosphere Nature Reserve, Tver Region, Russia. *Folia Cryptogamica Estonica*. 2016. V. 53. P. 81–91.
<https://doi.org/10.12697/fce.2016.53.10>
- Volobuev S.V.* Aphyllophoroid fungi of the Oryol Region: Taxonomical composition, distribution, ecology. Lan, Moscow, SPb., 2015 (in Russ.).
- Volobuev S.V., Arzhenenko A.S., Bolshakov S.Yu. et al.* New data on aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) in forest-steppe communities of the Lipetsk Region, European Russia. *Acta Mycologica*. 2018. V. 53 (2). P. 1–15.
<https://doi.org/10.5586/am.1112>
- Warcup J.H., Talbot P.H.B.* Perfect states of *Rhizoctonias* associated with orchids II. *New Phytol*. 1971. V. 70. P. 35–40.
- Warcup J.H., Talbot P.H.B.* Perfect states of *Rhizoctonias* associated with orchids III. *New Phytol*. 1980. V. 86. P. 267–272.
- 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>
- Бондарцева М.А., Коткова В.М., Змитрович И.В. и др.* (Bondartseva et al.) Афиллофороидные и гетеробазидиальные грибы Ботанического сада Петра Великого ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) // Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук): Труды Международной научной конференции. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ ЛЭТИ, 2014. С. 23–30.
- 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.
- Волобуев С.В.* (Volobuev) Афиллофороидные грибы Орловской области: Таксономический состав, распространение, экология. СПб.; М.: Лань, 2015. 304 с.
- Ганнибал Ф.Б., Пильщикова Н.С.* (Gannibal, Pilshchikova) Современная систематика грибов рода *Rhizoctonia* sensu lato // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 2. С. 75–88.
- Ежов О.Н.* (Ezhov) Афиллофоровые грибы Архангельской области. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 276 с.
- Исаева Л.Г., Химич Ю.Р.* (Isaeva, Khimich) Каталог афиллофороидных грибов Мурманской области. Апатиты: изд-во Кольского научного центра РАН, 2011. 68 с.
- Коткова В.М.* (Kotkova) Новые данные об афиллофоровых грибах Калининградской области // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 2. С. 134–141.
- Коткова В.М., Колганихина Г.Б., Детинова Н.Н.* (Kotkova et al.) Новые микологические находки для регионов России. 2. Новости систематики низших растений. 2018. Т. 52 (2). С. 373–378.
- Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф.* (Malysheva, Malysheva) Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей. М.; СПб.: КМК, 2008. 242 с.
- Мурашкинский К.Е.* (Murashkinskiy) Новые болезни культурных растений Западной Сибири // Тр. Омск. ин-та сельского хозяйства им. С.М. Кирова. 1932. № 6. С. 20.
- Мухин В.А., Котиранта Х.* (Mukhin, Kotiranta) Биологическое разнообразие и структура арктических рудеральных сообществ ксиlobionтных базидиальных грибов // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. № 2. С. 19–25.
- Наумов Н.А.* (Naumov) Болезни огородных растений за 1923–24 гг. в Детском Селе // Защита растений от вредителей. 1925. № 4–5. С. 243.
- Переведенцев В.М., Степанова Н.Т.* (Perevedentsev, Stepanova) Материалы к изучению афиллофоровых грибов лесных экосистем Центрально-Камского района. Сообщение 2 // И.А. Селиванов (ред.). Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1981. С. 106–114.
- Попов Е.С., Волобуев С.В.* (Popov, Volobuev) Новые данные о деревообитающих макромицетах ключевых охраняемых природных территорий Юго-Западного Нечерноземья // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 4. С. 231–239.
- Розов А.А.* (Rozov) Грибные болезни культурных растений Ярославского и Ростовского уездов. Ростов-Ярославский, 1896. 18 с.
- Ставишенко И.В., Лугинина Е.А.* (Stavishenko, Luginina) Афиллофоровые грибы Государственного природного заказника “Былина” (Кировская область) // Вестник Удмуртского ГУ. Серия Биология, Науки о Земле. 2011. № 3. С. 36–41.

The Genus *Rhizoctonia* (*Cantharellales*) in Russia**M. A. Bondartseva^{a,#} and I. V. Zmitrovich^{a,##}**^a *Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*[#]*e-mail: bondartseva@mail.ru*^{##}*e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru*

The present paper summarizes data on the distribution of *Rhizoctonia* fungi in Russia. The taxonomical history of the genus is considered and its morphological characterization is carried out. This genus includes representatives of the widely accepted in the second half of the XX century genera *Thanatephorus* and *Ceratobasidium*. For Russia, a total of 4 species of the genus are currently known. A key for their identification, original morphological descriptions of species, an annotated list with data on substrates, habitat conditions and distribution over the territory of Russia are presented. The list was compiled taking into account our own data, herbarium materials and bibliographical sources.

Keywords: cantharelloid clade, distribution on Russia, identification key, taxonomy

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.28 : 632.4 (470.54)

NEW FINDS OF PHYLLOTROPHIC PLANT PATHOGENIC MICROFUNGI
IN EKATERINBURG CITY AND ITS SUBURBS

© 2021 г. Т. С. Bulgakov^{1,*} and А. Г. Shiryaev^{2,**}

¹ Federal Research Centre the Subtropical Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 354002 Sochi, Russia

² Institute 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 18, 2021; revised May 18, 2021; accepted May 22, 2021

According the research results, 63 new species of plant pathogenic microfungi developing on leaves of vascular plants were recorded in Ekaterinburg city and its suburbs. Two species, *Alternaria obtusa* and *Ramularia bergeniae*, were firstly registered in Russia; 14 of 63 new recorded species (22.2%) could be considered as alien species for Sverdlovsk Region.

Keywords: alien species, biodiversity, invasions, Urals, urban ecology

DOI: 10.31857/S0026364821060064

INTRODUCTION

Sverdlovsk Region has long-term history of mycological researches, so the local mycobiota can be considered as the best studied of the Urals and one of the best studied in Russia (Demidova, 1960). However, the information on plant pathogenic microfungi in Ekaterinburg City and Sverdlovsk Region is very poor, because the mycological researches did not included this group of fungi, excluding some rusts (Tranzschel, 1939), powdery mildews (Karelina, 2017), and some most important fungal pathogens of wide-cultivated food plants (Zambin et al., 1962).

The objective of the work is to study the diversity of plant pathogenic microfungi in Ekaterinburg and its suburbs, primarily phyllopathic species – developing on plant leaves and causing various plant diseases such as leaf spots, scabs, anthracnoses, rusts, powdery and downy mildews.

MATERIALS AND METHODS

Ekaterinburg City is located in the south boreal subzone, near the border of European and Asian parts of Russia. The average annual temperature over the past ten years has varied in the range of 2.8–3.6°C and the amount of precipitation consists 480–560 mm per year (Fick, Hijmans, 2017).

In the present work, we study plant pathogenic microfungi that develop only on live and dying leaves. The materials for the study were generative fungal structures on leaf specimens of affected wild-growing and cultivated plants. The majority of the specimens were collected by A.G. Shiryaev in Ekaterinburg and Sverd-

lovsk Region in 2020, and several specimens were collected by O.I. Shalunova in 2014–2017. The identification of the fungal species was carried out by light microscopy of temporary preparations according to standard methods (Kirai et al., 1974; Blagoveshchenskaya, 2015), a number of special keys, atlases and monographs were used to determinate the species belonging of the identified fungi (Kuprevich, Ulyanishchev, 1975; Ulyanishchev, 1978; Sutton, 1980; Novotelnova, Pystina, 1985; Butin, 1989; Karatygin, 2002; Khokhryakov et al., 2003; Braun, Cook, 2012; Blagoveshchenskaya, 2015), as well as some additional publications devoted to the study and taxonomical revision of the particular fungal taxa: *Erysiphaceae* (Braun et al., 2018, 2019; Bradshaw et al., 2020; Qiu et al., 2020; Schmidt, Braun, 2020; Darsaraei et al., 2021), *Mycosphaerellaceae* (Quaedvlieg et al., 2013; Verkley et al., 2013; Videira et al., 2017), and *Polystigmataceae* (Bundhun et al., 2019). The collected specimens were 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).

The identification of plant species was carried out according to the “Key to vascular plants of the Middle Urals” (1994). The species belonging of introduced plants in the collections were determined according to the data of employees of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

RESULTS

The following annotated list contains the names of fungal species given according to the Mycobank nomenclatural database (2021), whereas the plant names are given according to the "Catalogue of Life" nomenclatural database (Roskov et al., 2021). The fungal species are arranged in alphabetical order. The species new for Sverdlovsk Region are marked with asterisk.

The species annotation is given in the following sequence: currently accepted species name (most often used synonyms are given in parentheses); host plant name (with plant family name in parentheses); the locations of collections in the Ekaterinburg city: BG – The Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; GES – The gardens near the railway station "Ekaterinburg-Sortirovochnyy"; BUM – Botanichesky urban microdistrict; SFP – Shartashsky forest park; other locations outside of Ekaterinburg city are given without abbreviations; date of collection; collection number; collector (if not A.G. Shiryaev); native species (NS) or alien species (AS) for the Sverdlovsk Region (Desprez-Loustau, 2009; Farr, Rossman, 2021). All specimens are kept in the fungarium of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ekaterinburg [SVER (F)].

Albugo candida (Pers. ex J.F. Gmel.) Roussel – *Armoricaria rusticana* G. Gaertn., B. Mey. et Scherb. (Brassicaceae): GES, private vegetable garden, 27.09.2020, SVER (F) 96561. NS.

Alternaria alternata (Fr.) Keissl. (A) – *Dahlia × cultorum* Thorsrud et Reisaeter (Asteraceae): GES, private garden, flowerbed, 29.09.2020, SVER (F) 96591. NS.

**A. obtusa* B.W. Ferreira et R.W. Barreto [= *Acroconidiella tropaeoli* (T.E.T. Bond) J.C. Lindq. et Alippi, = *Heterosporium tropaeoli* T.E.T. Bond] (A) – *Tropaeolum majus* L. (Tropaeolaceae): BG, flowerbed, 29.09.2020, SVER (F) 96592; GES, private garden, flowerbed, 23.09.2020, SVER (F) 96593. AS.

A. solani Sorauer (A) – *Capsicum annuum* L. (Solanaceae): GES, private vegetable garden, 18.09.2020, SVER (F) 96594; *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae): BUM, private vegetable garden, 30.09.2020, SVER (F) 96595. NS.

Asteroma padi DC. (A) – *Prunus padus* L. (Rosaceae): SFP, forest edge, 25.07.2020, SVER (F) 96672. NS.

Asteromella ovata Thüm. (A) – *Menispermum dauricum* DC. (Menispermaceae): BG, arboretum, 25.09.2020, SVER (F) 96597; ibid., 14.10.2020, SVER (F) 96598. AS.

Aureobasidium nigricans (Atk. et Edgerton) W.B. Cooke [= *Kabatiella nigricans* (G.F. Atk. et Edgerton) Karak.] (A) – *Vicia cracca* L. (Fabaceae): BG, park, 17.09.2020, SVER (F) 96690; GES, ruderal vegetation, 29.09.2020, SVER (F) 96693; Sverdlovsk Region, Shalinsky district, near Chusovaya river, forest, meadow, 19.07.2020, SVER (F) 96567. NS.

Blumeriella jaapii (Rehm) Arx [= *Coccomyces hiemalis* B.B. Higgins] (A+) – *Prunus padus* L. (Rosaceae): SFP, forest edge, 25.07.2020, SVER (F) 96599. NS.

Botrytis paeoniae Oudem. (A) – *Paeonia lactiflora* Pall. (Paeoniaceae): BG, flowerbed, 27.09.2020, SVER (F) 96668. AS.

Cercospora hydrangeae Ellis et Everh. (A) – *Hydrangea paniculata* Siebold (Hydrangeaceae): BG, arboretum, 14.10.2020, SVER (F) 96569. AS.

Colletotrichum gloeosporioides (Penz.) Penz. et Sacc. (A) – *Dioscorea caucasica* Lipsky (Dioscoreaceae): BG, arboretum, 27.09.2020, SVER (F) 96675. NS.

Coniella diplodiella (Speg.) Petr. et Syd. (A) – *Vitis amurensis* Rupr. (Vitaceae): BG, arboretum, 10.09.2017, SVER (F) 96674, O.I. Shalunova. AS.

Cumminsiella mirabilissima (Peck) Nannf. [= *C. sanguinea* (Peck) Arthur] (II) – *Berberis aquifolium* Pursh (= *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt.) (Berberidaceae): BG, arboretum, 04.11.2020, SVER (F) 96683. AS.

Didymella viburnicola (Oudem.) Qian Chen et L. Cai [= *Phyllosticta opuli* Sacc.] (A) – *Viburnum opulus* L. (Adoxaceae): BG, arboretum, 04.10.2020, SVER (F) 96588. NS.

Diplocarpon mespili (Sorauer) B. Sutton (A+) – *Crataegus monogyna* Jacq. (Rosaceae): BUM, block park, 11.07.2020, SVER (F) 96600. NS.

Drepanopeziza ribis (Kleb.) Höhn. [= *Gloeosporidiella ribis* (Lib.) Petr.] (A+) – *Ribes uva-crispa* L. (= *R. grossularia* L.) (Grossulariaceae): GES, private garden, 04.10.2020, SVER (F) 96601. AS.

Erysiphe adunca (Wallr.) Fr. s. str. (H) – *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov (Salicaceae): BG, arboretum, 16.10.2020, SVER (F) 96602. NS.

E. aquileiae var. *ranunculi* (Grev.) R.Y. Zheng et G.Q. Chen (A+) – *Clematis mandshurica* Rupr. (Ranunculaceae): BG, коллекции, 03.08.2020, SVER (F) 96605; *Actonitum lycoctonum* L. (Ranunculaceae): BG, flowerbed, 06.07.2020, SVER (F) 96606; GES, private garden, flowerbed, 14.07.2020, SVER (F) 96607; *Clematis* sp. (Ranunculaceae): BG, arboretum (near greenhouse), 14.10.2020, SVER (F) 96608. NS.

E. baemulari (Magnus) U. Braun et S. Takam. (A+) – *Vicia cracca* L. (Fabaceae): BG, meadow, 17.09.2020, SVER (F) 96609. NS.

E. convolvuli DC. var. *calystegiae* U. Braun (H) – *Calystegia sepium* (L.) R. Br. (Convolvulaceae): BG, ruderal vegetation, 17.09.2020, SVER (F) 96614; ibid., 28.09.2020, SVER (F) 96615. NS.

E. cruchetiana S. Blumer (H) – *Lathyrus pratensis* L. (Fabaceae): Sverdlovsk Region, Shalinsky district, near Chusovaya river, meadow, 09.07.2020, SVER (F) 96618. NS.

E. ehrenbergii (Lév.) U. Braun, M. Bradshaw et S. Takam. [= *E. lonicerae* DC. var. *ehrenbergii* (Lév.) U. Braun et S. Takam.] (H) – *Lonicera caucasica* Pall. (Caprifoliaceae): BUM, block park, 22.07.2020, SVER (F) 96619. NS.

E. necator Schwein. (A+) – *Vitis vinifera* L. (Vitaceae): BG, arboretum, 10.09.2017, SVER (F) 96622, O.I. Shalunova. AS.

E. salicis DC. (H) – *Salix viminalis* L. (Salicaceae): BG, arboretum, 03.08.2020, SVER (F) 96623. NS.

E. trifoliorum (Wallr.) U. Braun (A+) – *Trifolium pratense* L. (Fabaceae): GES, private garden, 03.08.2020, SVER (F) 96624. NS.

E. viburni Duby (A+) – *Viburnum lantana* L. (Adoxaceae): GES, private garden, 30.09.2020, SVER (F) 96629. NS.

Golovinomyces asperifoliorum (Grev.) U. Braun et H.D. Shin (A+) – *Symphytum officinale* L. (Boraginaceae): BG, arboretum, 30.09.2020, SVER (F) 96630; ibid., 20.10.2020, SVER (F) 96631. NS.

G. asterum var. *solidaginis* U. Braun (A+) – *Solidago gigantea* Aiton (Asteraceae): BUM, ruderal vegetation, 29.09.2020, SVER (F) 96634; ibid., 01.10.2020, SVER (F)

96635; *S. canadensis* L. (Asteraceae): BG, flowerbed, 24.09.2020, SVER (F) 96636. AS.

G. bolayi S. Takam., Lebeda et M. Götz (A+) – *Lactuca serriola* L. (Asteraceae): GES, ruderal vegetation, 30.09.2020, SVER (F) 96637. NS.

G. latisporus (U. Braun) P.L. Qiu et S.Y. Liu (A+) – *Helianthus tuberosus* L. (Asteraceae): BG, flowerbed, 08.10.2020, SVER (F) 96640. AS.

G. longipes (Noordel. et Loer.) L. Kiss (A+) – *Petunia × hybrida* (Hook.) Vilm. (Solanaceae): BG, flowerbed, 28.09.2020, SVER (F) 96641. NS.

G. montagnei U. Braun (H) – *Centaurea* sp. (Asteraceae): BG, flowerbed, 08.08.2020, SVER (F) 96642; *Psephellus dealbatus* (Willd.) K. Koch (Asteraceae): BG, flowerbed, 05.10.2020, SVER (F) 96643; *Psephellus dealbatus* (Willd.) K. Koch (Asteraceae): BG, flowerbed, 28.09.2020, SVER (F) 96644. NS.

Neoerysiphe galeopsidis (DC.) U. Braun (H) – *Lamium album* L. (Lamiaceae): BG, park, 04.10.2020, SVER (F) 96647; ibid., 20.10.2020, SVER (F) 96647. NS.

Ophiognomonia intermedia (Rehm) Sogonov [= *Gloeosporium betulae* Westend.] (A+) – *Betula pubescens* Ehrh. (Betulaceae): BG, arboretum, 04.11.2020, SVER (F) 96673. NS.

Paracercosporidium microsorum (Sacc.) U. Braun, C. Nakash., Videira et Crous [= *Cercospora microsora* Sacc.] (A) – *Tilia cordata* Mill. (Malvaceae): BUM, block park, 25.10.2020, SVER (F) 96570. NS.

Phaeoseptoria longispora (Bondartsev) Vasyag. [= *Septoria longispora* Bondartsev] (A) – *Convolvulus arvensis* L. (Convolvulaceae): GES, ruderal vegetation, 29.09.2020, SVER (F) 96590. NS.

Phloeospora ulmi (Fr.) Wallr. [= *Septoria ulmi* Fr.] (A+) – *Ulmus glabra* Huds. (Ulmaceae): BG, arboretum, 01.10.2020, 04.11.2020, SVER (F) 96571. NS.

Phyllosticta ampelicida (Engelm.) Aa (A+) – *Vitis amurensis* Rupr. (Vitaceae): BG, arboretum, 10.09.2017, SVER (F) 96566, O.I. Shalunova. AS.

Plasmopara nivea (Unger) J. Schröt. – *Aegopodium podagraria* L. (Apiaceae): Sverdlovsk Region, Shalinsky district, near Chusovaya river, forest, 19.07.2020, SVER (F) 96563. NS.

P. obducens (J. Schröt.) J. Schröt. – *Impatiens glandulifera* Royle. (Balsaminaceae): BUM, ruderal vegetation, 29.09.2020, SVER (F) 96564. NS.

Podosphaera macularis (Wallr.) U. Braun et S. Takam. (H) – *Humulus lupulus* L. (Cannabaceae): BG, park, 28.09.2020, SVER (F) 96650. NS.

P. mors-uvae (Schwein.) U. Braun et S. Takam. (H) – *Ribes uva-crispa* L. [= *R. grossularia* L.] (Grossulariaceae): BG, arboretum, 14.09.2020, SVER (F) 96652. AS.

P. spiraeae (Sawada) U. Braun et S. Takam. (A+) – *Spiraea chamaedryfolia* L. (Rosaceae): BG, arboretum, 20.10.2020, SVER (F) 96653; GES, private garden, 21.09.2020, SVER (F) 96654; ibid., 28.09.2020, SVER (F) 96655; BUM, block park, 23.09.2020, SVER (F) 96656. NS.

Polystigma fulvum Pers. ex DC. (H) – *Prunus padus* L. (Rosaceae): SFP, forest edge, 25.07.2020, SVER (F) 96678. NS.

Protomyces macrosporus Unger (T) – *Aegopodium podagraria* L. (Apiaceae): GES, ruderal vegetation, 23.09.2020, SVER (F) 96679. NS.

Pseudocercospora vitis (Lév.) Spieg. (A) – *Vitis amurensis* Rupr. (Vitaceae): BG, arboretum, 10.09.2017, SVER (F) 96572, O.I. Shalunova. AS.

Pseudoperonospora humuli (Miyabe et Takah.) G.W. Wilson – *Humulus lupulus* L. (Cannabaceae): BUM, ruderal vegetation, 25.09.2020, SVER (F) 96565. NS.

Puccinia malvacearum Bertero ex Mont. (III) – *Alcea rosea* L. (Malvaceae): BG, flowerbed, 04.10.2020, SVER (F) 96684; *Malva sylvestris* L. (Malvaceae): GES, block park, 18.10.2020, SVER (F) 96685. AS.

**Ramularia bergeniae* Vasjagina (A) – *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch (Crassulaceae): BG, коллекции, 04.10.2020, SVER (F) 96573. NS.

R. lamii Fuckel (A) – *Lamium album* L. (Lamiaceae): GES, ruderal vegetation, 20.10.2020, SVER (F) 96574. NS.

R. major (Unger) U. Braun (A) – *Petasites japonicus* (Siebold et Zucc.) Maxim. (Asteraceae): BG, парк, 04.11.2020, SVER (F) 96575. NS.

R. pratensis Sacc. [= *R. rhei* Allesch.] (A) – *Rheum rhabonticum* L. (Polygonaceae): BG, flowerbed, 14.07.2020, 26.07.2020, SVER (F) 96576. NS.

R. spiraeae Peck (A) – *Spiraea crenata* L. (Rosaceae): BG, arboretum, 30.09.2020, SVER (F) 96577. NS.

Sawadaea bicornis (Wallr.) Homma (A+) – *Acer negundo* L. (Sapindaceae): BUM, block park, 22.07.2020, SVER (F) 96657; BG, arboretum, 14.10.2020, SVER (F) 96658. NS.

Seimatosporium lichenicola (Corda) Shoemaker et E. Müll. (A+) – *Crataegus monogyna* Jacq. (Rosaceae): BUM, block park, 22.07.2020, SVER (F) 96671. NS.

Septoria convolvuli Desm. (A) – *Calystegia pubescens* Lindl. (Convolvulaceae): BG, ruderal vegetation, 28.09.2020, SVER (F) 96695; *Convolvulus arvensis* L. (Convolvulaceae): BG, ruderal vegetation, 30.07.2016, SVER (F) 96578, O.I. Shalunova. NS.

S. cucurbitacearum Sacc. (A) – *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae): BG, greenhouse, 04.08.2015, SVER (F) 96579, O.I. Shalunova; GES, private vegetable garden, 14.07.2020, SVER (F) 96691; ibid., 27.09.2020, SVER (F) 96692.

S. divergens Bubák et Kabát (A) – *Humulus lupulus* L. (Cannabaceae): BG, block park, 10.07.2015, SVER (F) 96580, O.I. Shalunova. NS.

S. dulcamarae Desm. (A) – *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae): BG, ruderal vegetation, 09.07.2014, SVER (F) 96581, O.I. Shalunova. NS.

S. humuli Westend. (A) – *Humulus lupulus* L. (Cannabaceae): BG, block park, 10.07.2016, SVER (F) 96582, O.I. Shalunova. NS.

S. ribis (Lib.) Desm. (A+) – *Ribes rubrum* L. (Grossulariaceae): GES, private garden, 23.09.2020, SVER (F) 96583. NS.

Sphaerulina frondicola (Fr.) Verkley, Quaedvlugt et Crous [= *Septoria populi* Desm.] (H) – *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov (Salicaceae): BUM, block park, 16.10.2020, SVER (F) 96584. NS.

S. neoaceris Crous et Bulgakov (A) – *Acer negundo* L. (Sapindaceae): BG, arboretum, 25.09.2020, SVER (F) 96585; ibid., 04.11.2020, SVER (F) 96586. AS.

S. westendorpii Verkley, Quaedvl. et Crous [= *Septoria rubi* Westend.] (A) – *Rubus caesius* L. (Rosaceae): BG, arboretum, 26.10.2020, SVER (F) 96587. NS.

Venturia pyrina Aderh. (H) – *Pyrus communis* L. (Rosaceae): GES, private garden, 29.09.2020, SVER (F) 96596. NS.

Wilsonomyces carpophilus (Lév.) Adask., J.M. Ogawa et E.E. Butler [= *Clasterosporium carpophilum* (Lév.) Aderh.] (A) – *Prunus cerasus* L. (Rosaceae): GES, private garden, 27.09.2020, SVER (F) 96589. NS.



Fig. 1. Leaf spots caused by *Ramularia bergeniae* on leaves of *Bergenia crassifolia*.

There are 63 species and 3 varieties considered as new records for Sverdlovsk region. So a large number of firstly registered plant pathogenic microfungi can be explained by poor knowledge of this group in Sverdlovsk Region. Many firstly recorded species are widespread in other regions of Russia and other countries of Northern Hemisphere (Farr, Rossman, 2021). However, 14 of 63 new found species (22.2%) could be discussed as alien species for the Sverdlovsk Region, including several poor-known species, such as two ones that are new for Russia: *Alternaria obtusa* (Fig. 1) and *Ramularia bergeniae* (Fig. 2). *Alternaria obtusa* is known in many tropical countries as a pathogen of garden nasturtium (*Tropaeolum majus* L.), but it had not been recorded in Russia until now (Ferreira, Barreto, 2019). *Ramularia bergeniae* is a pathogen causing leaf spot of *Bergenia* spp. in its natural habitat in Kazakhstan (Braun, 1998); the finds of this species are quite expected in many regions of Russia due to wide culture of the host plant species as an ornamental plant.

The interesting fact is the discovery of *Sphaerulina neoaceris* in Ekaterinburg, which was recently described from the Rostov region of Russia (Crous et al., 2020) on live leaves of invasive plant – box elder maple (*Acer negundo*). Apparently, this obligate host plant-associated microfungus can be a quite widespread species in the invasive habitat of *Acer negundo* in Russia. In contrary, native *Plasmopara obducens*, previously known only on *Impatiens noli-tangere* (Novotelnova, Pystina, 1985), was firstly recorded on invasive plant *Impatiens glandulifera*. A similar change of host plants was noted in Moscow Region, where *Plasmopara obducens* have started to infect close-relative invasive plant *Impatiens parviflora* since 2010 (Blagoveshchenskaya, 2017).

The next well-known alien species *Puccinia malvacearum*, was found both on ornamental introduced species and on wild species of *Malvaceae*. This invasive plant pathogenic fungus was unintentionally introduced in Europe (and other continents) from South



Fig. 2. Leaf spots caused by *Alternaria obtusa* on leaves of *Tropaeolum majus*.

America at the end of the 18th century (Desprez-Loustau, 2009); however, until the middle of the 20th century *P. malvacearum* was recorded only in the southern parts of the former USSR (Ukraine, Southern Russia, Caucasus, Central Asia), but not in the Ural macroregion (Tranzschel, 1939; Ulyanishchev, 1978). The second alien new-recorded rust fungus is *Cumminsiella mirabilissima* introduced in the Europe at the beginning of the 20th century from North America (Desprez-Loustau, 2009); it was not registered in Russia until 1940s (Tranzschel et al., 1939), but later became a common species in the central part of European Russia (Kuprevich, Ulyanishchev, 1975). In addition, we note the record of native species *Polystigma fulvum*, which was revised by the specimens from Belarus (Bundhun et al., 2019), and the unclear origin species *Golovinomyces latisporus* – poor-known powdery mildew firstly found and confirmed in Rostov Region of Russia (Qui et al., 2020).

Several previously unknown in the region species – *Coniella diplodiella*, *Erysiphe necator*, *Phyllosticta ampelicida*, and *Pseudocercospora vitis* – were recorded on woody lianas, in particular, on the Amur grape (*Vitis amurensis*) introduced from the Russian Far East; these species are common in regions of vineyard culture (Khokhryakov et al., 2003; Braun, Cook, 2012; Farr, Rossman, 2021).

Authors thanks to O.I. Shalunova for help in the material collecting. Research of A.G. Shiryaev was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

- Blagoveshchenskaya E.Yu.* Invasive plant's fungal affection: the case of *Impatiens parviflora*. Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biology. 2017. V. 122 (2). P. 78–83.
- Blagoveshchenskaya E.Yu.* Phytopathogenic micromycetes: educational keybook. Moscow, 2015 (in Russ.).

- Bradshaw M., Braun U., Götz M. et al.* Taxonomy and phylogeny of the *Erysiphe lonicerae* complex (*Helotiales, Erysiphaceae*) on *Lonicera* spp. Fungal Systematics and Evolution. 2020. V. 7. P. 49–65.
<https://doi.org/10.3114/fuse.2021.07.03>
- Braun U.* A monograph of *Cercosporaella*, *Ramularia* and allied genera (phytopathogenic Hyphomycetes). V. 2. Eching bei Munchen, IHW-Verlag, 1998.
- Braun U., Bradshaw M., Zhao T.-T. et al.* Taxonomy of the *Golovinomyces cynoglossi* complex (*Erysiphales, Ascomycota*) disentangled by phylogenetic analyses and reassessments of morphological traits. Mycobiology. 2018. V. 46 (3). P. 192–204.
<https://doi.org/10.1080/12298093.2018.1509512>
- Braun U., Cook R.T.A.* Taxonomic manual of the *Erysiphales* (powdery mildews). CBS Biodiversity series. V. 11. Utrecht, APS Press, 2012.
- Braun U., Mel'nik V.A.* Cercosporoid fungi from Russia and adjacent countries. Proceedings of the Komarov Botanical Institute. V. 20. St. Petersburg, Russian Academy of Sciences, 2012.
- Braun U., Shin H., Takamatsu S. et al.* Phylogeny and taxonomy of *Golovinomyces orontii* revisited. Mycological Progress. 2019. V. 18. P. 335–357.
<https://doi.org/10.1007/s11557-018-1453-y>
- Bundhun D., Jeewon R., Dayarathne M.C. et al.* A morpho-molecular re-appraisal of *Polystigma fulvum* and *P. rubrum* (*Polystigma, Polystigmataceae*). Phytotaxa. 2019. V. 422 (3). P. 209–224.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.422.3.1>
- Crous P.W., Wingfield M.J., Schumacher R.K. et al.* New and interesting fungi. 3. Fungal Systematics and Evolution. 2020. V. 6. P. 157–231.
<https://doi.org/10.3114/fuse.2020.06.09>
- 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.* A brief overview of research on mycology and phytopathology in the Urals. Proc. Institute of Biol. UF AS USSR. Vol. 15. Sverdlovsk, 1960, pp. 5–16 (in Russ.).
- Desprez-Loustau M.L.* Alien fungi of Europe. Handbook of alien species in Europe. Springer, 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/fungaldatabases>
- Ferreira B.W., Barreto R.W.* Debunking *Acroconidiella*. Mycological Progress. 2019. V. 18 (11). P. 1303–1315.
<https://doi.org/10.1007/s11557-019-01525-y>
- Fick S.E., Hijmans R.J.* WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. Int. J. Clim. 2017. Vol. 37 (12). P. 4302–4315.
<https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Karatygin I.V.* Defitorium fungorum Rossiae. The orders are *Taphrinaceae, Protomycetaceae, Exobasidiales, Microstromataceae*. Nauka, SPb., 2002 (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. 524 p. (in Russ.).
- Kiraily Z., Klement Z., Solymosy F. et al.* Methods in plant pathology. Moscow, Kolos, 1970 (in Russ.).
- Kuprevich V.F., Ulyanishchev V.I.* Keys to rust fungi of the USSR. Part 1. Fam. *Melampsoraceae* and some *Puccinaceae* species. Minsk, 1975 (in Russ.).
- MycoBank. International Mycological Association (IMA), 2021. <http://www.mycobank.org>
- Novotelnova N.S., Pystina K.A.* Flora of spore plants of the USSR. Vol. 11: Fungi (3). Order *Peronosporales*. Nauka, Leningrad, 1985 (in Russ.).
- Qiu P.-L., Liu S., Bradshaw M. et al.* Multi-locus phylogeny and taxonomy of an unresolved, heterogeneous species complex within the genus *Golovinomyces* (*Ascomycota, Erysiphales*), including *G. ambrosiae*, *G. circumfusus* and *G. spadiceus*. BMC Microbiology. 2020. V. 20 (51).
<https://doi.org/10.1186/s12866-020-01731-9>
- Quaedvlieg W., Verkley G.J.M., Shin H.-D. et al.* Sizing up *Septoria*. Studies in Mycology. 2013. V. 75. P. 307–390.
<https://doi.org/10.3114/sim0017>
- Roskov Y., Ower G., Orrell T. et al.* Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2021: Annual Checklist.
<http://www.catalogueoflife.org>
- 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.
- Sutton B.C.* The *Coelomycetes*. Fungi imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata. Kew, C.M.I., 1980.
- Teterevnikova-Babayan D.N.* Fungi of the genus *Septoria* in the USSR. Yerevan, Publishing House of the Academy of Sciences of the Armenian SSR, 1987 (in Russ.).
- Tranzschel V.G.* Review of rust fungi of the USSR. Nauka, Moscow, Leningrad, 1939 (in Russ.).
- Verkley G.J.M., Quaedvlieg W., Shin H.-D. et al.* A new approach to species delimitation in *Septoria*. Stud. Mycol. 2013. V. 75. P. 213–305.
<https://doi.org/10.3114/sim0018>
- Videira S.I.R., Groenewald J.Z., Nakashima C. et al.* *Mycosphaerellaceae* – chaos or clarity? Stud. Mycol. 2017. V. 87. P. 257–421.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2017.09.003>
- Zambin I.M., Turaev N.S., Shumilenco E.P.* Pests and diseases of crops. Sverdlovsk Book Publishing House, Sverdlovsk, 1953 (in Russ.).
- Благовещенская Е.Ю.* (Blagoveshchenskaya) Поражение инвазионных растений фитопатогенными грибами на примере недотроги мелкоцветковой // Бюлл. ММСУ. 2017. Т. 122. № 2. С. 78–83.
- Благовещенская Е.Ю.* (Blagoveshchenskaya) Фитопатогенные микромицеты: учебный определитель. Москва: URSS, 2015. 232 с.
- Демидова З.А.* (Demidova) Краткий обзор исследований по микологии и фитопатологии на Урале // Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР. Вып. 15. Свердловск, 1960. С. 5–16.
- Замбин И.М., Тураев Н.С., Шумиленко Е.П.* (Zambin et al.) Вредители и болезни сельскохозяйственных

- культур. Свердловск: Свердл. кн. изд-во, 1953. 207 с.
- Каратыгин И.В.* (Karatygin) Определитель грибов России. Порядки тафриновые, протомицевые, экзобазидиальные, микростромацевые. СПб.: Наука, 2002. 135 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.
- Кираи З., Клемент З., Шоймоши Ф. и др.* (Kirai et al.) Методы фитопатологии. М.: Колос, 1974. 234 с.
- Купревич В.Ф., Ульянищев В.И.* (Kuprevich, Ulyanishchev) Определитель ржавчинных грибов СССР.
- Ч. 1. Сем. Melampsoraceae и некоторые виды Russiniaceae. Минск: Наука и техника, 1975. 336 с.
- Новотельнова Н.С., Пыстина К.А.* (Novotelnova, Pystina) Флора споровых растений СССР. Т. 11: Грибы (3). Порядок Peronosporales. Л.: Наука, 1985. 363 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала (Key). М.: Наука, 1994. 524 с.
- Тетеревникова-Бабаян Д.Н.* (Teterevnikova-Babayan) Грибы рода Septoria в СССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1987. 479 с.
- Траншиль В.Г.* (Tranzschel) Обзор ржавчинных грибов СССР. М.; Л.: Наука, 1939. 426 с.

Новые находки филлотрофных фитопатогенных микромицетов в г. Екатеринбурге и его пригородах

Т. С. Булгаков^{a,#}, А. Г. Ширяев^{b,##}

^a Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

^b Федеральный исследовательский центр “Субтропический научный центр Российской академии наук”, Сочи, Россия

#e-mail: ascomycologist@yandex.com

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

В ходе исследований видового состава филлотрофных фитопатогенных микромицетов, развивающихся на сосудистых растениях в г. Екатеринбурге и его пригородах было выявлено 63 новых для Свердловской области вида. Два вида – *Alternaria obtusa* and *Ramularia bergeniae* – впервые выявлены в России. 14 из 63 выявленных видов (22.2%) могут рассматриваться как чужеродные для Свердловской обл. виды.

Ключевые слова: биоразнообразие, инвазии, чужеродные виды, Урал, экология города

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.28: 581.95 (470 + 571)

New Species for Regional Mycobiotas of Russia. 6. Report 2021

© 2021 г. S. V. Volobuev^{1,*}, S. Yu. Bolshakov¹, Yu. R. Khimich², A. G. Shiryaev³,
Yu. A. Rebriev⁴, K. O. Potapov⁵, E. S. Popov¹, V. I. Kapitonov⁶, M. A. Palamarchuk⁷,
L. B. Kalinina¹, D. A. Kosolapov⁷, I. V. Stavishenko³, L. G. Perevedentseva⁸,
V. A. Vlasenko⁹, O. N. Ezhov¹⁰, D. V. Kirillov⁷, V. N. Botyakov¹¹, E. A. Palomozhnykh¹,
V. S. Botalov¹², E. A. Zvyagina^{13, 14}, T. Dejidmaa¹⁵, A. V. Leostrin¹, A. A. Efimova¹⁶,
E. A. Borovichev², N. V. Shakhova¹, A. S. Shishigin⁸, A. V. Vlasenko⁹, and I. V. Zmitrovich¹

¹ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences,
197376 Saint Petersburg, Russia

² Institute of North Industrial Ecology Problems – subdivision of the Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences,
184209 Apatity, Russia

³ Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
620144 Ekaterinburg, Russia

⁴ Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 344006 Rostov-on-Don, Russia

⁵ Kazan Federal University, 420008 Kazan, Russia

⁶ Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
626152 Tobolsk, Russia

⁷ Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
167982 Syktyvkar, Russia

⁸ Perm State University, 614990 Perm, Russia

⁹ Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
630090 Novosibirsk, Russia

¹⁰ N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, 163000 Arkhangelsk, Russia

¹¹ Saint Petersburg Mycological Society, 190005 St. Petersburg, Russia

¹² Perm State Agricultural and Technological University named after Academician D.N. Pryanishnikov,
614000 Perm, Russia

¹³ Lomonosov Moscow State University, 119991 Moscow, Russia

¹⁴ Surgut State University, 628412 Surgut, Russia

¹⁵ Plant Protection Research Institute of Mongolia, 17024 Ulaanbaatar, Mongolia

¹⁶ Kostroma State Historical, Architectural and Art Museum-Reserve, 156000 Kostroma, Russia

*e-mail: sergvolobuev@binran.ru

Received April 19, 2021; revised August 16, 2021; accepted August 20, 2021

A total of 11 ascomycete and 116 basidiomycete species have been recorded for the first time from 30 administrative regions of Russia: Kabardino-Balkar Republic (6 species), Karachay-Cherkess Republic (1), Komi Republic (19), Republic of Bashkortostan (4), Republic of Dagestan (1), Republic of Mordovia (7), Republic of Tatarstan (12), Tyva Republic (5), Udmurt Republic (1), Krasnodar Krai (2), Perm Krai (5), Arkhangelsk Oblast (3), Astrakhan Oblast (1), Chelyabinsk Oblast (7), Kaliningrad Oblast (1), Kirov Oblast (4), Kostroma Oblast (9), Leningrad Oblast (13), Lipetsk Oblast (1), Murmansk Oblast (4), Novgorod Oblast (1), Oryol Oblast (1), Penza Oblast (1), Rostov Oblast (1), Sverdlovsk Oblast (4), Tyumen Oblast (10), Vologda Oblast (4), Yaroslavl Oblast (10), Saint Petersburg (1), Khanty-Mansi Autonomous Okrug (2 species). An annotated species list containing the data on location, substrate, habitat type and voucher numbers is provided. *Favolaschia calocera*, *Hygrophorus exiguus*, and *Laetisaria lichenicola* are reported as the first records in Russia. *Acanthophysellum minor*, *Albatrellus citrinus*, *Flammula pinicola*, *Leptosporomyces montanus*, and *Tubulicrinis regificus* are recorded in Russia for the second time. *Gibbera andromedae*, *Lindtneria trachyspora*, *Rhodocollybia fodiens*, *Rosenscheldia abundans*, *Scutiger pes-caprae*, and *Xerocomellus cisalpinus* are reported for the third time. Sequences of ITS nuclear ribosomal DNA from specimens of *Hygrophorus exiguus* and *Riopa metamorphosa* have been generated and submitted to the GenBank database.

Keywords: Ascomycota, Basidiomycota, biodiversity, fungal distribution, Russia

DOI: 10.31857/S0026364821060131

INTRODUCTION

The present report is the sixth in the series of articles devoted to the new regional records of fungi (Bolshakov et al., 2016, 2018, 2020; Svetasheva et al., 2017; Volobuev et al., 2019).

An annotation record includes the data on species location, substrate, habitat, and herbarium documentation. The material was loaded in LE (Saint Petersburg), SVER (Ekaterinburg), SYKO (Syktyvkar), INEP (Apatity), NSK (Novosibirsk), AR (Arkhangelsk) herbaria as well as in the private collections of Yuriy A. Rebriev – YuR (Rostov-on-Don), Kim O. Potapov – PK (Kazan), Elena A. Zvyagina – EZ (Surgut). Duplicates of all specimens are stored in LE.

MATERIALS AND METHODS

Material was collected and identified by the authors abbreviated as follows: Sergey V. Volobuev (SV), Sergey Yu. Bolshakov (SB), Yuliya R. Khimich (YuKh), Anton G. Shiryaev (ASh), Yuriy A. Rebriev (YuR), Kim O. Potapov (KP), Eugene S. Popov (EP), Vladimir I. Kapitonov (VK), Marina A. Palamarchuk (MP), Lyudmila B. Kalinina (LK), Denis A. Kosolapov (DK), Iraida V. Stavishenko (IS), Lidiya G. Peredentseva (LP), Vyacheslav A. Vlasenko (VV), Artyom V. Leostrin (AL), Anna A. Efimova (AE), Anastasiya V. Vlasenko (AV), and other experts indicated in the text.

To shorten the names of administrative regions of Russia we have used the international standard codes ISO 3166-2:RU (ISO, 2010). Republic of Crimea was abbreviated as KM.

Data on the fungal species distribution in Russia (abbreviated as **D**) is based on the updated database on *Agaricomycetes* diversity (Bolshakov et al., 2017), as well as other papers partly referenced in previous reports (Bolshakov et al., 2016; Svetasheva et al., 2017). Detailed information on the specimens examined is listed after the letter “**S**”.

RESULTS

ASCOMYCOTA

DOTHIDEOMYCETES

Catinellales

Catinella olivacea (Batsch) Boud. – new for Republic of Dagestan. **D** – BRY, IVA, MO, MOS, KIR, PRI, PSK, STA, TA. **S** – Republic of Dagestan, Tabasaransky Dist., Ersi, 42.00048° N, 48.00422° E, on fallen trunk of *Fagus orientalis* in beech forest, 12.09.2020, coll. SV, det. EP (LE F-334429).

Mytilinidiales

Lophium mytilinum (Pers.) Fr. – new for Rostov Oblast. **D** – LEN, MOS, MUR, PRI, PSK, SPE. **S** – Rostov Oblast, Sholokhovsky Dist., Veshenskaya, 49.63718° N,

41.72005° E, on rotten wood of *Pinus sylvestris* in pine plantation, 06.10.2006, coll. and det. EP (LE 304470).

Venturiales

Coleroa robertiani (Fr.) E. Müll. – new for Leningrad Oblast. **D** – KDA, PRI, PSK, SE, SMO. **S** – Leningrad Oblast, Vyborgsky Dist., Gogland Island, 60.09403° N, 26.95341° E, on living leaves of *Geranium robertianum* in swampy black alder forest, 05.08.2007, coll. and det. EP (LE 222545).

Gibbera andromedae (Rehm) E. Müll. et Arx – new for Saint Petersburg. **D** – KHM, PSK. **S** – Saint Petersburg, Kurortny Dist., Sestroretskaya Lowland sanctuary, 60.12010° N, 30.00962° E, on living leaves of *Andromeda polifolia* in sphagnum-dominated bog, 17.06.2008, coll. and det. EP (LE 222600).

Dothideomycetes incertae sedis

Rosenscheldia abundans (Dobrozr.) Petr. – new for Vologda Oblast. **D** – LEN, PSK. **S** – Vologda Oblast, Kirillovsky Dist., Russky Sever National park, 60.15392° N, 38.55242° E, on living stems of *Prunella vulgaris* in pasture, 18.08.2002, coll. and det. EP (LE 236251).

SORDARIOMYCETES

Boliniiales

Camarops microspora (P. Karst.) Shear – new for Vologda Oblast. **D** – AMU, LEN, PRI, PSK, YAR. **S** – Vologda Oblast, Kirillovsky Dist., Russky Sever National park, Kovarzino, 60.15698° N, 38.57032° E, on fallen branch of *Alnus incana* in tall-herb spruce forest, 26.08.2002, coll. and det. EP (LE 304466).

Coronophorales

Bertia moriformis (Tode) De Not. – new for Vologda Oblast. **D** – AMU, BEL, KAM, KDA, KHA, LEN, MAG, MOS, MUR, PRI, PSK, SE, SMO, SPE, TVE. **S** – Vologda Oblast, Kirillovsky Dist., Russky Sever National park, Kovarzino, 60.15805° N, 38.56361° E, on rotten deciduous wood in tall-herb spruce forest, 26.08.2002, coll. and det. EP (LE 247128).

Xylariales

Biscogniauxia nummularia (Bull.) Kuntze – new for Karachay-Cherkess Republic. **D** – KDA, KHA, PRI. **S** – Karachay-Cherkess Republic, Karachayevsky Dist., Teberda Nature Reserve, Teberda, 43.41833° N, 41.7255° E, on fallen trunk of *Fagus orientalis* in mixed mountain fir-beech forest (alt. 1405 m), 06.08.2009, coll. and det. EP (LE 235832).

B. repanda (Fr.) Kuntze – new for Vologda Oblast. **D** – ALT, AMU, BA, CHE, IVA, KAM, KEM, KHA, KHM, KIR, KOS, KRS, LEN, MO, MOS, MUR, NVS, PER, PRI, PSK, RYA, SMO, SPE, SVE, TVE, YAR. **S** – Vologda Oblast, Kirillovsky Dist., Russky Sever National park, Kovarzino, 60.16200° N, 38.56496° E, on snag of *Sorbus aucuparia* in old-growth spruce-aspen forest, 16.08.2002, coll. and det. EP (LE 236250).

Daldinia loculata (Lév.) Sacc. – new for Leningrad Oblast and Republic of Mordovia. **D** – KAM, KHM, KR,

MO, MUR, PSK, SVE, TUL. S – Leningrad Oblast, Vyborgsky Dist., Beryozovye Islands sanctuary, Severny Beryozovy Island, 60.45492° N, 28.45567° E, on snag of *Betula* sp. in mixed pine-birch forest, 14.07.2005, coll. and det. EP (LE 247452); Gogland Island, Suurkylä, 60.09198° N, 26.97497° E, on burned trunk of *Betula pendula* in burned pine forest, 06.08.2007, coll. and det. EP (LE 222556). Republic of Mordovia, Temnikovsky Dist., Mordovsky Nature Reserve, 54.8054° N, 43.5226° E, on trunk of *Betula* sp. in burned birch forest, 17.07.2011, coll. SB, det. EP (LE 304434).

D. vernicosa Ces. et De Not. – new for Kaliningrad Oblast. D – AST, CU, PSK, MOS, ROS, STA, TUL. S – Kaliningrad Oblast, Zelenogradsky Dist., Svetlogorsk, 54.93166° N, 20.14955° E, on dead trunk of *Corylus avellana* in mixed forest, 04.10.2011, coll. and det. EP (LE 247708).

BASIDIOMYCOTA
AGARICOMYCETES
Agaricales

Apioperdon pyriforme (Schaeff.) Vizzini – new for Komi Republic. D – widespread species. S – Komi Republic, Syktyvdinsky Dist., 61.598002° N, 50.510273° E, on soil in mixed forest, 13.09.2019, coll. MP, det. YuR (YuR 3427, dupl. LE F-334440).

Bovista paludosa Lév. – new for Tyumen Oblast. D – AL, IRK, KM, KO, KYA, MAG. S – Tyumen Oblast, Tobolsky Dist., Klepalova, 58.33416° N, 68.41848° E, on mosses in fen, 03.08.2020, coll. VK, det. YuR (LE 321868).

Chrysomphalina grossula (Pers.) Norvell, Redhead et Ammirati – new for Leningrad Oblast. D – KC, KYA, MOW, PRI. S – Leningrad Oblast, Lomonosovsky Dist., Chernaya Lakhta, zakaznik “Lebyazhiy”, 59.97228° N, 29.26659° E, on old stump of *Picea abies* in mixed coniferous-broadleaf forest, 05.12.2020, coll. and det. E.A. Palomozhnykh (LE 315734).

Clavaria rosea Fr. – new for Komi Republic. D – ARK, KGD, KR, LEN, MUR, NGR, ORL, PER, SVE, TOM, TUL, YAN. S – Komi Republic, Troitsko-Pechorsky Dist., Pechora-Ilych Nature Reserve, Yaksha, 61.82328° N, 56.83960° E, on soil in meadow, 03.09.2009, coll. and det. MP (SYKOf 3522, dupl. LE F-334446).

Coprinopsis cortinata (J.E. Lange) Gminder – new for Leningrad Oblast. D – KYA, PER, SAM, SPE. S – Leningrad Oblast, Lomonosovsky Dist., Orzhitsy, 59.75733° N, 29.71271° E, on soil in abandoned park with *Tilia*, *Acer*, *Ulmus*, 31.07.2018, 10.08.2018, coll. and det. LK (LE F-331405, LE F-331578); Lopukhinka, 59.74000° N, 29.41265° E, on soil in bank of the Lopukhinka River, 10.08.2018, coll. and det. LK (LE F-331462).

Crinipellis scabella (Alb. et Schwein.) Murrill – new for Leningrad Oblast. D – AL, ALT, AST, CHU, IRK, KGD, KK, KM, KYA, LIP, NGR, NVS, PER, PNZ, PRI, ROS, RYA, SAM, VOR, YAN. S – Leningrad Oblast, Kingiseppsky Dist., Kaibolovo, 59.57065° N, 28.83758° E, on fallen twigs of deciduous trees in *Ulmus* stands on an island inside the riverbed, 29.08.2018, 09.09.2018, coll. and det. LK (LE F-331745, LE F-331746).

Crucibulum laeve (Huds.) Kambly – new for Komi Republic. D – widespread species. S – Komi Republic, Syktivkar, Ezhva, old cemetery, 61.81021° N, 50.74106° E, on

twigs in mixed forest with *Betula*, *Picea*, *Pinus*, 28.09.2019, coll. and det. MP (SYKOf 3163, dupl. LE F-334447).

Cyathus stercoreus (Schwein.) De Toni – new for Kabardino-Balkar Republic. D – AMU, BEL, KHA, KK, KYA, LEN, LIP, NVS, PRI, ROS, SVE, UD. S – Kabardino-Balkar Republic, Elbrusky Dist., Tyrnyauz, 43.36667° N, 42.90000° E, on the faeces of ungulates in pastured dry meadow, 11.10.2018, coll. and det. YuR (YuR 3564, dupl. LE 321846).

Disciseda hyalothrix (Cooke et Massee) Hollós – new for Kabardino-Balkar Republic. D – ALT, ROS. S – Kabardino-Balkar Republic, Elbrusky Dist., Tyrnyauz, 43.36667° N, 42.90000° E, on soil in pastured dry meadow, 11.10.2018, coll. and det. YuR (YuR 3563, dupl. LE 321847).

Entoloma byssisedum (Pers.) Donk – new for Republic of Tatarstan. D – AD, IRK, KGD, KHA, KO, LEN, NGR, NVS, PER, PRI, PSK, RYA, SAK, SAM, TOM, TVE, TYU, UD, VGG, VLG, YAN. S – Republic of Tatarstan, Tukayevsky Dist., Nizhnyaya Kama National Park, 55.81168° N, 52.45026° E, on fallen trunk of deciduous tree in pine-dominated forest with spruce, 27.08.2020, coll. and det. KP (PK 11288, dupl. LE 321856).

E. chytrophilum Wölfel, Noordel. et Dähncke – new for Republic of Tatarstan. D – AL, ALT, KC, KO, MOS, NGR, NVS, VLG. S – Republic of Tatarstan, Tukayevsky Dist., Nizhnyaya Kama National Park, 55.84963° N, 52.44653° E, on fallen strongly destroyed trunk of deciduous tree in pine-dominated forest with linden and maple, 27.08.2020, coll. and det. KP (LE 321857).

E. sinuatum (Bull.) P. Kumm. – new for Republic of Tatarstan. D – AD, BEL, BRY, KDA, KGD, KM, KR, KYA, LEN, LIP, NVS, SEV, TOM, VGG, VOR. S – Republic of Tatarstan, Yelabuzhsky Dist., Nizhnyaya Kama National Park, 55.72702° N, 51.81758° E, on soil in oak forest, 14.09.2017, coll. and det. KP (PK 11281, dupl. LE 321858).

E. vernum S. Lundell – new for Republic of Tatarstan. D – BRY, KC, KIR, KLU, KO, KR, KYA, LEN, LIP, MOS, MUR, NGR, NVS, PER, PNZ, PSK, RYA, SE, SPE, SVE, TOM, TUL, UD, YAR. S – Republic of Tatarstan, Yelabuzhsky Dist., Nizhnyaya Kama National Park, 55.73115° N, 51.96360° E, on soil in pine-dominated forest with birch, 25.04.2016, coll. and det. KP (PK 11308, dupl. LE 321859).

Favolaschia calocera R. Heim – new for Russia. S – Krasnodar Krai, Sochi, Khosta, Agur gorge, 43.5544° N, 39.8218° E, on fallen deciduous twig, 17.07.2015, coll. and det. V. N. Botyakov (LE 321852).

Flammula pinicola (Jacobsson) Noordel. – new for Leningrad Oblast. D – TVE. S – Leningrad Oblast, Vyborgsky Dist., Veshchevo, 60.6689° N, 29.2842° E, on stump of *Pinus sylvestris* in green moss pine forest, 04.10.2020, coll. and det. LK (LE F-332071).

Hydropus marginellus (Pers.) Singer – new for Perm Krai. D – AL, ALT, KHA, KYA, NGR, NVS, PRI, PSK, TOM, YEV. S – Perm Krai, Dobryansky Dist., “Verkhnyaya Kvazhva” protected area, 58.3913° N, 56.3611° E, on dead wood in herb-rich birch forest, 06.08.2012, coll. V. S. Botalov, det. LP (LE F-334410).

Hygrophorus exiguum E. Larss., E. Campo et M. Carbone – new for Russia. S – Leningrad Oblast, Kingiseppsky Dist., Perelesye, 59.64111° N, 28.99108° E, among mosses in mixed forest (*Picea abies*, *Ulmus* sp., *Populus tremula*, *Coryl-*

lus avelana), 09.10.2020, coll. and det. LK (LE F-332070). GenBank accession number – MZ889446.

Laccaria pumila Fayod – new for Leningrad Oblast. **D** – AL, CHU, IRK, KC, KGD, KHM, KO, KR, KYA, MAG, MUR, NEN, NVS, SA, TA, TY, YAN. **S** – Leningrad Oblast, Lomonosovsky Dist., Orzhitsy, 59.75733° N, 29.71271° E, on soil in abandoned park with *Tilia*, *Acer*, *Ulmus*, 23.07.2018, coll. and det. LK (LE F-331587).

Limacella glioderma (Fr.) Maire – new for Republic of Tatarstan. **D** – AL, ALT, IRK, JEW, KHA, KLU, KR, LEN, MOS, NVS, PER, PNZ, PRI, SAM, SPE, SVE, TOM, TUL, ULY. **S** – Republic of Tatarstan, Baltasinsky Dist., “Yaltra” forest, 56.34486° N, 50.16466° E, on soil in spruce forest with aspen, 29.08.2018, coll. and det. KP (PK 10722, dupl. LE 321863); Tukayevsky Dist., Nizhnyaya Kama National Park, 55.85994° N, 52.49274° E, on soil in linden forest with aspen and pine, 04.09.2018, coll. and det. KP (PK 10501, dupl. LE 321864).

Lindtneria trachyspora (Bourdot et Galzin) Pilát – new for Chelyabinsk Oblast. **D** – PRI, SVE. **S** – Chelyabinsk Oblast, Miass area, Ilmensky Nature Reserve, Bolshoye Miassovo, 55.169° N, 60.302° E, on fallen branch together with *Lyomyces juniperi* in almost open *Juniperus communis* stands, 03.08.2015, coll. and det. ASh (SVER(F) 92991, dupl. LE F-334487).

Lycoperdon caudatum J. Schröt. – new for Komi Republic. **D** – AD, ALT, AMU, ARK, BU, IRK, KC, KDA, KGD, KHA, KHM, KYA, MOS, NGR, PRI, RYA, SAK, SE, SVE, TA, TOM, YEV. **S** – Komi Republic, Syktyvdinsky Dist., Lezym, 61.45899° N, 50.5225° E, on litter in spruce green moss forest, 25.07.2019, coll. MP, det. YuR (LE F-334450).

L. lambinonii Demoulin – new for Komi Republic. **D** – AD, AL, ARK, CHE, IRK, KAM, KC, KDA, KYA, MAG, MO, MOS, NGR, PRI, ROS, RYA, SVE, TOM, TYU, ULY, YAN. **S** – Komi Republic, Syktyvdinsky Dist., Lezym, 61.45899° N, 50.5225° E, on soil in spruce green moss forest, 25.07.2019, coll. MP, det. YuR (LE F-334451).

L. nigrescens Pers. – new for Komi Republic. **D** – AL, ALT, AMU, ARK, CHE, CHU, KGD, KHA, KHM, KK, KM, KR, KYA, LEN, MAG, MO, MOS, MUR, NVS, PNZ, PRI, PSK, ROS, RYA, SE, SVE, TA, TOM, TVE, TYU, VGG, YAN, YEV. **S** – Komi Republic, Troitsko-Pechorsky Dist., Pechora-Ilych Nature Reserve, Yaksha, 61.82066° N, 56.84167° E, on litter in meadow, 20.08.2019, coll. MP, det. YuR (SYKOF 3270, dupl. LE F-334452).

L. pratense Pers. – new for Kabardino-Balkar Republic. **D** – AD, AL, ALT, AMU, ARK, AST, BEL, BU, DA, IRK, KC, KGD, KK, KM, KO, KRS, KYA, LIP, MO, MOS, NGR, NVS, PER, PNZ, PRI, PSK, ROS, RYA, SA, SAK, SE, SPE, SVE, TA, TOM, TY, UD, VOR, YAN. **S** – Kabardino-Balkar Republic, Elbrusky Dist., Tyrnyauz, 43.40000° N, 42.90000° E, on soil in pastured dry meadow, 10.10.2018, coll. and det. YuR (YuR 3556, dupl. LE 321849).

Marasmius wynneae Berk. et Broome – new for Novgorod Oblast. **D** – AL, ALT, BEL, IRK, KDA, KHA, KHM, KIR, KK, KM, KRS, LEN, LIP, MOS, NVS, PER, PNZ, PRI, ROS, RYA, SAM, SEV, SPE, TA, TOM, TUL, ULY, VGG, VOR, YAR. **S** – Novgorod Oblast, Chudovsky Dist., Krasnoforony, 59.12334° N, 31.81430° E, on litter in floodplain oak forest, 25.07.2019, coll. and det. LK (LE F-331610).

Merismodes anomala (Pers.) Singer – new for Tyva Republic. **D** – AL, ALT, ARK, CHE, KYA, LEN, MOS, MOW, MUR, NIZ, NVS, OMS, PNZ, PSK, SA, SMO, SPE, SVE, TOM, TVE, YAN. **S** – Tyva Republic, Kaa-Khemsky Dist., Ondumsky zakaznik, 51.78025° N, 94.71445° E, on fallen trunk of *Betula microphylla* in reverine larch forest, 11.08.2020, coll. AV, det. VV (NSK 1014546, dupl. LE F-334475); Piy-Khemsky Dist., Khutinsky zakaznik, 52.6551° N, 94.54587° E, on fallen trunk of *Salix* sp. in cedar-spruce-larch forest, 16.08.2020, coll. AV, det. VV (NSK 1014642, dupl. LE F-334476, NSK 1014645, dupl. LE F-334477).

Nidularia deformis (Willd.) Fr. – new for Komi Republic. **D** – AL, ARK, BEL, IRK, KR, KRS, LEN, MAG, MOS, NGR, PNZ, PSK, ROS, RYA, SAK, SPE, SVE, TA, TOM, TVE, VOR. **S** – Komi Republic, Syktyvkar, Krasnaya gora stow, 61.67953° N, 50.86664° E, on wood chips in stand of willows, 12.10.2018, coll. Kirillov D.V., det. Kirillov D.V., MP (LE F-334453).

Pluteus thomsonii (Berk. et Broome) Dennis – new for Leningrad Oblast. **D** – AD, CHU, IRK, KAM, KC, KM, KYA, LIP, MAG, MOS, ORE, PNZ, PRI, PSK, ROS, RYA, SAM, SPE, TA, TUL, UD, VGG. **S** – Leningrad Oblast, Lomonosovsky Dist., Orzhitsy, 59.75733° N, 29.71271° E, on standing in abandoned park with *Tilia*, *Acer*, *Ulmus*, 31.07.2018, coll. wood and det. LK (LE F-331586).

Radulomyces molaris (Chaillet ex Fr.) M.P. Christ. – new for Kostroma Oblast. **D** – BEL, BRY, CHE, DA, KC, KDA, KGD, KM, KRS, LEN, LIP, MO, NIZ, OMS, ORL, PER, ROS, RYA, SAM, SPE, SVE, TUL, VGG, VOR. **S** – Kostroma Oblast, Kostromskoy Dist., “Aganinskaya Dubrava” forest area, 57.83064° N, 40.86569° E, on dead branches of a living *Quercus robur* in herb-rich oak forest, 03.09.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334435).

Ramariopsis tenuiramosa Corner – new for Arkhangelsk Oblast. **D** – BA, CHE, IRK, KHM, KO, KR, KYA, LEN, MOS, MUR, NIZ, ORL, PER, PRI, SA, SAM, SPE, SVE, TOM, TY, YAN, ZAB. **S** – Arkhangelsk Oblast, Plesetsky Dist., Sheleksa, 62.8939° N, 40.2963° E, on soil in herb-rich larch forest, 18.09.2020, coll. O. N. Ezhov, det. I. V. Zmitrovich (AR 3463, dupl. LE F-334498).

Resupinatus applicatus (Batsch) Gray – new for Arkhangelsk Oblast. **D** – AL, ALT, AST, IRK, KHA, KHM, KM, KO, KYA, LEN, LIP, NGR, NVS, PRI, PSK, ROS, RYA, SA, SAM, SMO, SPE, YEV, ZAB. **S** – Arkhangelsk Oblast, Pinezhsky Dist., Pinezhsky Nature Reserve, 64.6880° N, 43.1832° E, on fallen trunk of *Populus tremula* in aspen forest, 31.08.2017, coll. O. N. Ezhov, det. I. V. Zmitrovich (AR 3103); 64.5645° N, 43.1699° E, on fallen trunk of *Salix* sp. in mixed coniferous-deciduous forest, 08.09.2018, coll. O. N. Ezhov, det. I. V. Zmitrovich (AR 3272).

Rhodocollybia fodiens (Kalchbr.) Antonín et Noordel. – new for Perm Krai. **D** – KHM, KO. **S** – Perm Krai, Gremyachinsky Dist., Basegi Nature Reserve, 58.9339° N, 58.4854° E, on litter in spruce forest, 31.07.2015, coll. Yu.A. Chelakova, det. LP and Yu. A. Chelakova (LE F-334412).

Tricholoma aurantium (Schaeff.) Ricken – new for Leningrad Oblast. **D** – AL, KB, KC, KK, KYA, PER, SPE, TA, UD, VLG. **S** – Leningrad Oblast, Volosovsky Dist., Pyataya Gora, 59.43977° N, 29.75081° E, on soil in mixed coniferous-broadleaf forest, 09.09.2020, coll. and det. E.A. Palomozhnykh (LE 315687).

Tricholoma batschii Gulden ex Mort. Chr. et Noordel. — new for Perm Krai. **D** — KDA, KM, SEV. **S** — Perm Krai, Osinsky Dist., “Osinskaya Lesnaya Dacha” protected area, 57.2932° N, 55.1367° E, on soil in pine forest, 21.09.2019, coll. D.V. Patrakova, det. LP, A.S. Shishigin and D.V. Patrakova (LE F-334411).

Tulostoma brumale Pers. — new for Kabardino-Balkar Republic. **D** — AL, ALT, AST, BEL, KGD, KK, KM, KYA, LIP, MO, NVS, ROS, SAR, SVE, TA, TUL, TVE, VOR. **S** — Kabardino-Balkar Republic, Elbrusky Dist., Tyrnyauz, 43.38333° N, 42.88333° E, on soil in pastured dry meadow, 10.10.2018, coll. and det. YuR (YuR 3555, dupl. LE 321850).

T. fimbriatum Fr. — new for Kabardino-Balkar Republic. **D** — AL, ALT, AST, BEL, BU, KM, KYA, LIP, PNZ, ROS, RYA, STA, SVE, TA, TY, VGG, VOR, ZAB. **S** — Kabardino-Balkar Republic, Elbrusky Dist., Tyrnyauz, 43.36667° N, 42.90000° E, on soil in pastured dry meadow, 11.10.2018, coll. and det. YuR (YuR 3559, dupl. LE 321851).

Volvariella murinella (Quél.) M.M. Moser ex Dennis, P.D. Orton et Hora — new for Leningrad Oblast. **D** — KM, KYA, LIP, NGR, NVS, PRI, PSK, SAM, SVE, TVE, UD, ULY. **S** — Leningrad Oblast, Lomonosovsky Dist., Orzhitsy, 59.75733° N, 29.71271° E, on soil in abandoned park with *Tilia*, *Acer*, *Ulmus*, 31.07.2018, 05.08.2018, coll. and det. LK (LE F-331573, LE F-331433).

V. surrecta (Knapp) Singer — new for Leningrad Oblast and Perm Krai. **D** — AMU, KM, SPE, TA. **S** — Leningrad Oblast, Kingissepsky Dist., Velikino, 59.63117° N, 28.60372° E, on basidiomata of *Clitocybe nebularis* in deciduous-coniferous forest, 27.09.2019, coll. D.A. Tomchin, det. O.V. Morozova (LE 315688). Perm Krai, Permsky Dist., “Andronovskiy Les” protected area, 57.95295° N, 56.15226° E, on basidiomata of *Clitocybe nebularis* in spruce forest, 19.09.2020, coll. N.D. Tatarinov, det. LP, N.D. Tatarinov, and V. S. Botalov (LE F-334409).

Atheliales

Athelia salicuum Pers. — new for Komi Republic. **D** — ARK, CE, CHE, KGD, KR, LEN, MOS, MUR, ORE, ORL, PER, PRI, PSK, ROS, SE, SVE, VGG. **S** — Komi Republic, Pechorsky Dist., Yugyd Va National Park, 64.96492° N, 59.16906° E, on fallen branch of *Juniperus* sp. in birch forest, 03.07.2019, coll. and det. DK (SYKOf 5032, dupl. LE F-334441).

Leptosporomyces montanus (Jülich) Ginns et M.N.L. LeFebvre — new for Komi Republic. **D** — TYU. **S** — Komi Republic, Vuktylsky Dist., Yugyd Va National Park, 64.15719° N, 59.39192° E, on fallen trunk of *Larix sibirica* in larch-spruce forest, 26.07.2020, coll. and det. DK (SYKOf 5273, dupl. LE F-334449).

Auriculariales

Aporium caryae (Schwein.) Teixeira et D.P. Rogers — new for Republic of Tatarstan. **D** — ARK, BRY, DA, IRK, IVA, KAM, KGD, KHM, KIR, KLU, KO, KR, LEN, MOS, MUR, NGR, NIZ, ORL, PRI, PSK, RYA, SAM, SPE, SVE, TOM, TVE, TY, VOR. **S** — Republic of Tatarstan, Zelenodolsky Dist., Volzhsko-Kamsky Nature Reserve, Raifa, 55.89456° N, 48.72661° E, on fallen deciduous trunk in pine-dominated forest, 23.08.2016, coll. and det. KP (PK 11173, dupl. LE 321855).

Pseudohydnum gelatinosum (Scop.) P. Karst. — new for Tyva Republic. **D** — AD, AL, AMU, ARK, BRY, CE, IRK, IVA, KDA, KHA, KHM, KLU, KO, KR, KYA, LEN, LIP, MAG, MO, MOS, MOW, NGR, PER, PRI, PSK, RYA, SAK, SE, SMO, SPE, SVE, TA, TOM, TVE, TYU. **S** — Tyva Republic, Kyzylsky Dist., Tapsinsky zakaznik, 51.92527° N, 94.97682° E, on fallen trunk of *Larix sibirica* in aspen-birch-larch forest, 10.08.2020, coll. AV, det. VV (NSK 1014648, dupl. LE F-334478); Piy-Khemsky Dist., Khutinsky zakaznik, 52.7174° N, 94.78968° E, on fallen trunk of *Larix sibirica* in larch forest, 12.08.2020, coll. AV, det. T. Dejidmaa (NSK 1014643, dupl. LE F-334479).

Boletales

Hydnomerulius pinastri (Fr.) Jarosch et Besl — new for Tyumen Oblast. **D** — CU, KK, KR, LEN, MUR, NIZ, ORE, PER, SPE, SVE, UD. **S** — Tyumen Oblast, Tobolsky Dist., Irtyshatskie Yuryt, 58.06020° N, 68.31409° E, on fallen trunk of *Picea obovata* in forest edge with logging residues, 22.09.2020, coll. and det. VK (LE F-334420).

Pisolithus arhizus (Scop.) Rauschert — new for Khanty-Mansi Autonomous Okrug and Komi Republic. **D** — AST, BU, KM, KRS, LEN, ROS, SEV, SPE, SVE, VGG. **S** — Khanty-Mansi Autonomous Okrug, Surgutsky Dist., Lyantor, 61.61102° N, 72.17303° E, on soil in open site in pine forest, 16.08.2020, coll. A. Emtzev, det. E.A. Zvyagina (EZ2008160, dupl. LE 312658). Komi Republic, Troitsko-Pechorsky Dist., Pechora-Ilych Nature Reserve, Yaksha, 61.82965° N, 56.85674° E, on soil in lichen pine forest, 19.08.2019, coll. and det. MP (SYKOf 3138, dupl. LE F-334454).

Rhizopogon luteolus Fr. — new for Khanty-Mansi Autonomous Okrug and Komi Republic. **D** — IRK, KGD, KK, KR, KYA, LEN, MO, NVS, ROS, SVE, TVE, VLG, VOR. **S** — Khanty-Mansi Autonomous Okrug, Surgutsky Dist., Barsovo, 61.25133° N, 73.20699° E, on soil in pine forest, 07.09.2020, coll. and det. E.A. Zvyagina (EZ200907295, dupl. LE 312657). Komi Republic, Ust-Vymsky Dist., Belyy protected area, 62.11589° N, 50.46703° E, on soil in lichen pine forest, 02.10.2020, coll. and det. MP (SYKOf 3424, dupl. LE F-334455).

Scleroderma bovista Fr. — new for Komi Republic. **D** — AD, BEL, KDA, KK, KR, KRS, LEN, LIP, MO, MOS, PNZ, PRI, ROS, RYA, SAR, SMO, SPE, STA, SVE, TA, TOM, TUL, TVE, UD, VGG. **S** — Komi Republic, Syktyvdinsky Dist., Kechchoyag, 61.96093° N, 50.66666° E, on soil among grass in pine forest, 23.09.2020, coll. and det. MP (SYKOf 3518, dupl. LE F-334456).

Serpula himantoides (Fr.) P. Karst. — new for Tyumen Oblast. **D** — AL, ARK, IRK, KHA, KHM, KIR, KO, KR, KYA, LEN, MO, MUR, NIZ, NVS, ORE, ORL, PER, PRI, PSK, RYA, SAK, SAM, SPE, SVE, TVE, VLG, ZAB. **S** — Tyumen Oblast, Uvatsky Dist., Gornoslinkino, 58.71621° N, 68.70135° E, on fallen trunk of *Picea obovata* in mixed forest with spruce, fir, aspen and birch, 16.09.2012, coll. and det. VK (LE F-334426).

Xerocomellus cisalpinus (Simonini, H. Ladurner et Peintner) Klofac — new for Republic of Tatarstan. **D** — SPE, VGG. **S** — Republic of Tatarstan, Zelenodolsky Dist., Vasilyevo, 55.82976° N, 48.68946° E, on soil under *Tilia cordata* on roadside, 02.08.2012, coll. and det. KP and T.Yu. Sveteva (PK 10277, dupl. LE 311902).

X. ripariellus (Redeuihl) Šutara – new for Perm Krai. **D** – LEN, NGR, UD. **S** – Perm Krai, Permsky Dist., “Chernyayevsky Les” protected area, 57.9916° N, 56.1803° E, on soil under the poplars and willows, 20.08.2020, coll. LP, and A. S. Shishigin det. LP and V.S. Botalov (LE F-334413).

Cantharellales

Botryobasidium isabellinum (Fr.) D.P. Rogers – new for Tyumen Oblast. **D** – widespread species. **S** – Tyumen Oblast, Tobolsk, 58.27575° N, 68.46689° E, on fallen trunk of *Populus tremula* in aspen forest with birch and linden, 01.09.2020, coll. and det. VK (LE F-334428).

B. laeve (J. Erikss.) Parmasto – new for Komi Republic. **D** – ARK, BEL, BRY, DA, KGN, KHM, KLU, KM, KR, KYA, LEN, LIP, MO, MOS, MUR, NGR, NIZ, ORL, PER, PSK, ROS, SAM, SPE, SVE, TA, TOM, TVE, TYU, YAN. **S** – Komi Republic, Pechorsky Dist., Yugyd Va National Park, 64.96842° N, 59.17394° E, on fallen trunk of *Larix sibirica* in larch forest, 09.07.2019, coll. and det. DK (SYKOf 5089, dupl. LE F-334443); Vuktylsky Dist., Yugyd Va National Park, 64.14894° N, 59.39192° E, on fallen branch of *Pinus sibirica* in mixed forest (spruce, larch, birch, pine), 20.07.2020, coll. and det. DK (SYKOf 5281, dupl. LE F-334444).

B. obtusisporum J. Erikss. – new for Murmansk Oblast. **D** – AL, IRK, KDA, KHM, KIR, KO, KR, KYA, LEN, ORL, PER, PRI, SPE, SVE, TVE, YAN. **S** – Murmansk Oblast, jurisdictional territory of the city of Kirovsk, Oktyabrsky, 67.45439° N, 34.28098° E, on fallen trunk of *Pinus sylvestris* in pine-birch forest, 15.08.2017, coll. and det. YuKh (INEP 2279); Jurisdictional territory of the town of Pol'yarnye Zori, Lysaya Mountain, 67.43214° N, 32.47606° E, on fallen trunk of coniferous tree in forest belt, 14.07.2020, coll. G.P. Urbanavichus, det. YuKh (INEP 2831, dupl. LE F-334470).

Sistotrema brinkmannii (Bres.) J. Erikss. – new for Republic of Bashkortostan and Yaroslavl Oblast. **D** – ARK, BEL, BRY, DA, IRK, KC, KDA, KIR, KM, KO, KR, KRS, KYA, LEN, LIP, MUR, NIZ, NVS, ORL, PER, PRI, PSK, ROS, SA, SPE, SVE, TA, TVE, TY, VGG, ZAB. **S** – Republic of Bashkortostan, Beloretsky Dist., 54.407° N, 57.333° E, on fallen rotten trunk of *Populus tremula* in fir-linden forest, 14.07.2011, coll. and det. ASh (SVER(F) 90053, dupl. LE F-334492). Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen trunk of *Salix* sp. in deciduous forest dominated by birch and willow, 10.04.2017, coll. Borovichev E.A., YuKh, det. YuKh (INEP 3187, dupl. LE F-334467).

S. confluens Pers. – new for Tyumen Oblast. **D** – AMU, ARK, KGD, KHM, KIR, KO, KOS, KR, KYA, LEN, MO, MOW, MUR, NIZ, NVS, PRI, PSK, RYA, SPE, SVE, TOM, TUL, VLG, YEV, ZAB. **S** – Tyumen Oblast, Tobolsk, 58.27027° N, 68.49622° E, on soil in pine forest with birch, 02.10.2018, coll. and det. VK (LE F-334427).

S. coroniferum (Höhn. et Litsch.) Donk – new for Republic of Bashkortostan. **D** – KGN, LEN, OMS, PER, SVE. **S** – Republic of Bashkortostan, Beloretsky Dist., 54.495° N, 57.293° E, on fallen rotten trunk of *Alnus glutinosa* in swamp forest, 14.07.2011, coll. and det. ASh (SVER(F) 51806, dupl. LE F-334493).

S. muscicola (Pers.) S. Lundell – new for Republic of Bashkortostan. **D** – ARK, KR, LEN, MO, MUR, NIZ,

NVS, PER, SPE, SVE, TY, ZAB. **S** – Republic of Bashkortostan, Beloretsky Dist., 54.495° N, 57.293° E, on rotten litter near *Picea obovata* in spruce-maple forest, 13.07.2011, coll. and det. ASh (SVER(F) 51808, dupl. LE F-334494).

S. raduloides (P. Karst.) Donk – new for Tyumen Oblast. **D** – ARK, BRY, KHM, KIR, KLU, KO, KR, LEN, LIP, MO, NGR, NIZ, NVS, ORL, SAM, SVE, TOM, TVE, VOR, YEV. **S** – Tyumen Oblast, Tobolsky Dist., Savina, 58.20299° N, 68.18642° E, on fallen trunk of *Populus tremula* in deciduous forest (aspen, birch, linden), 11.08.2019, coll. and det. VK (LE F-334423).

S. resinicystidium Hallenb. – new for Tyumen Oblast. **D** – ARK, DA, KHM, KO, KR, NIZ, NVS, SVE, TVE. **S** – Tyumen Oblast, Tobolsk, 58.28316° N, 68.47391° E, on fallen trunk of *Tilia cordata* in deciduous forest (aspen, birch, linden), 28.05.2019, coll. and det. VK (LE F-334421).

Corticiales

Corticium roseum Pers. – new for Yaroslavl Oblast. **D** – widespread species. **S** – Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on the stump of *Salix* sp. in deciduous forest dominated by birch and willow, 10.04.2017, coll. YuKh and E.A. Borovichev, det. YuKh (INEP 3165, dupl. LE F-334461).

Laetisaria lichenicola Diederich, Lawrey et Van den Broeck – new for Russia. **S** – Krasnodar Krai, Kanevskoy Dist., Kanevskaya, 46.03421° N, 38.95979° E, on *Physcia adscendens* on *Ulmus minor* in broadleaf forest, 21.12.2019, coll. and det. V. N. Botyakov (LE 321853); the same place, 46.03446° N, 38.96358° E, on *Physcia adscendens* in broadleaf forest, 21.12.2019, coll. and det. V.N. Botyakov (LE 321854).

Gastrales

Gastrum campestre Morgan – new for Kabardino-Balkar Republic. **D** – AL, AST, BEL, IRK, KC, KK, KRS, KYA, LIP, NVS, OMS, PNZ, ROS, SE, SVE, TY, UD, VOR. **S** – Kabardino-Balkar Republic, Elbrusky Dist., Tyrnyauz, 43.36667° N, 42.90000° E, on soil in pastured dry meadow, 11.10.2018, coll. and det. YuR (YuR 3562, dupl. LE 321848).

G. triplex Jungh. – new for Komi Republic. **D** – AD, AL, AMU, BEL, KDA, KGD, KHA, KM, KR, KRS, LIP, ME, MO, NIZ, PRI, ROS, SAR, SVE, TA, UD, YEV. **S** – Komi Republic, Syktyvdinsky Dist., Vylgortske forestry, 61.53668° N, 50.60419° E, on litter in spruce-birch herb-green moss forest, 04.06.2019, coll. I.A. Kirillova and D.V. Kirillov, det. YuR and MP (SYKOf 3068, dupl. LE F-334448).

Hymenochaetales

Cotylidia undulata (Fr.) P. Karst. – new for Arkhangelsk Oblast. **D** – LEN, NGR, PSK, SPE, SVE. **S** – Arkhangelsk Oblast, Plesetsky Dist., Sheleksa, 62.9141° N, 40.3102° E, on soil in lingonberry-lichen pine forest, 18.09.2020, coll. O.N. Ezhov, det. I.V. Zmitrovich (AR 3504, dupl. LE F-334497).

Hyphodontia arguta (Fr.) J. Erikss. – new for Yaroslavl Oblast. **D** – AL, ARK, BA, BEL, BRY, CHE, DA, IRK, KDA, KEM, KGD, KIR, KM, KR, KRS, KYA, LEN, LIP, MO, MOW, MUR, NIZ, NVS, OMS, ORE, ORL, PER, SAM, SE, SPE, SVE, TA, TOM, TYU, VGG, YAN. **S** –

Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen trunk of *Salix* sp. in deciduous forest dominated by birch and willow, 10.04.2017, coll. and det. YuKh (INEP 3197, dupl. LE F-334462).

Inocutis rheades (Pers.) Fiasson et Niemelä – new for Murmansk Oblast. **D** – widespread species. **S** – Murmansk Oblast, jurisdictional territory of the city of Monchegorsk, Lapland Nature Reserve, Chunozerskaya Usadba, 67.65272° N, 32.64780° E, on fallen trunk of *Populus tremula* in spruce forest, 21.08.2012, coll. and det. YuKh (INEP 891, dupl. LE F-334473).

Kurtia argillacea (Bres.) Karasiński – new for Yaroslavl Oblast. **D** – AL, ARK, BRY, CHE, IRK, KDA, KGN, KHM, KLU, KO, KR, KYA, LEN, MUR, NIZ, NVS, OMS, ORL, PER, PRI, PSK, SA, SPE, SVE, TVE, ZAB. **S** – Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen trunk of *Sorbus aucuparia* in deciduous forest dominated by birch and willow, 24.04.2017, coll. and det. YuKh (INEP 3192, dupl. LE F-334463).

Leucophaellinus irpicoides (Bondartsev ex Pilát) Bondartsev et Singer – new for Sverdlovsk Oblast. **D** – AL, ALT, KHA, PRI, SAK, YEV. **S** – Sverdlovsk Oblast, Ekaterinburg, Botanical garden, 56.797° N, 60.602° E, on alien tree of *Tilia manchurica* (this linden was brought from the Far East as a seedling with a soil butt), 27.09.2014, coll. and det. ASh (SVER(F) 33817, dupl. LE F-334486).

Lyomyces crustosus (Pers.) P. Karst. – new for Yaroslavl Oblast. **D** – widespread species. **S** – Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen trunk of *Salix* sp. in deciduous forest dominated by birch and willow, 15.04.2017, coll. and det. YuKh (INEP 3166, dupl. LE F-334464).

Phellinopsis conchata (Pers.) Y.C. Dai – new for Yaroslavl Oblast. **D** – widespread species. **S** – Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen trunk of *Salix* sp. in deciduous forest dominated by birch and willow, 10.04.2017, coll. and det. YuKh (INEP 3178, dupl. LE F-334466).

Porodaedalea laricis (Jacz. ex Pilát) Niemelä – new for Republic of Tatarstan. **D** – AMU, ARK, BA, CHE, IRK, KAM, KHM, KK, KO, KR, KYA, LEN, PRI, SPE, SVE, TOM, YAN, YEV, ZAB. **S** – Republic of Tatarstan, Zelenodolsky Dist., Volzhsko-Kamsky Nature Reserve, Raifa, 55.90662° N, 48.74107° E, on living *Larix* sp. in arboretum, 22.06.2017, coll. and det. KP (PK 10904, dupl. LE 321865).

Rickenella swartzii (Fr.) Kuyper – new for Republic of Tatarstan. **D** – ALT, KHM, KLU, LEN, MAG, MUR, NVS, PRI, PSK, TOM, UD, VLG, YEV. **S** – Republic of Tatarstan, Zelenodolsky Dist., Krasnooktyabrskoye forestry, 55.91211° N, 48.97042° E, among moss on fallen trunk in pine-dominated forest with birch, linden and spruce, 17.09.2017, coll. and det. KP (LE 321866).

Tubulicrinis regificus (H.S. Jacks. et Dearden) Donk – new for Komi Republic. **D** – YAN. **S** – Komi Republic, Pechorsky Dist., Yugyd Va National Park, 64.96842° N, 59.17547° E, on fallen trunk of *Picea obovata* in mixed forest (spruce, birch, larch, fir), 15.07.2019, coll. and det. DK (SYKOF 5121, dupl. LE F-334458).

Tubulicrinis sororius (Bourdöt et Galzin) Oberw. – new for Chelyabinsk Oblast. **D** – IRK, KYA, ROS, SA, SVE, YAN. **S** – Chelyabinsk Oblast, Miass area, Ilmensky Nature Reserve, Bolshoye Miassovo, 55.169° N, 60.303° E, on fall-

en trunk of *Juniperus communis* in stony soil, open juniper stands, 03.08.2015, coll. and det. ASh (SVER(F) 92997, dupl. LE F-334496).

Xylodon raduloides Riebesehl et Langer – new for Kostroma Oblast. **D** – BA, BEL, BRY, CHE, DA, KAM, KDA, KEM, KGD, KLU, KR, KRS, LEN, LIP, MO, MOS, NGR, NIZ, ORE, ORL, PSK, ROS, SAM, SMO, SPE, SVE, TAM, TOM, TUL, TVE, UD, VOR, YEV. **S** – Kostroma Oblast, Kostromskoy Dist., “Aganinskaya Dubrava” forest area, 57.83064° N, 40.86569° E, on dead branches of a living *Quercus robur* in herb-rich oak forest, 03.09.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334437).

Jaapiales

Jaapia argillacea Bres. – new for Sverdlovsk Oblast. **D** – ARK, KDA, KHM. **S** – Sverdlovsk Oblast, Nizhneserginsky Dist., “Olenii Ruchii” Nature Park, 56.501° N, 59.287° E, on fallen trunk of *Picea obovata* in spruce-fir forest, 23.07.2020, coll. and det. ASh (SVER(F) 51742, dupl. LE F-334485).

Phallales

Phallus impudicus L. – new for Leningrad Oblast. **D** – widespread species. **S** – Leningrad Oblast, Kingiseppsky Dist., Kaibolovo, Kurgalsky zakaznik, 59.73631° N, 28.03478° E, on soil in coniferous-broadleaf forest, 02.08.2020, coll. and det. D.A. Tomchin (LE 312609).

Polyporales

Antrodiella faginea Vampola et Pouzar – new for Republic of Mordovia. **D** – ARK, CHE, KDA, KO, KR, LEN, LIP, NIZ, ORL, PRI, PSK, ROS, RYA, SAM, SPE, SVE, TA, TUL, TVE. **S** – Republic of Mordovia, Temnikovsky Dist., Mordovsky Nature Reserve, 54.77553° N, 43.41813° E, on fallen branch of *Betula* sp. in pine forest with oak, 17.07.2015, coll. and det. SB (LE 314696); the same place, 54.787° N, 43.404° E, on fallen branch of *Betula* sp. in spruce forest with birch, 10.09.2011, coll. and det. SB (LE 314695); the same place, 54.72637° N, 43.15036° E, on fallen branch of *Ulmus* sp. in elm-oak forest, 23.07.2015, coll. and det. SB (LE 314697); the same place, 54.707° N, 43.220° E, on litter in pine forest, 15.09.2004, coll. L.V. Teryokhina, det. SB (HMNR F20491) (Bolshakov, Zmitrovich, 2014; Bolshakov, 2015, both as *Postia floriformis* (Qué.) Jülich).

Ceriporia bresadolae (Bourdöt et Galzin) Donk – new for Astrakhan Oblast, Oryol Oblast, Penza Oblast, and Republic of Tatarstan. **D** – CHE, DA, LIP, NIZ, PER, TY. **S** – Astrakhan Oblast, Akhtubinsky Dist., Bogdinsko-Baskunchaksky Nature Reserve, Karasun, 48.26148° N, 46.96106° E, on burned (pine) timber, 18.10.2009, coll. YuR, det. SB (LE 287080) (Rebriev et al., 2012a, b, as *Ceriporia tarda* (Berk.) Ginns). Oryol Oblast, Mtsensky Dist., Torkunovka, 53.24522° N, 36.33964° E, on fallen branches of *Pinus sylvestris* in herb-rich pine forest, 28.08.2011, coll. SV, det. SB and SV (LE 290047) (Volobuev, 2015, as *Ceriporia purpurea* (Fr.) Donk). Penza Oblast, Zemetchinsky Dist., Kirovsky, 53.4213° N, 42.3460° E, on fallen branches of *Pinus sylvestris*, 21.09.1929, coll. A. S. Bondartsev, det. SB (LE 25242) (Bondartsev, 1953, as *Merulioptoria purpurea* (Fr.) Bondartsev et Singer [for Tambov Oblast]). Republic of Tatarstan, Zelenodolsky Dist., Volzhsko-Kamsky Nature Re-

serve, Raifa, 55.9154° N, 48.7223° E, on fallen *Pinus sylvestris*, 04.08.1939, coll. Lj.N. Vassilyeva, det. SB (LE 25246) (Bondartsev, 1953; Vassilyeva, 1977, both as *Merulioporia purpurea*).

C. viridans (Berk. et Broome) Donk – new for Murmansk Oblast. **D** – ALT, ARK, BA, BEL, BRY, CHE, KAM, KHM, KIR, KM, KO, KR, KRS, LEN, LIP, MO, MOS, NIZ, NVS, ORE, ORL, PER, PRI, PSK, ROS, SPE, SVE, TVE, TY, VOR, YEV, ZAB. **S** – Murmansk Oblast, jurisdictional territory of the town of Polyarnye Zori, 67.43094° N, 32.41913° E, on fallen trunk of *Alnus incana* in alder thickets along the Imandra Lake, 12.07.2020, coll. and det. YuKh (INEP 2922, dupl. LE F-334471).

Crustoderma longicystidiatum (Litsch.) Nakasone – new for Sverdlovsk Oblast. **D** – ARK, KO, NIZ. **S** – Sverdlovsk Oblast, Prigorodny Dist., Chernoistochinsk, 57.7036° N, 59.87750° E, on fallen trunk of *Pinus sylvestris* in secondary herb-rich birch forest with aspen, pine, spruce and fir, 21.07.2020, coll. and det. IS (LE F-334416, dupl. SVER).

Cyanosporus alni (Niemelä et Vampola) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai – new for Murmansk Oblast. **D** – ARK, BA, BEL, BRY, CHE, IRK, KIR, KR, KYA, LEN, LIP, MO, MOS, NGR, NIZ, NVS, ORL, PSK, ROS, RYA, SPE, SVE, TUL, TVE, TYU, UD, YEV. **S** – Murmansk Oblast, Kandalakshsky Dist., Oriyarvi Lake, 66.8° N, 31.22639° E, on fallen trunk of *Betula pubescens* in pine-spruce forest, 27.08.2014, coll. L. G. Isaeva, det. YuKh (INEP 3201, dupl. LE F-334472).

Fomitopsis pinicola (Sw.) P. Karst. – new for Kostroma Oblast. **D** – widespread species. **S** – Kostroma Oblast, Oktyabrsky Dist., Grekhovo, 59.10366° N, 47.28684° E, on fallen trunk of *Picea fennica* in wet herb-rich mixed forest with spruce and birch, 27.07.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334430).

Hypoderma litschaueri (Burt) J. Erikss. et Å. Strid – new for Kirov Oblast. **D** – KDA, LEN, ORE, ORL, PER, SVE, TVE, TYU. **S** – Kirov Oblast, Tuzhinsky Dist., Pizhemsky zakaznik, Kovrzhata, 57.69773° N, 47.89388° E, on fallen trunk of *Betula pendula* in herb-rich old-growth spruce-pine forest with aspen, birch and elm, 19.09.2019, coll. and det. IS (LE F-334415, dupl. SVER).

H. setigerum (Fr.) Donk – new for Kostroma Oblast. **D** – widespread species. **S** – Kostroma Oblast, Kostromskoy Dist., “Aganinskaya Dubrava” forest area, 57.83064° N, 40.86569° E, on dead branches of *Quercus robur* in herb-rich oak forest, 03.09.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334431).

Hypochnicium wakefieldiae (Bres.) J. Erikss. – new for Republic of Mordovia. **D** – KDA, KO, KR, LEN, LIP, ORL, TVE. **S** – Republic of Mordovia, Temnikovsky Dist., Mordovsky Nature Reserve, 54.88735° N, 43.60613° E, on fallen branch of *Sorbus aucuparia* in pine forest, 17.09.2012, coll. and det. SB (LE 301301) (Bolshakov, Zmitrovich, 2014; Bolshakov, 2015, both as *Hypochnicium punctulatum* (Cooke) J. Erikss.); the same place, 54.7794° N, 43.35751° E, on fallen trunk of *Pinus sylvestris* in pine forest, 29.09.2014, coll. and det. SB (LE 304194) (Bolshakov, 2015, as *Hypochnicium geogenium* (Bres.) J. Erikss.); the same place, 54.77562° N, 43.41956° E, on fallen trunk of *Pinus sylvestris* in spruce forest, 26.09.2014, coll. and det. SB (LE 304195) (Bolshakov, 2015, as *H. geogenium*); the same place, 54.72018° N, 43.22051° E, on stump of *Pinus sylvestris* in

pine forest with linden, 29.08.2011, coll. and det. SB (LE 301300) (Bolshakov, Zmitrovich, 2014; Bolshakov, 2015, both as *H. punctulatum*).

Leptoporus mollis (Pers.) Quél. – new for Tyva Republic. **D** – widespread species. **S** – Tyva Republic, Kyzylsky Dist., Tapsinsky zakaznik, 51.91353° N, 94.98043° E, on fallen trunk of *Larix sibirica* in larch forest, 10.08.2020, coll. AV, det. VV (NSK 1014659, dupl. LE F-334474).

Merulioopsis violacea (Fr.) Bondartsev – new for Republic of Mordovia and Udmurt Republic. **D** – AST, CHE, KIR, KYA, LEN, MOS, NIZ, NVS, PER, SVE, TA. **S** – Republic of Mordovia, Temnikovsky Dist., Mordovsky Nature Reserve, 54.72° N, 43.22° E, on fallen trunk of *Pinus sylvestris* in pine forest with linden, 29.08.2011, coll. and det. SB (LE 321555) (Bolshakov, Zmitrovich, 2014; Bolshakov, 2015, both as *Ceriporia viridans* (Berk. et Broome) Donk). Udmurt Republic, Izhevsk, on fallen trunk of *Pinus sylvestris*, 16.08.2009, coll. VK, det. SB and VK (LE 247365) (Kapitonov, 2013, as *Ceriporia excelsa* S. Lundell ex Parmasto).

Metuloidea fragrans (A. David et Tortić) Miettinen – new for Yaroslavl Oblast. **D** – BEL, BRY, KLU, KRS, KYA, LEN, LIP, MO, MOS, NIZ, ORE, ORL, RYA, SAM, TA, TVE, VOR. **S** – Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen trunk of *Sorbus aucuparia* in deciduous forest dominated by birch and willow, 24.04.2017, coll. and det. YuKh (INEP 3170, dupl. LE F-334465).

Panus lecomtei (Fr.) Corner [= *Panus neostrigosus* Drechsler-Santos et Wartchow] – new for Kostroma Oblast. **D** – widespread species. **S** – Kostroma Oblast, Galichsky Dist., Yakushkino, 58.35020° N, 42.40285° E, on fallen branch of *Populus tremula* in mixed stands with aspen, spruce and birch, 12.09.2020, coll. AL, det. SV (LE F-334432).

Phanerochaete livescens (P. Karst.) Volobuev et Spirin – new for Kostroma Oblast and Republic of Mordovia. **D** – ARK, BEL, DA, KHA, KR, LEN, LIP, NIZ, ORL, SVE, VGG. **S** – Kostroma Oblast, Kostromskoy Dist., “Aganinskaya Dubrava” forest area, 57.83064° N, 40.86569° E, on dead branches of a living *Quercus robur* in herb-rich oak forest, 03.09.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334434). Republic of Mordovia, Temnikovsky Dist., Mordovsky Nature Reserve, 54.73624° N, 43.13460° E, on fallen trunk of *Alnus glutinosa* in black alder forest, 18.10.2012, coll. SB, det. SV (LE 301377) (Bolshakov, Zmitrovich, 2014; Bolshakov, 2015, both as *Phanerochaete sordida* (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarden); the same place, Pushta, 54.71490° N, 43.21706° E, on fallen trunk of *Alnus glutinosa* in black alder forest, 16.10.2012, coll. and det. SB (HMNR F20498) (Bolshakov, Zmitrovich, 2014; Bolshakov, 2015, both as *Ph. sordida*).

Phlebia subochracea (Alb. et Schwein.) J. Erikss. et Ryvarden – new for Republic of Mordovia. **D** – ARK, BA, CHE, IRK, KDA, KHM, KO, LEN, OMS, ORE, ROS, SVE, VGG, VOR. **S** – Republic of Mordovia, Temnikovsky Dist., Mordovsky Nature Reserve, 54.75365° N, 43.09022° E, on fallen trunk of *Ulmus* sp. in elm-oak forest, 10.09.2013, coll. SB, det. SV (LE 301975) (Bolshakov, 2015, as *Phlebia ochraceofulva* (Bourdot et Galzin) Donk).

Rhizochaete sulphurina (P. Karst.) K.H. Larss. – new for Tyumen Oblast. **D** – KDA, KHM, KIR, KO, KYA, LEN, MO, NIZ, NVS, OMS, ORE, ORL, PRI, SAK, SVE, TA, TUL, YEV. **S** – Tyumen Oblast, Tobolsk, Sumkino,

58.11355° N, 68.34031° E, on fallen trunk of *Pinus sylvestris* in pine forest, 24.07.2019, coll. and det. VK (LE F-334422).

Rhodonia placenta (Fr.) Niemelä, K.H. Larss. et Schigel – new for Tyva Republic. D – AL, ALT, ARK, BA, BRY, BU, CU, KHA, KHM, KIR, KO, KR, KYA, LEN, MO, MOS, MUR, NGR, NIZ, NVS, ORL, PER, PSK, SPE, SVE, TA, TOM, TVE, TYU, UD, VLG. S – Tyva Republic, Kaa-Khemsky Dist., Ondumsky zakaznik, 51.78098° N, 94.7376° E, on fallen trunk of *Larix sibirica* in larch forest, 10.08.2020, coll. AV, det. VV (NSK 1014656, dupl. LE F-334480).

Riopa metamorphosa (Fuckel) Miettinen et Spirin – new for Lipetsk Oblast. D – NIZ, ORE, SVE. S – Lipetsk Oblast, Krasninsky Dist., Sukhodol, “Chernoles” forest area, 52.96598° N, 38.60672° E, on fallen burned trunk of *Quercus robur* in herb-rich oak forest with maple and birch, 30.09.2016, coll. N.V. Shakhova and SV, det. SV (LE F-334419). GenBank accession number – MZ889445.

Sarcodontia crocea (Schwein.) Kotl. – new for Chelyabinsk Oblast. D – AST, BEL, KDA, KIR, KM, KRS, LEN, LIP, MO, NIZ, NVS, ORE, ORL, PRI, ROS, SAM, SVE, TA, TUL, VOR, YEV. S – Chelyabinsk Oblast, Miass, Museum of Ilmensk Nature Reserve, 55.014° N, 60.158° E, on alive *Ulmus laevis*, 17.08.2020, coll. A. I. Ischenko, det. ASh (SVER(F) 96163, dupl. LE F-334490).

Skeletocutis odora (Sacc.) Ginns – new for Tyva Republic. D – AL, ALT, AMU, ARK, BEL, BRY, CHE, IRK, KEM, KHM, KIR, KO, KOS, KR, KYA, LEN, MO, MUR, NGR, NIZ, NVS, ORL, PER, PRI, PSK, SAM, SPE, SVE, TA, TOM, TVE, TYU, UD, VOR. S – Tyva Republic, Piy-Khemsky Dist., Khutinsky zakaznik, 52.7174° N, 94.78968° E, on fallen trunk of *Pinus sibirica* in cedar-spruce-larch forest, 12.08.2020, coll. AV, det. VV (NSK 1014657, dupl. LE F-334481).

Steccherinum pseudozilingianum (Parmasto) Vesterh. – new for Kirov Oblast. D – ALT, ARK, BRY, KHM, KO, KR, KYA, LEN, NGR, NIZ, ORE, PSK, SAM, SVE, TA, TVE, TYU. S – Kirov Oblast, Tuzhinsky Dist., Pizhemsky zakaznik, Kovrzhata, 57.70378° N, 47.86515° E, on dead basidiomata of *Phellinus tremulae* and on bark of a living *Populus tremula* in old-growth fern and herb-rich valley mixed forest with spruce, fir, pine, birch, aspen and black alder, 21.09.2019, coll. and det. IS (LE F-334417, dupl. SVER).

Tyromyces fumidiceps G.F. Atk. – new for Komi Republic. D – ARK, KHM, LEN, MO, NIZ, ORE, PSK, ROS, SPE, SVE, TYU. S – Komi Republic, Vuktylsky Dist., Yugyd Va National Park, 64.16228° N, 59.39292° E, on decayed spruce wood in floodplain of the Lepta-Niderma river, 01.08.2020, coll. and det. DK (SYKOf 5334, dupl. LE F-334459).

Russulales

Acanthophysellum cerussatum (Bres.) Parmasto – new for Kirov Oblast. D – KHM, KM, KO, KYA, MOS, NVS, ORL, PER, RYA, SAM, SVE, TVE. S – Kirov Oblast, Tuzhinsky Dist., Pizhemsky zakaznik, Kovrzhata, 57.69773° N, 47.89388° E, on standing dead trunk of *Salix* sp. in herb-rich old-growth spruce-pine forest with aspen, birch and elm, 19.09.2019, coll. and det. IS (LE F-334418, dupl. SVER).

A. minor (Pilát) Sheng H. Wu, Boidin et C.Y. Chien – new for Yaroslavl Oblast. D – LIP. S – Yaroslavl Oblast, Uglichsk Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen trunk of *Salix* sp. in deciduous forest dominated by birch and

willow, 12.04.2017, coll. and det. YuKh (INEP 3180, dupl. LE F-334460).

Albatrellus citrinus Ryman – new for Republic of Bashkortostan. D – SVE. S – Republic of Bashkortostan, Beloretsky Dist., 54.407° N, 57.333° E, on soil in fir-oak forest, 12.07.2011, coll. and det. ASh (SVER(F) 94511, dupl. LE F-334482).

A. subrubescens (Murrill) Pouzar – new for Chelyabinsk Oblast. D – KGD, KR, LEN, SVE. S – Chelyabinsk Oblast, Zlatoust area, Taganay National Park, 55.251° N, 59.803° E, on soil in spruce-birch forest, 08.08.2020, coll. A.I. Ischenko, det. ASh (SVER(F) 96182, dupl. LE F-334483).

Auriscalpium vulgare Gray – new for Komi Republic. D – widespread species. S – Komi Republic, Syktyvdinsky Dist., Syktyvkarsky protected area, 61.55623° N, 50.64426° E, on litter in moist pine forest, 01.07.2008, coll. and det. D.V. Kirillov (SYKOf 2706, dupl. LE F-334442).

Baltazarria galactina (Fr.) Leal-Dutra, Dentinger et G.W. Griff. – new for Kirov Oblast. D – AMU, ARK, BA, BEL, DA, IRK, KDA, KHM, KO, KR, KYA, LEN, ME, MO, NGR, NIZ, NVS, ORL, PER, PRI, PSK, RYA, SAM, SPE, SVE, TA, TVE, TYU, VOR, YEV. S – Kirov Oblast, Tuzhinsky Dist., Pizhemsky zakaznik, Kovrzhata, 57.71865° N, 51.85992° E, on fallen trunk of *Populus tremula* in old-growth herb-green mosses pine forest with birch, aspen, spruce, and fir, 20.09.2019, coll. and det. IS (LE F-334414, dupl. SVER).

Bondarzewia mesenterica (Schaeff.) Kreisel – new for Chelyabinsk Oblast. D – AD, KC, KDA, KO, SAK, SVE. S – Chelyabinsk Oblast, Zlatoust area, Taganay National Park, 55.369° N, 59.843° E, at the base of rotten stump of *Abies* sp. in fir-linden-birch forest, 09.08.2020, coll. A.I. Ischenko, det. ASh [SVER(F) 96157, dupl. LE F-334484].

Gloeopeniophorella convolvens (P. Karst.) Boidin, Lanq. et Gilles – new for Tyumen Oblast. D – ARK, KEM, KHM, KIR, KK, KO, KR, KYA, LEN, MO, MOS, MUR, NGR, NIZ, NVS, ORE, ORL, PSK, SVE, TA, TVE. S – Tyumen Oblast, Tobolsky Dist., Savina, 58.20171° N, 68.18072° E, on fallen trunk of *Populus tremula* in deciduous forest (aspen, birch, linden), 08.08.2019, coll. and det. VK (LE F-334424).

Lactarius deterrimus Gröger – new for Republic of Tatarstan. D – AL, ARK, BU, IRK, KB, KC, KGD, KHM, KIR, KO, KR, KYA, LEN, MAG, MO, MOS, NGR, NVS, ORL, PER, PNZ, PSK, SPE, SVE, TOM, TUL, TVE, UD, VLG, YAR. S – Republic of Tatarstan, Baltasinsky Dist., “Yaltra” forest, 56.34486° N, 50.16466° E, on soil in spruce forest with aspen, 29.08.2018, coll. and det. KP (PK 10716, dupl. LE 321860); Yelabuzhsky Dist., Nizhnyaya Kama National Park, 55.78151° N, 52.31266° E, on soil in linden forest with spruce and pine, 08.09.2018, coll. and det. KP (PK 10493, dupl. LE 321861); Kukmorsky Dist., Lubyaneskoe forestry, 56.05732° N, 51.45190° E, on soil in spruce forest, 08.08.2019, coll. and det. KP (PK 10767, dupl. LE 321862).

Peniophora junipericola J. Erikss. – new for Chelyabinsk Oblast. D – ARK, DA, KDA, KM, SVE. S – Chelyabinsk Oblast, Satkinsky Dist., Zuratkul National Park, 54.943° N, 59.183° E, on dead branch of *Juniperus communis* in spruce-dominated dry-forest, 16.09.2020, coll. and det. ASh (SVER(F) 96159, dupl. LE F-334488).

P. limitata (Chaillet ex Fr.) Cooke – new for Chelyabinsk Oblast. D – BEL, BRY, CE, KDA, KLU, LEN, MUR,

NVS, ORE, ORL, PSK, SPE, SVE, TUL, VGG. S – Chelyabinsk Oblast, Chelyabinsk, Central City Park, 55.165° N, 61.361° E, on dead branch of *Syringa vulgaris*, 15.09.2019, coll. A.I. Ischenko, det. ASh [SVER(F) 93005, dupl. LE F-334489].

P. quercina (Pers.) Cooke – new for Kostroma Oblast. D – AMU, BA, BEL, BRY, CE, KDA, KGD, KIR, KLU, KM, KRS, LEN, LIP, MO, MOS, MOW, MUR, NGR, NIZ, OMS, ORE, ORL, PNZ, PRI, PSK, ROS, RYA, SAM, SPE, STA, SVE, TUL, VGG, YEV, ZAB. S – Kostroma Oblast, Kostromskoy Dist., “Aganinskaya Dubrava” forest area, 57.83002° N, 40.86747° E, on dead branches of a living *Quercus robur* in herb-rich oak forest, 03.09.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334433).

Scutiger pes-caprae (Pers.) Bondartsev et Singer – new for Sverdlovsk Oblast. D – KGD, PRI. S – Sverdlovsk Oblast, Krasnoufimsky Dist., Nizhneirginsk, 56.896° N, 57.380° E, on soil in mixed pine-fir forest with oak, maple and hazel, 28.08.1957, coll. N.T. Stepanova-Kartavenko, det. ASh (SVER(F) 17925, dupl. LE F-334491).

Scytonostroma praestans (H.S. Jacks.) Donk – new for Komi Republic. D – AMU, IRK, KYA, MUR, YAN. S – Komi Republic, Vuktylsky Dist., Yugyd Va National Park, 64.16636° N, 59.37622° E, on fallen trunk of *Larix sibirica* in birch-larch forest, 20.07.2020, coll. and det. DK (SYKOf 5212, dupl. LE F-334457).

Stereum gausapatum (Fr.) Fr. – new for Kostroma Oblast. D – ALT, BEL, BRY, CE, KAM, KDA, KHA, KIR, KM, KR, KRS, LEN, LIP, MO, MOS, MOW, NGR, NIZ, NVS, ORL, PNZ, PRI, PSK, ROS, RYA, SAM, SPE, SVE, TA, TUL, TVE, TYU, ULY, VGG, VOR. S – Kostroma Oblast, Kostromskoy Dist., “Aganinskaya Dubrava” forest area, 57.83002° N, 40.86747° E, on dead branch of *Quercus robur* in herb-rich oak forest, 03.09.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334495); the same place, 57.83225° N, 40.86671° E, on fallen branch of *Quercus robur* in herb-rich oak forest, 03.09.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334436).

S. hirsutum (Willd.) Pers. – new for Kostroma Oblast and Yaroslavl Oblast. D – widespread species. S – Kostroma Oblast, Kostromskoy Dist., “Aganinskaya Dubrava” forest area, 57.83225° N, 40.86671° E, on fallen trunk of *Quercus robur* in herb-rich oak forest, 03.09.2020, coll. AL and AE, det. SV (LE F-334439); Oktyabrsky Dist., 59.11142° N, 47.40643° E, on standing dead trunk of *Sorbus aucuparia* in fern-blueberry spruce-dominated forest with birch, aspen and pine, 25.07.2020, coll. AL, det. SV (LE F-334438). Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen deciduous tree trunk in deciduous forest dominated by birch and willow, 24.04.2017, coll. and det. YuKh (INEP 3176, dupl. LE F-334468).

Thelephorales

Odontia ferruginea Pers. [= *Tomentella crinalis* (Fr.) M.J. Larsen] – new for Tyumen Oblast. D – AL, ALT, ARK, BRY, DA, IRK, KAM, KDA, KHA, KIR, KR, KYA, LEN, LIP, MUR, NGR, NIZ, NVS, OMS, ORE, ORL, PRI, SPE, SVE, TA, TVE, TY, VOR, ZAB. S – Tyumen Oblast, Tobolsky Dist., Belya, 58.27532° N, 68.69336° E, on fallen branch of *Betula* spp. in pine forest with birch, 26.09.2019, coll. and det. VK (LE F-334425).

Sarcodon squamosus (Schaeff.) Quél. – new for Republic of Tatarstan. D – KR, KYA, LEN, MO, PSK, SPE, SVE, UD. S – Republic of Tatarstan, Kazan, “Lebyazhiye” city park, 55.82920° N, 48.93156° E, on soil in pine-dominated forest with birch, 23.09.2017, coll. and det. KP (PK 11172, dupl. LE 321867).

Trechisporales

Trechispora confinis (Bourdot et Galzin) Liberta – new for Republic of Mordovia. D – BA, BEL, CHE, LIP, MUR, NGR, ORE, PER, TVE. S – Republic of Mordovia, Temnikovsky Dist., Mordovsky Nature Reserve, 54.73173° N, 43.12080° E, on fallen trunk of *Quercus robur* in linden-oak forest, 18.10.2012, coll. SB, det. SV (HMNR F20438, dupl. LE 301909) (Bolshakov, Zmitrovich, 2014; Bolshakov, 2015, as *Sistotrema perpusilla* Hjortstam).

T. mollusca (Pers.) Liberta – new for Yaroslavl Oblast. D – ARK, BEL, BRY, CHE, IRK, IVA, KDA, KGN, KHM, KIR, KLU, KM, KO, KR, KRS, KYA, LEN, LIP, MOS, MOW, MUR, NGR, NIZ, NVS, ORL, PER, PSK, SA, SAM, SMO, SPE, SVE, TAM, TOM, TVE, TY, TYU, UD, VOR, YAN. S – Yaroslavl Oblast, Uglichsky Dist., Altynovo, 57.56697° N, 38.29327° E, on fallen trunk of *Salix* sp. in deciduous forest dominated by birch and willow, 10.04.2017, coll. YuKh and E.A. Borovichev, det. YuKh (INEP 3167, dupl. LE F-334469, INEP 3199).

DACRYMYCETES

Dacrymycetales

Calocera cornea (Batsch) Fr. – new for Komi Republic. D – AD, AL, ALT, AMU, ARK, KAM, KDA, KEM, KHA, KHM, KIR, KM, KRS, KYA, LEN, LIP, ME, MO, MOS, MOW, MUR, NGR, NVS, PRI, PSK, ROS, RYA, SAM, SMO, SPE, STA, SVE, TA, TOM, TVE, UD, VLA. S – Komi Republic, Vuktylsky Dist., Yugyd Va National Park, 64.22198° N, 57.96886° E, on fallen trunk of *Betula* sp. in forest with dominated *Alnus fruticosa*, 25.08.2018, coll. and det. MP (SYKOf 3024, dupl. LE F-334445).

The authors are grateful to O.V. Morozova (St. Petersburg, Russia), T.Yu. Svetasheva (Tula, Russia) for the identification of *Volvariella surrecta* and *Xerocomellus cisalpinus*, and to D.A. Tomchin (St. Petersburg, Russia), L.G. Isaeva and G.P. Urbanavichus (Apatity, Russia), A.I. Ischenko (Chelyabinsk, Russia), D.V. Patrakova, N.D. Tatarinov, Yu.A. Chelakova (Perm, Russia) for specimens kindly provided at our disposal. The work of SV, SB, EP, LK, E.A. Palomozhnykh, N.V. Shakhova, and I.V. Zmitrovich has been carried out within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute (AAAA-A19-119020890079-6) using the equipment of the Core Facility Centre “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute, RAS (St. Petersburg, Russia). The work of YuKh and E.A. Borovichev was carried out within the framework of the institutional research project of the Institute of North Industrial Ecology Problems of the Kola Scientific center of RAS (AAAA-A18-118021490070-5). The work of YuR was carried out within the frame of

the government assignment for the South Science Center of RAS (project AAAA-A19-119011190176-7). The work of MP, DK, and D.V. Kirillov has been carried out within the framework of the institutional research project of the Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS (AAAA-A19-119011790022-1). The work of VV, AV and T. Dejidmaa was funded by RFBR and MCESSM according to the research project N 19-54-44002 Mong_T, Herbarium material was loaded in MG Popov Herbarium (NSK), USU 440537, Novosibirsk. The work of O.N. Ezhov was carried out in frameworks of State Task (AAA-A18-118011690221-0). The work of E.A. Zvyagina was funded by RFBR (project N 20-04-00349).

REFERENCES

- Bolshakov S.Yu.* Aphyllophoroid fungi of the Mordovsky Nature Reserve (annotated checklist). Flora i fauna zapovednikov. V. 123. Moscow, 2015 (in Russ.).
- Bolshakov S.Yu., Kalinina L.B., Volobuev S.V. et al.* New species for regional mycobiotas of Russia. 5. Report 2020. Mikologiya i fitopatologiya. 2020. V. 54 (6). P. 404–413. <https://doi.org/10.31857/S0026364820060033>
- Bolshakov S.Yu., Potapov K.O., Ezhov O.N. et al.* New species for regional mycobiotas of Russia. 1. Report 2016. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50 (5). P. 275–286.
- Bolshakov S.Yu., Volobuev S.V., Ezhov O.N. et al.* Checklist of aphyllophoroid fungi of the European part of Russia: the first results. In: Dyakov Yu.T., Sergeev Yu.V. (eds) Current mycology in Russia. Vol. 6. National Academy of mycology, Moscow, 2017. P. 120–122 (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. <https://doi.org/10.1134/S0026364818060028>
- Bolshakov S.Yu., Zmitrovich I.V.* Aphyllophoroid fungi of Mordovia Reserve. Mikologiya i Fitopatologiya. 2014. V. 48 (5). P. 283–298 (in Russ.).
- Bondartsev A.S.* The *Polyporaceae* of the European part of the USSR and the Caucasus. Izdatelstvo AN SSSR, Moscow, Leningrad, 1953 (in Russ.).
- ISO 3166-2 Changes in the list of subdivision names and code elements. Newsletter II-2. 2010. http://www.iso.org/iso/iso_3166-2_newsletter_ii-2_2010-06-30.pdf. Accessed 12 April 2021
- Rebriev Yu.A., Aleksandrova A.V., Zmitrovich I.V. et al.* Fungi. In: I.N. Safronova, P.I. Bukharitsin, A.N. Barmin (eds.). Current State and Long-Term Changes in the Natural Environment of the Bogdinsko-Baskunchaksky Nature Reserve. Volgograd, 2012a. P. 135–154 (in Russ.).
- Rebriev Yu.A., Rusanov V.A., Bulgakov T.S. et al.* Mycobiota of the arid territories of the South-West of Russia. Southern Federal University Publishing House, Rostov-on-Don, 2012b (in Russ.).
- Svetasheva T.Yu., Arslanov S.N., Bolshakov S.Yu. et al.* New species for regional mycobiota of Russia. 2. Report 2017. Mikologiya i fitopatologiya. 2017. V. 51 (6). P. 375–389.
- Vassilyeva L.N.* Macromycete fungi of the Raifa section of the Volga-Kama Nature Reserve. In: E. L. Ljubarsky (ed.). Proceedings of the Volzhsko-Kamsky State Reserve. Issue III. Kazan, Tatarskoe knizhnoe izdatelstvo, 1977. P. 3–36 (in Russ.).
- Volobuev S.V.* Aphyllophoroid fungi of the Oryol Region: taxonomical composition, distribution, ecology. Izdatelstvo Lan, St. Petersburg, 2015 (in Russ.).
- Volobuev S.V., Bolshakov S.Yu., Shiryaev A.G. et al.* New species for regional mycobiotas of Russia. 4. Report 2019. Mikologiya i fitopatologiya. 2019. V. 53 (5). P. 261–271. <https://doi.org/10.1134/S0026364819050076>
- Большаков С.Ю. (Bolshakov)* Афиллофороидные грибы Мордовского заповедника (аннотированный список видов) / отв. ред. И.В. Змитрович. Флора и фауна заповедников. Вып. 123. М., 2015. 44 с.
- Большаков С.Ю., Волобуев С.В., Ежов О.Н. и др. (Bolshakov et al.)* Чек-лист афиллофороидных грибов европейской части России: первые результаты // Современная микология в России. Том 6 / Ред. Ю.Т. Дьяков, Ю.В. Сергеев. М.: Нац. акад. микол., 2017. С. 120–122.
- Большаков С.Ю., Змитрович И.В. (Bolshakov, Zmitrovich)* Афиллофороидные грибы Мордовского заповедника // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 5. С. 283–298.
- Бондарцев А.С. (Bondartsev)* Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа / отв. ред. В.П. Савич. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
- Васильева Л.Н. (Vassilyeva)* Грибы макромицеты Раифского участка Волжско-Камского заповедника // Труды Волжско-Камского государственного заповедника. Выпуск III / отв. ред. Е.Л. Любарский. Казань: Татарское книжное изд-во, 1977. С. 3–36.
- Волобуев С.В. (Volobuev)* Афиллофороидные грибы Орловской области: таксономический состав, распространение, экология / отв. ред. М.А. Бондарцева. СПб.: Изд-во “Лань”, 2015. 304 с.
- Ребриев Ю.А., Александрова А.В., Змитрович И.В. и др. (Rebriev et al.)* Грибы // Состояние и многолетние изменения природной среды на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника / отв. ред. И.Н. Сафонова, П.И. Бухарицин, А.Н. Бармин. Волгоград, 2012. С. 135–154.
- Ребриев Ю.А., Русанов В.А., Булгаков Т.С. и др. (Rebriev et al.)* Микобиота аридных территорий юго-запада России / отв. ред. Ю.А. Ребриев. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного федерального ун-та, 2012. 88 с.

Новые виды для микобиот регионов России. 6. Информационное сообщение – 2021

С. В. Волобуев^{a, #}, С. Ю. Большаков^a, Ю. Р. Химич^b, А. Г. Ширяев^c, Ю. А. Ребриев^d,
 К. О. Потапов^e, Е. С. Попов^a, В. И. Капитонов^f, М. А. Паламарчук^g, Л. Б. Калинина^a,
 Д. А. Косолапов^g, И. В. Ставишенко^c, Л. Г. Переведенцева^h, В. А. Власенкоⁱ, О. Н. Ежов^j,
 Д. В. Кириллов^g, В. Н. Ботяков^k, Е. А. Паломожных^a, В. С. Боталов^l, Е. А. Звягина^{m,n},
 Т. Дэжидмаа^o, А. В. Леострин^a, А. А. Ефимова^a, Е. А. Боровичев^b, Н. В. Шахова^a, А. С. Шишигин^h,
 А. В. Власенкоⁱ, И. В. Змитрович^a

^a Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

^b Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение

Федерального исследовательского центра “Кольский научный центр Российской академии наук”, Анадырь, Россия

^c Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия

^d Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия

^e Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

^f Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения РАН, Тобольск, Россия

^g Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар, Россия

^h Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ⁱ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия

^j Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова РАН, Архангельск, Россия

^k Санкт-Петербургское микологическое общество, Санкт-Петербург, Россия

^l Пермский государственный аграрно-технологический университет им. акад. Д.Н. Прянишникова, Пермь, Россия

^m Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

ⁿ Сургутский государственный университет, Сургут, Россия

^o Научно-исследовательский институт защиты растений Монголии, Улан-Батор, Монголия

^p Костромской музей-заповедник (отдел природы), Кострома, Россия

#e-mail: sergvolobuev@binran.ru

Представлены данные о находках 11 видов сумчатых и 116 видов базидиальных грибов, выявленных впервые для Кабардино-Балкарской Республики (6 видов), Карачаево-Черкесской Республики (1), Республики Коми (19), Республики Башкортостан (4), Республики Дагестан (1), Республики Мордовия (7), Республики Татарстан (12), Республики Тыва (5), Удмуртской Республики (1), Краснодарского края (2), Пермского края (5), Архангельской (3), Астраханской (1), Вологодской (4), Калининградской (1), Кировской (4), Костромской (9), Ленинградской (13), Липецкой (1), Мурманской (4), Новгородской (1), Орловской (1), Пензенской (1), Ростовской (1), Свердловской (4), Тюменской (10), Челябинской (7), Ярославской (10) областей, Санкт-Петербурга (1), Ханты-Мансийского автономного округа (2 вида). Аннотированный список включает данные о местонахождениях, местообитаниях, субстратах и датах сбора приводимых находок, с указанием коллекционных номеров микологических гербариев. Впервые для России приводятся *Favolaschia calocera*, *Hygrophorus exiguus* и *Laetisaria lichenicola*. Виды *Acanthophyllum minor*, *Albatrellus citrinus*, *Flammula pinicola*, *Leptosporomyces montanus* и *Tubulicrinis regificus* указываются для России во второй раз, виды *Gibbera andromedae*, *Lindtneria trachyspora*, *Rhodocollybia fodiens*, *Rossenscheldia abundans*, *Scutiger pes-caprae* и *Xerocomellus cisalpinus* отмечены третьими находками. Для образцов *Hygrophorus exiguus* и *Riopa metamorphosa* получены и депонированы в международную базу данных Генбанк нуклеотидные последовательности области ITS ядерной рибосомальной ДНК.

Ключевые слова: аскомицеты, базидиомицеты, биоразнообразие, распространение грибов, Россия

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.284: 502 (571.621)

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О БАЗИДИАЛЬНЫХ МАКРОМИЦЕТАХ
ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ (РОССИЯ)

© 2021 г. Е. А. Ерофеева^{1,*}, Н. В. Бухарова^{2,**}, Е. М. Булах^{2,***}

¹ Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
679016 Биробиджан, Россия

² Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
690022 Владивосток, Россия

*e-mail: gladdis@yandex.ru

**e-mail: nadya808080@mail.ru

***e-mail: bulakh55@mail.ru

Поступила в редакцию 23.03.2021 г.

После доработки 01.04.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Приведен аннотированный список 50 новых для региона видов макромицетов. Для *Cystidiopostia pileata* публикуемая находка – вторая на территории России: ранее этот вид был известен только из Сихотэ-Алинского заповедника (Приморский край). *Psilocybe fimetaria* и *Tricholomopsis sulfureoides* обнаружены на Дальнем Востоке России впервые. Два вида были найдены в дальневосточном регионе второй раз: *Hebeloma radicosum* указывалась ранее только в Амурской обл., а *Rhizomarasmius undatus* был известен только в Приморском крае в Лазовском заповеднике. *Amanita volvata*, *Clavaria acuta*, *Cotylidia diaphana*, *Tomentella umbrinopora* и *Xylodon nesporii* на российском Дальнем Востоке прежде неоднократно отмечались лишь в южной части Приморского края. Впервые в регионе был найден *Chroogomphus tomentosus*, включенный в Красную книгу РФ. Кроме того, были выявлены новые местообитания редких видов *Tulpolus atrobrunneus* и *T. porphyrosporus*, а также таких малоизвестных видов, как *Junghuhnia aurantilaeta* и *Ramaria flava*.

Ключевые слова: базидиальные макромицеты, Дальний Восток России, Еврейская АО, редкие виды

DOI: 10.31857/S0026364821060088

ВВЕДЕНИЕ

Еврейская автономная область (ЕАО) расположена в южной части российского Дальнего Востока в зоне контакта светлохвойной и темнохвойной тайги, хвойно-широколистенных лесов и смешанных редколесий (Frisman, 2018), что определяет высокое разнообразие природных комплексов. Для ЕАО известно 786 видов базидиальных макромицетов (Erofeeva, 2021), выявленных, главным образом, в результате инвентаризационных исследований, проводившихся на ООПТ региона (Bulakh et al., 2007; Bukharova, Zmitrovich, 2014; Erofeeva et al., 2019). Степень изученности общего видового разнообразия базидиальных макромицетов ЕАО, по оценке, составляет не более 80%, что указывает на перспективность дальнейших работ.

В данном сообщении приводятся сведения о 50 новых для региона видах, а также о новых местообитаниях редких (охраняемых) и малоизвестных видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В настоящей работе понятие “Дальний Восток” применяется в географическом смысле – как восточная часть азиатской России в зоне распространения муссонного климата (Амурская обл., Еврейская АО, Камчатский край, Магаданская обл., Приморский край, Сахалинская обл., Хабаровский край, Чукотский АО).

Гербарные образцы были собраны в 2012–2020 гг. в различных районах ЕАО. Определение проводилось по морфологическим признакам с применением световой микроскопии и стандартных реактивов согласно общепринятым методикам. Образцы хранятся в микологическом гербарии Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток (VLA).

Ниже представлен аннотированный список новых для ЕАО видов базидиомицетов. Названия таксонов и сокращения имён авторов даны согласно международной базе данных Index Fungorum (2021). Для некоторых видов также приведены

наиболее широко употребляемые синонимы. Так-
соны расположены в алфавитном порядке. Кол-
лектор и автор фотографий – Е.А. Ерофеева, если не
указано иное. Образцы агарикоидных грибов были
определенены Е.М. Булах и Е.А. Ерофеевой, афилло-
форовых грибов – Н.В. Бухаровой и Е.А. Ерофе-
вой. Латинские названия растений даны по: Vor-
obyov (1968). Для наиболее распространенных
древесных пород приняты следующие обозначе-
ния: *Betula dahurica* – Bd, *Pinus koraiensis* – Pk,
P. sylvestris – Ps, *Populus tremula* – Pt, *Quercus mongolica*
– Qm. Наиболее часто упоминаемые географиче-
ские точки обозначены сокращениями: I –
окрестности с. Желтый Яр, 48°32.19' с.ш.,
133°01.67' в.д.; II – 6 км к юго-западу от с. Голови-
но, северный берег оз. Лебединое, 48°09.37' с.ш.,
133°08.92' в.д.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Аннотированный список видов

Amanita rubescens var. *alba* Coker – 25-й км Биршоссе,
48°38.17' с.ш., 132°47.95' в.д., смешанный лес, на почве,
02.09.2017, VLA M-26207. В ЕАО до сих пор не отмечен
тиpичный *A. rubescens*, а только эта светлая разновид-
ность. В то же время, она никогда не встречалась нам в
южной части Хабаровского края, где типовая вариация
отмечается достаточно регулярно. По личному сооб-
щению Н.А. Кочуновой, var. *alba* довольно обычна на
юге Амурской обл.

A. virosa Bertill. – I, опушка лиственного леса (Qm,
Pt, Bd), на почве, 03.09.2018, VLA M-26611.

A. volvata (Peck) Lloyd – I, опушка дубняка (край
пашни), на почве, 27.07.2018, VLA M- 26615.

Amyloporia xantha (Fr.) Bondartsev et Singer [= *Antrodia xantha* (Fr.) Ryvarden] – среднее течение р. Сагды-Бира,
49°05.40' с.ш., 132°33.58' в.д., смешанный лес, на древе-
сине, 22.09.2020, VLA M-27645.

Auriscalpium vulgare Gray – окрестности пос. Авгу-
стовский, 48°47.40' с.ш., 132°52.05' в.д., смешанный
лес, на погребенных в подстилке шишках Ps,
15.06.2013, VLA M-25053; г. Биробиджан, центр, газон с
посадками Ps, на шишках, 21.07.2013, VLA M-25054.

Calcipostia guttulata (Sacc.) B.K. Cui, L.L. Shen et
Y.C. Dai [= *Postia guttulata* (Sacc.) Jülich] – восточные
отроги хр. Шухи-Поктой, заказник “Шухи-Поктой”,
48°48.83' с.ш., 132°47.63' в.д., распадок, смешанный лес
с преобладанием хвойных, на старом валежном стволе
Pk, 12.08.2018, VLA M-26491.

Cerioporus squamosus (Huds.) Quél. [= *Polyporus squamo-
sus* (Huds.) Fr.] – верховья р. Сагды-Бира, 49°15.88' с.ш.,
132°37.86' в.д., тополевник с Pt и *Alnus* sp., на валежных
и сухостойных ствалах лиственных пород, 04.06.2015,
VLA M-23948.

C. stereoides (Fr.) Zmitr. et Kovalenko [= *Datronia ste-
reoides* (Fr.) Ryvarden] – окрестности пос. Теплоозерск,
отроги хр. Малый Хинган, 49°02.84' с.ш., 131°52.94' в.д.,
смешанный лес, на мелких валежных ветках *Betula* sp.,
04.08.2014, VLA M-24673; II, разреженный лиственный

лес (Qm, Pt, Bd), на валежных ветках, 31.08.2018, VLA
M-26480.

C. varius (Pers.) Zmitr. et Kovalenko [= *Polyporus varius*
(Pers.) Fr.] – 6 км к северу от пос. Бира, долина р. Мал.
Никита, 49°03.35' с.ш., 132°29.00' в.д., смешанный лес,
на валежной ветке лиственного дерева, 11.08.2018, VLA
M-26495.

Chroogomphus purpurascens (Lj.N. Vassiljeva)
M.M. Nazarova – окрестности пос. Трек, 48°56.22' с.ш.,
132°39.57' в.д., посадки Pk, на почве, 18.09.2018, VLA
M-26598.

C. rutilus (Schaeff.) O.K. Mill. – окрестности с. Жел-
тый Яр, 48°32.03' с.ш., 133°02.13' в.д., посадки Ps, на
почве, 03.09.2018, VLA M-26593; окрестности с. Кирово,
урочище Гладкие Мыски, 47°54.18' с.ш., 132°08.96' в.д.,
посадки Ps, на песчаной почве среди разреженной тра-
вянистой растительности, 10.09.2019, VLA M-27192.

C. tomentosus (Murrill) O.K. Mill. – окрестности
пос. Трек, 48°56.22' с.ш., 132°39.57' в.д., посадки Pk, на
почве, 08.09.2016, VLA M-26875 (рис. 4, в). Вид включен
в Красную Книгу РФ (Red Data Book., 2008).

Clavaria acuta Sowerby – окрестности пос. Тепло-
озерск, отроги хр. Малый Хинган, 49°02.84' с.ш.,
131°52.94' в.д., смешанный лес, на подстилке под *Corylus*
sp., 04.08.2014, VLA M-25055.

Cortinarius elatior Fr. – 25-й км Биршоссе, 48°38.17' с.ш.,
132°47.95' в.д., смешанный лес, на почве под Qm,
02.09.2017, VLA M-26042.

Cotylidia diaphana (Cooke) Lentz – окрестности
с. Кирово, урочище Гладкие Мыски, 47°54.18' с.ш.,
132°08.96' в.д., дубняк, на замшелом основании живого
ствола Qm, 10.09.2019, VLA M-27650.

Cyanoboletus pulverulentus (Opat.) Gelardi, Vizzini et Si-
monini – окрестности пос. Августовский, 48°48.10' с.ш.,
132°51.42' в.д., дубняк с *Betula platyphylla* и *Salix* sp., на
почве, 11.09.2016, VLA M-26881.

Cystidiopostia pileata (Parmasto) B.K. Cui, L.L. Shen et
Y.C. Dai [= *Auriporia pileata* Parmasto] – 6 км к северу от
пос. Бира, долина р. Мал. Никита, 49°03.35' с.ш.,
132°29.00' в.д., смешанный долинный лес, на валежной
ветке *Populus* sp., 11.08.2018, VLA M-26490 (рис. 1).

Entoloma byssisedum (Pers.) Donk – II, разреженный
лиственний лес (Qm, Pt, Bd), на основании замшелого
живого ствола Qm, 31.08.2018, VLA M-26870; I, дубняк с
Betula sp. и Pt, на обугленном пне лиственного дерева,
05.09.2019, VLA M-27741.

Favolus pseudobetulinus (Murashk. ex Pilát) Sotome et
T. Hatt. – верховья р. Сагды-Бира, 49°15.88' с.ш.,
132°37.86' в.д., тополевник с Pt и *Alnus* sp., на стволе Pt в
заломе на берегу реки, 04.06.2015, VLA M-27649. Не-
сколько молодых плодовых тел находились на одном и
том же древесном стволе, который, по-видимому, был
принесен паводком (рис. 2).

Flammula alnicola (Fr.) P. Kumm. – кластер “Забелов-
ский” заповедника “Бастак”, южный берег оз. Забе-
ловское, 48°25.11' с.ш., 134°12.69' в.д., дубняк с Pt и
Betula sp., на пне, 13.09.2017, VLA M-27648.

Hebeloma radicosum (Bull.) Ricken – окрестности
с. Желтый Яр, 48°32.03' с.ш., 133°02.13' в.д., посадки Ps
с примесью различных лиственных пород, на древес-



Рис. 1. *Cystidiopostia pileata* (VLA M-26490).



Рис. 2. *Favolus pseudobetulinus* (VLA M-27649).

ной трухе в почве, на месте старого кострища, 03.09.2018, VLA M-26887.

Helocybe sulcata (Berk.) Redhead et Ginns – окрестности г. Биробиджан, остров на р. Бира, 48°49.50' с.ш., 132°50.40' в.д., лиственный лес, на валежном стволе Pt, 05.06.2020, VLA M-27422.

Hydropus atramentosus (Kalchbr.) Kotl. et Pouzar – 10 км к северо-востоку от пос. Бира, долина р. Сагды-Бира, 49°04.22' с.ш., 132°33.35' в.д., распадок, смешанный лес (Pk, *Abies* sp., *Picea* sp., Qm, *Betula* sp. и др.), на замшелом валежном стволе хвойной породы, 09.08.2020, VLA M-27447.

Hygrophorus nemoreus (Pers.) Fr. – 10 км к северо-востоку от пос. Бира, 49°04.05' с.ш., 132°33.45' в.д., возвышенность, дубняк с Pt, Pk и Bd, на почве, 10.09.2016, VLA M-26879; среднее течение р. Сагды-Бира, 49°05.40' с.ш., 132°33.58' в.д., смешанный лес (Pk, *Abies* sp., Qm, *Betula* sp.), на почве, 22.09.2020, VLA M-27508.

H. persoonii Arnolds – I, дубовые колки с Bd, Pt и др., на почве, 09.09.2016, VLA M-26878; 10 км к северо-востоку от пос. Бира, долина р. Сагды-Бира, 49°04.22' с.ш., 132°33.35' в.д., распадок, смешанный лес (*Abies* sp., *Acer* sp., Qm, Pk), на почве, 27.08.2020, VLA M-27507.

Hypsizygus ulmarius (Bull.) Redhead – кластер “Забеловский” заповедника “Бастак”, 48°25.98' с.ш., 134°13.42' в.д., разреженный дубняк с Pt, при основании живого ствола Qm, 13.09.2017, VLA M-26601; окрестности пос. Трек, нижнее течение р. Сагды-Бира, 48°56.22' с.ш., 132°40.50' в.д., лиственный долинный лес, при основании живого ствола *Fraxinus* sp. и на валежном стволе *Ulmus* sp., 18.09.2018, VLA M-26600.

Inocybe assimilata Britzelm. – окрестности пос. Трек, 48°56.22' с.ш., 132°39.57' в.д., посадки Pk, на подстилке, 08.09.2016, VLA M-26882.

Lepiota felina (Pers.) P. Karst. – I, опушка дубняка, на подстилке, 27.07.2018, VLA M-26586.

Lepista sordida (Schumach.) Singer – г. Биробиджан, газон с *Fraxinus* sp., на почве среди травы, 03.08.2019, VLA M-27640.

Macrolepia mastoidea (Fr.) Singer – I, разреженный дубняк с Bd, Pt, на почве, 09.09.2016, VLA M-26876; окрестности пос. Лондоко, г. Тас, склон юго-восточной экспозиции, 49°06.13' с.ш., 132°03.39' в.д., смешанный лес, на почве под *Betula platyphylla* и Bd, 31.08.2017, VLA M-26043.

Neoboletus erythropus (Pers.) C. Hahn – I, опушка дубняка, на почве, 27.07.2018, VLA M-26591.

Panus conchatus (Bull.) Fr. – окрестности пос. Лондоко, г. Тас, склон юго-восточной экспозиции, 49°06.13' с.ш., 132°03.39' в.д., смешанный лес, на валежном стволе Pt, 31.08.2017, VLA M-26019.

Phlebiopsis castanea (Lloyd) Miettinen et Spirin [= *Castanoporus castaneus* (Lloyd) Ryvarden] – восточные отроги хр. Шухи-Поктой, заказник “Шухи-Поктой”, 48°49.05' с.ш., 132°47.18' в.д., кедрово-широколиственный лес, на отпавшей коре Pk, 14.04.2015, VLA M-24894.

Phyllotopsis nidulans (Pers.) Singer – среднее течение р. Сагды-Бира, 49°05.40' с.ш., 132°33.58' в.д., смешанный лес, на валежном стволе *Betula* sp., 22.09.2020, VLA M-27509.

Psathyrella piluliformis (Bull.) P.D. Orton – кластер “Забеловский” заповедника “Бастак”, южный берег оз. Забеловское, 48°25.11' с.ш., 134°12.69' в.д., дубняк с Bd, Pt и *Tilia* sp., на подстилке во влажном месте, 28.05.2015, VLA M-26031.

Psilocybe fimetaria (P.D. Orton) Watling – I, пашня, на почве, 27.07.2018, VLA M-26884.

Punctularia strigosozonata (Schwein.) P.H.B. Talbot – восточные отроги хр. Шухи-Поктой: 48°48.88' с.ш., 132°50.73' в.д., лиственный лес с преобладанием Qm, на валежной ветке лиственного дерева, 17.06.2012, VLA M-27376; 9-й км Биршоссе, 48°45.64' с.ш., 132°50.03' в.д., лиственный лес (Qm, *Betula* sp., *Acer* sp.), на валежном стволе Qm, 26.08.2018, VLA M-27375.

Ramariopsis subtilis (Pers.) R.H. Petersen – 17-й км Биршоссе, отроги хр. Шухи-Поктой, заказник “Шухи-Поктой”, 48°41.85' с.ш., 132°47.93' в.д., лиственный лес, на почве, 20.07.2013, VLA M-27378.

Rhizomarasmius undatus (Berk.) R.H. Petersen – II, разреженный лиственный лес (Qm, Pt, Bd), на подстилке, 31.08.2018, VLA M-26890 (рис. 4, б).

Spongiporus floriformis (Quél.) Zmitr. [= *Postia floriformis* (Quél.) Jülich] – окрестности пос. Теплоозерск, отроги хр. Малый Хинган, 49°02.76' с.ш., 131°52.97' в.д., смешанный лес, на сухостое *Picea* sp., 04.08.2014, VLA M-27374.

Stropharia hornemannii (Fr.) S. Lundell et Nannf. – 10 км к северо-востоку от пос. Бира, 49°04.05' с.ш., 132°33.45' в.д., возвышенность, дубняк с Pt, Pk и Bd, на подстилке и валежной древесине, 10.09.2016, VLA M-26877.

S. rugosoannulata Farl. – окрестности с. Валдгейм, 48°39.66' с.ш., 133°00.87' в.д., пашня, поросшая злаками, среди травы на почве, 30.05.2019, VLA M-27180.

Suillus granulatus (L.) Roussel – окрестности с. Желтый Яр, 48°32.03' с.ш., 133°02.13' в.д., посадки Ps, на почве, 03.09.2018, VLA M-26592.

Tomentella umbrinospora M.J. Larsen – окрестности пос. Трек, нижнее течение р. Сагды-Бира, 48°56.22' с.ш., 132°40.50' в.д., лиственный долинный лес, на валежной ветке лиственного дерева, 18.09.2018, VLA M-27377.

Tricholomopsis decora (Fr.) Singer – западный макросяклон Сутарского хр. (г. Безымянная), 48°55.43' с.ш., 131°42.25' в.д., кедрово-широколиственный лес, на валежном стволе Pk, 23.08.2018, VLA M-26595.

T. sulfureoides (Peck) Singer – западный макросяклон Сутарского хр. (г. Безымянная), 48°55.43' с.ш., 131°42.25' в.д., кедрово-широколиственный лес, на валежном стволе *Abies* sp., 23.08.2018, VLA M-26828 (рис. 3). Интактные плодовые тела, как молодые, так и зрелые, были кремово-белого цвета. Шляпки были покрыты тонким, легко стирающимся сетчато-волокнистым налетом. При прикосновении и надавливании на поверхности сразу же появлялись желтовато-бурые пятна, а при сушке плодовые тела целиком приобрели светло-бурый цвет.

Рис. 3. *Tricholomopsis sulfureoides* (VLA M-26828).Рис. 4. Виды, новые и редкие для Еврейской АО: а – *Tylopilus atrobrunneus* (VLA M-27171); б – *Rhizomarasmius undatus* (VLA M-26890); в – *Chroogomphus tomentosus* (VLA M-26875).

Tubaria furfuracea (Pers.) Gillet – восточные отроги хр. Шухи-Поктой, заказник “Шухи-Поктой”, 48°48.97' с.ш., 132°46.95' в.д., смешанный лес, на сухое дерево *Aralia elata*, 24.06.2013, собр. И.В. Мельник, VLA M-25788.

Tyromyces kmetii (Bres.) Bondartsev et Singer – окрестности пос. Лондоко, г. Тас, склон юго-восточной экспозиции, 49°06.13' с.ш., 132°03.39' в.д., смешанный лес,

на валежной ветке Pt, 31.08.2017, VLA M-27373; II, разреженный лиственный лес (Qm, Pt, Bd), на валежной ветке Qm, 31.08.2018, VLA M-26493.

Xylolobus frustulatus (Pers.) P. Karst. – дачный поселок Шукинка, 48°41.69' с.ш., 132°54.73' в.д., фруктовые посадки, на сухой ветке лиственного дерева, лето 2017 г., VLA M-27380.

Xylodon nesporii (Bres.) Hjortstam et Ryvarden [= *Hypodontia nesporii* (Bres.) J. Erikss. et Hjortstam] – дачный поселок Щукинка, 48°41.69' с.ш., 132°54.73' в.д., фруктовые посадки, на сухих ветвях *Ribes nigrum*, 22.04.2017, VLA M-27379.

Помимо видов, новых для региона, были выявлены новые местообитания редких (охраняемых) видов, а также таких, которые можно отнести к малоизвестным – сравнительно редко отмечаемых в микологических сборах, ввиду чего о них имеется лишь ограниченный объем сведений.

Junghuhnia aurantilaeta (Corner) Spirin – 6 км к северу от пос. Бира, долина р. Мал. Никита, 49°03.35' с.ш., 132°29.00' в.д., смешанный долинный лес, на валежном стволе *Alnus* sp., 11.08.2018, VLA M-26479. Местообитания этого вида в России первоначально были известны только в заповеднике “Кедровая Падь” Приморского края (Spirin et al., 2007; Viner, Kokaeva, 2017); второй географической точкой стал заповедник “Бастак” в ЕАО (Bukharova, Zmitrovich, 2014).

Ramaria flava (Schaeff.) Quél. – восточные отроги хр. Шухи-Поктой, 48°48.88' с.ш., 132°50.73' в.д., широколиственный лес (*Acer mono*, *Tilia* sp., Qm), на почве под *Acer mono*, 05.08.2012, VLA M-27393. Несмотря на многолетние инвентаризационные исследования, вид выявлен в регионе лишь во второй раз, после находки Э.Х. Пармasto (Parmasto, 1965).

Tylopilus atrobrunneus (Lj.N. Vassiljeva) Wolfe – 25-й км Биршоссе, 48°38.17' с.ш., 132°47.95' в.д., разреженный дубняк, на почве, 02.08.2019, VLA M-27171 (рис. 4, а). Вид включен в Красную Книгу ЕАО (Red data book, 2019).

T. porphyrosporus (Fr. et Hök) A.H. Sm. et Thiers – окраина г. Биробиджан, разреженный долинный лес (Qm, Bd, Pt и др.), на почве, 15.07.2019, VLA M-27190. Вид включен в Красные книги РФ (Red data book, 2008) и ЕАО (Red data book, 2019).

Таким образом, к настоящему времени биота базидиальных макромицетов ЕАО представлена 836 видами (в том числе на охраняемых природных территориях – 765 видов).

Cystidiopostia pileata обнаружена во второй раз на территории России: ранее этот вид был известен только из Сихотэ-Алинского заповедника (Parmasto, 1980). Находки *Psilocybe fimetaria* и *Tricholomopsis sulfureoides* являются первыми на Дальнем Востоке России. Два вида были найдены в дальневосточном регионе во второй раз: *Hebeloma radicosum* указывалась ранее только для Амурской области (Nazarova, Vassiljeva, 1974), а *Rhizomarasmius undatus* был известен только в Лазовском заповеднике Приморского края [как *Marasmius chordalis* Fr. (Azbukina et al., 2002a)]. *Amanita volvata*, *Clavaria acuta*, *Cotylidia diaphana*, *Tomentella umbrinospora* и *Xylodon nesporii* на российском Дальнем Востоке ранее отмечались только в Приморском крае (Vassiljeva, Nazarova, 1967; Köljalg, 1989; Govorova, 1999; Azbukina et al., 2002a, 2002b; Kotkova, 2004; Bau et al., 2011; Bulakh et al., 2016; Viner,

Kokaeva, 2017; Bukharova et al., 2019; Bogacheva et al., 2020).

Из редких охраняемых видов впервые в ЕАО был найден *Chroogomphus tomentosus*, а также выявлены новые местообитания *Tylopilus atrobrunneus* и *T. porphyrosporus*.

Выражаем глубокую признательность к.б.н. П.В. Будилову и к.б.н. Т.А. Рубцовой за содействие в организации полевых работ, И.В. Мельнику – за участие в сборе материала, и к.б.н. Н.А. Кочуновой – за помощь в определении образцов. Работа Е.А. Ерофеевой выполнена в рамках государственного задания ИКАРП ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Azbukina Z.M., Bogacheva A.V., Borisov B.A. et al. Fungi. In: Flora, mycobiota and vegetation of the Lazovsky Nature Reserve. Vladivostok, Russkiy ostrov, 2002a. P. 124–170 (in Russ.).
- Azbukina Z.M., Bogacheva A.V., Bulakh E.M. et al. Fungi. In: Checklist of plants and fungi of the “Kedrovaya pad” Nature Reserve. Vladivostok, Dalnauka, 2002b. P. 67–123 (in Russ.).
- Bau T., Bulakh E.M., Govorova O.K. Basidiomycetes. In: Fungi of Ussuri River valley. Beijing, Science Press, 2011. P. 118–293.
- Bogacheva A.V., Bulakh E.M., Bukharova N.V. et al. Fungi. In: Biota and soil of the “Udege Legend” National Park. Vladivostok, Dalnauka, 2020. P. 169–209 (in Russ.).
- Bukharova N.V., Prozorova L.A., Ternovenko V.A. Rare and new species from the Far Eastern Marine Reserve. 5. Aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) of the Popov Island. Biota i sreda zapovednykh territoriy. 2019. № 4. P. 22–33 (in Russ.).
<https://doi.org/10.25808/26186764.2019.19.4.002>
- Bukharova N.V., Zmitrovich I.V. Aphyllophoroid fungi of the “Bastak” Reserve. Mikologiya i fitopatologiya. 2014. V. 48 (6). P. 343–354 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Bukharova N.V., Malysheva V.F. et al. Basidiomycetous fungi. In: Plants, fungi and lichens of the Sikhote-Alin Reserve. Vladivostok, Dalnauka, 2016. P. 393–457 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Govorova O.K., Nazarova M.M. et al. Fungi. Basidiomycetes. In: Flora, mycobiota and vegetation of the “Bastak” Reserve. Vladivostok, Dalnauka, 2007. P. 170–208 (in Russ.).
- Erofeeva E.A. Basidial macromycetes diversity of the Jewish Autonomous Region. Regionalnye problemy. 2021 (in press; in Russ.).
- Erofeeva E.A., Bukharova N.V., Bulakh E.M. First data on basidial macromycetes at the cluster Zabelovsky of the Bastak Nature Reserve (Jewish Autonomous Region). Turczaninowia. 2019. V. 22 (1). P. 122–131 (in Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.1.11>
- Frisman E.Ya. (ed.). A geography of Jewish Autonomous Region: overview. Birobidzhan, 2018 (in Russ.).

- Govorova O.K.* Clavarioid fungi from surroundings of the city of Vladivostok. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1999. V. 33 (4). P. 228–232 (in Russ.).
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2021.
<http://www.indexfungorum.org>. Accessed 25.03.2021.
- Kõlalg U.* Tomentelloid fungi new for the Soviet Union. *Folia Cryptog. Estonica*. 1989. Fasc. 27. P. 12–23.
- Kotkova V.M.* New data on aphyllophoraceous fungi of the Lazovsky reserve (Primorye, Russian Far East). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2004. V. 38 (1). P. 42–51 (in Russ.).
- Nazarova M.M., Vassiljeva L.N.* To the flora of agaricoid and gasteroid fungi of the Amur Region. In: *Cryptogamic plants of the Soviet Far East*. Vladivostok, 1974. V. 22 (125). P. 56–71 (in Russ.).
- Parmasto E.* Key to the Clavariaceae of the USSR. Acad. Sci. USSR, Leningrad, 1965 (in Russ.).
- Parmasto E.* On *Auriporia* (*Aphyllophorales: Polyporaceae*). *Mycotaxon*. 1980. V. 11. P. 173–176.
- Red data book of the Jewish Autonomous Region. Rare and endangered species of plants and fungi. Birobidzhan, 2019 (in Russ.).
- Red data book of the Russian Federation. Plants and fungi. KMK Publ., Moscow, 2008 (in Russ.).
- Spirin W., Zmitrovich I., Malyshева V.* New species in *Junguhnia* (*Polyporales, Basidiomycota*). *Ann. Bot. Fennici*. 2007. V. 44. P. 303–308.
- Vassiljeva L.N., Nazarova M.M.* Macromycetes as components of forest phytocenoses in the south of Primorye Territory. In: *Complex stationary studies of Primorye forests*. Nauka, Vladivostok, 1967. P. 122–164 (in Russ.).
- Viner I.A., Kokaeva L.Yu.* New occurrences of corticioid and poroid fungi (Basidiomycota) in Kedrovaya Pad Nature Reserve, Primorye Territory, Russian Far East. *Folia Cryptog. Estonica*. 2017. Fasc. 54. P. 43–50.
<https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.08>
- Vorob'ev D.P.* Wild trees and shrubs of the Far East. Nauka, Leningrad, 1968 (in Russ.).
- Азбукина З.М., Богачева А.В., Борисов Б.А. и др.* (Azbukina et al.) Грибы // Флора, микобиота и растительность Лазовского заповедника. Владивосток: Русский остров, 2002а. С. 124–170.
- Азбукина З.М., Богачева А.В., Булах Е.М. и др.* (Azbukina et al.) Грибы // Кадастр растений и грибов заповедника “Кедровая Падь”. Списки видов. Владивосток: Дальнаука, 2002б. С. 67–123.
- Богачева А.В., Булах Е.М., Бухарова Н.В. и др.* (Bogacheva et al.) Грибы // Биота и почвы национального парка “Удэгейская легенда”. Владивосток: Дальнаука, 2020. С. 169–209.
- Булах Е.М., Бухарова Н.В., Малышева В.Ф. и др.* (Bulakh et al.) Базидиальные грибы // Растения, грибы и лишайники Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток: Дальнаука, 2016. С. 393–457.
- Булах Е.М., Говорова О.К., Назарова М.М. и др.* (Bulakh et al.) Грибы. Класс Basidiomycetes // Флора, микобиота и растительность заповедника “Бастак”. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 170–208.
- Бухарова Н.В., Прозорова Л.А., Терновенко В.А.* (Bukharova et al.) Редкие и новые виды организмов Дальневосточного морского заповедника 5. Афиллофоровые грибы (Basidiomycota) острова Попова // Биота и среда заповедных территорий. 2019. № 4. С. 22–33.
- Бухарова Н.В., Змитрович И.В.* (Bukharova, Zmitrovich) Афиллофороидные грибы заповедника “Бастак” // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 6. С. 343–354.
- Васильева Л.Н., Назарова М.М.* (Vassilyeva, Nazarova) Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края // Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Владивосток: Наука, 1967. С. 122–164.
- Воробьев Д.П.* (Vorobyov) Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с.
- География Еврейской автономной области: общий обзор / отв. ред. Е.Я. Фрисман (Frisman). Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. 406 с.
- Говорова О.К.* (Govorova) Рогатиковые грибы окрестностей г. Владивостока // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. № 4. С. 228–232.
- Ерофеева Е.А.* (Erofeeva) Разнообразие базидиальных макромицетов Еврейской АО // Региональные проблемы. 2021 (в печати).
- Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Булах Е.М.* (Erofeeva et al.) Первые сведения о базидиальных макромицетах кластера “Забеловский” заповедника “Бастак” (Еврейская автономная область) // Turzaninowia. 2019. 22 (1). С. 122–131.
- Коткова В.М.* (Kotkova) Новые данные об афиллофоровых грибах Лазовского заповедника в Приморском крае // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. № 1. С. 42–51.
- Красная книга Еврейской автономной области (растения и грибы) (Red Data Book of the Jewish Autonomous Region). Биробиджан: Издательский дом “Биробиджан”, 2019. 267 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (Red Data Book of the Russian Federation). М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2008. 855 с.
- Назарова М.М., Васильева Л.Н.* (Nazarova, Vassilyeva) К флоре агариковых грибов и гастеромицетов Амурской области // Споровые растения советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. Т. 22 (125). С. 56–71.
- Пармasto Э.Х.* (Parmasto) Определитель рогатиковых грибов СССР. Сем. Clavariaceae. М.–Л.: Наука, 1965. 165 с.

New Data on Basidiomycetes of the Jewish Autonomous Region (Russia)

E. A. Erofeeva^{a,#}, N. V. Bukharova^{b,##}, and E. M. Bulakh^{b,###}

^a Institute for Complex Analysis of Regional Problems of the Far East branch of the Russian Academy of Sciences,
Birobidzhan, Russia

^b Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

[#]e-mail: gladdis@yandex.ru

^{##}e-mail: nadya808080@mail.ru

^{###}e-mail: bulakh55@mail.ru

Jewish Autonomous Region is situated in the Russian Far East (RFE) and it borders the northeastern part of China across the Amur River. There are boreal-nemoral forests on the Lesser Khingan mountains and local hills, and light forests, meadows and swamps in the Central Amur lowland. To date, 786 species of basidial macromycetes have already been registered in the region. Now, an annotated list is given of 50 species first found here. *Cystidiopostia pileata* was found second time in Russia, after Sikhote-Alin Nature Reserve (southeast of RFE). *Psilocybe fimetaria* and *Tricholomopsis sulfureoides* were discovered in RFE for the first time. Two species were the second findings within RFE: *Hebeloma radicosum* and *Rhizomarasmius undatus*. Five more species, *Amanita volvata*, *Clavaria acuta*, *Cotylidia diaphana*, *Tomentella umbrinospora* and *Xylodon nesporii*, have been found so far in the south part of the Primorye Territory only. The rare species *Chroogomphus tomentosus* (in the Red data book of the Russian Federation) was first discovered in the region. Also, new localities were found of rare species *Tylopilus atrobrunneus* and *T. porphyrosporus* and of little-known in Russia *Junghuhnia aurantilaeta* and *Ramaria flava*.

Keywords: basidiomycetes, fungi, Jewish Autonomous Region, macromycetes, mushrooms, rare species, Russian Far East

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.241 (571.1)

МИКСОМИЦЕТЫ (*МУХОМУСЕТЫ = MYXOGASTREA*) ЛИСТОВОГО ОПАДА
ЧЕРНООЛЬШАНИКОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “НАРОЧАНСКИЙ”
(РЕСПУБЛИКА БЕЛАРУСЬ)

© 2021 г. Е. Л. Мороз^{1,*}, Ю. К. Новожилов^{2,**}

¹ Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларусь,
220072 Минск, Республика Беларусь

² Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: moroze.l@tut.by

**e-mail: yurinovozhilov@gmail.com

Поступила в редакцию 28.04.2021 г.

После доработки 05.05.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Представлен аннотированный список из 19 видов миксомицетов, выявленных на листовом опаде в черноольшаниках национального парка (НП) “Нарочанский”, 7 из которых найдены впервые в Республике Беларусь (*Arcyria globosa*, *A. marginoundulata*, *Comatricha rutilipedata*, *Craterium concinnum*, *Cribaria lepida*, *Paradiacheopsis longipes*, *Trichia munda*). Для изучения видового разнообразия миксомицетов были использованы классические методы: сбор спороношений в полевых условиях и метод “влажной камеры”. Для каждого вида приведены: ссылка на работу, в которой ранее был упомянут данный вид на территории НП, местонахождение, дата сбора и номер гербарного образца, хранящегося в гербарии лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича (MSK – F) или в Микологическом гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE).

Ключевые слова: биоразнообразие, влажные камеры, миксомицеты, национальный парк “Нарочанский”, Республика Беларусь, таксономия

DOI: 10.31857/S0026364821060118

ВВЕДЕНИЕ

Черноольшаники занимают около 8.7% всех лесов Республики Беларусь и представлены девятью типами: кисличный, снытевый, крапивный, папоротниковый, касатиковый, таволговый, болотно-папоротниковый, осоковый и ивняковый (Yurkevich et al., 1968, 1979). Среди черноольшаников различают производные типы, развивающиеся на дерново-подзолистых почвах, часто с примесью сосны, ели и дуба, а также коренные леса, формирующиеся на торфяно-болотных почвах в условиях повышенной увлажненности, преимущественно на кочках (Rusalenko, 2014).

В национальном парке (НП) “Нарочанский” (Мядельский р-н, Минская обл.) черноольшовые леса покрывают 3723.8 га или 4.3% площади НП. Большая часть из них относится к болотным лесам с примесью берескета пушистой, часто с примесью ели, иногда ясеня (Grummo et al., 2017).

Лесная подстилка крайне неоднородна по своей структуре и химическому составу. Она состоит из смеси различных типов распадающихся расти-

тельных детритов, таких как листья, фрукты, цветы, семена, фрагменты коры и веточки (Dilly et al., 2001; Rollins, Stephenson, 2012; Voříšková, Baldrian, 2013). Такая высокая гетерогенность способствует развитию значительного разнообразия различных групп организмов, обитающих в подстилке (Yang et al., 2014, 2015) и миксомицеты не являются исключением (Novozhilov et al., 2017a; Stephenson et al., 2008; Nguyen et al., 2020).

Статья является продолжением публикаций о миксомицетах НП “Нарочанский” (Moroz, Novozhilov, 1988, 1994, 2018, 2019, 2020; Shukanov et al., 1988; Moroz, 1996, 2018, 2020; Moroz, Tsurykau, 2020; Chernyadyeva et al., 2020, 2021) и посвящена инвентаризации видового состава миксомицетов, обитающих в лесной подстилке сообществ ольхи черной *Alnus glutinosa*. (L.) Gaertn, а также сравнению видового состава этой субстратной группировки миксомицетов с таковыми из других типов леса НП.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для публикации послужили образцы плодовых тел (спорокарпов) эндоспоровых миксомицетов, собранные первым автором во время полевых работ в 1984–1995 гг. и в 2017 г. на опаде, в лесной подстилке, которая включала преимущественно листья, мелкие веточки, а также шишки ольхи черной. Кроме того, изученный материал включал коллекцию спорокарпов, полученных методом влажной камеры. Этот метод позволяет более полно выявить видовое разнообразие миксомицетов, особенно в условиях повышенного увлажнения, когда спорокарпы довольно быстро разрушаются беспозвоночными (Rollins, Stephenson, 2012; Novozhilov et al., 2017b).

Полевые исследования и сбор образцов спорокарпов в природе проводили маршрутным методом по общепринятым методикам (Novozhilov, 1993; Novozhilov et al., 2000) в коренных ольшаниках. Привязка старых рукописных записей местонахождений полевых образцов спорокарпов к системе географических координат проводилась с помощью программы Google Earth.

Опыт с влажными камерами проводили по стандартному методу с использованием чашек Петри диаметром 9 см (Novozhilov, 1993). Пробы опада отбирали на трех площадках 100 × 100 м случайным образом из 10 точек каждой площадки, с приблизительно одновозрастным древостоем. Каждая точка соответствовала одной влажной камере, всего в опыте было установлено 30 влажных камер. Определение географических координат площадок проводили с помощью GPS.

Список площадок

I. В окр. д. Ольшево, мост, правый берег р. Страча, 54°56'54" с.ш., 26°21'48" в.д., 06 XI 2017. Черноольшаник крапивно-кочедыжниковый с березой пушистой, елью, ясенем, кленом.

II. В окр. г. Мядель, дорога Р 58, 137 км, 1 км до знака г. Мядель, слева, 54°51'02" с.ш., 26°55'26" в.д., 25 XI 2017. Черноольшаник травяно-осоковый с березой пушистой, заболоченный.

III. В окр. г. Мядель, дорога Р 47, поворот на д. Юшковичи, 1 км, 54°55'23" с.ш., 26°54'33" в.д., справа, 25 XI 2017. Черноольшаник травяно-осоковый с березой пушистой, заболоченный.

Для оценки числа зарегистрированных таксонов рангом выше рода использовалась система Мартина и Алексопулоса (Martin, Alexopoulos, 1969).

Камеральную обработку собранных коллекций проводили в лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) РАН и лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники НАН Беларусь. Микроморфологические структуры спо-

рокарпов и спор изучали с помощью микроскопов Olympus SZ61, Olympus BX51, а также при помощи микроскопа Zeiss Axio Imager A1, стереомикроскопа Discovery V20 и сканирующего электронного микроскопа JSM-6390 LA в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН).

Определение собранных образцов спорокарпов проводили на основании изучения морфологических признаков с использованием определителей (Novozhilov, 1993; Martin, Alexopoulos, 1969; Stephenson, Stempel, 2000, Poulaire et al., 2011a; 2011b). Названия миксомицетов приведены согласно номенклатурной базе Nomenclux (Lado, 2005–2021). Для оценки различия видового состава группировок миксомицетов, обитающих на опаде в основных типах растительных сообществ НП (ольшанники, ельники и сосняки) рассчитывался классический индекс сходства Серенсена–Чекановского, для чего была использована программа EstimateS 9.10 (Colwell 2014). С целью сопоставимости данных расчет индексов производился только с учетом видов, выявленных методом влажной камеры (без учета полевых образцов), а также после исключения из анализа видов, отмеченных один раз.

Гербарные образцы спорокарпов хранятся в гербарии лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларусь (MSK – F) и в Микологическом гербарии БИН РАН (LE).

Ниже приводится аннотированный список видов. В круглых скобках дается ссылка на работу, в которой ранее был упомянут данный вид на территории НП. В квадратных скобках через сумматор указано число образцов найденных в поле и число влажных камер, в которых был выявлен вид. Далее указан номер площадки, затем перечислены номера гербарных образцов. Для полевых сборов после названия вида приводятся следующие сведения: субстрат, местонахождение, дата нахождения образца, географические координаты, номер гербарного образца. Для сборов из влажной камеры римские цифры обозначают номер площадки, на которых были собраны образцы субстрата. Звездочкой отмечены виды, впервые зарегистрированные на территории Республики Беларусь.

Для оценки глобального распространения и встречаемости видов использованы базы GBIF (the Global Biodiversity Information Facility, <https://www.gbif.org/species/319>) и DL (Discover Life, <https://www.discoverlife.org/mp/20m?kind>), в Латвии, Литве, Польше и Украине –Götzsche (2016–2021, <http://www.myx.dk/gen/reports/>). Данные о нахождении вида в России были получены из электронной базы “Mycotomycetes of Russia”

(Bortnikov et al., 2020–2021) (<https://russia.myxomycetes.org/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований был собран 61 образец спорокарпов миксомицетов, относящихся к 19 видам из 10 родов, 7 семейств и 4 порядков. Семь видов впервые отмечена в Республике Беларусь и НП “Нарочанский”. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются порядки *Physarales* (8 видов/42.1% от общего числа видов) и *Trichiales* (5 видов/26.3%), далее следуют *Liceales* (3 вида/15.8%) и *Stemonitidales* (2 вида/10.5%).

Arcyria cinerea (Bull.) Pers. (Twardowska, 1885; Moroz, Novozhilov, 1988; 2018) [0/4] II, LE F-321237.

Данный морфовид представляет комплекс биологических, а также, вероятно, экологических видов, для его таксономической ревизии требуются специальные исследования (Clark et al., 2002).

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается на всех субстратах. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Башкортостан, Карелия, Коми, Саха (Якутия), Татарстан, Тува; край: Алтайский, Краснодарский, Красноярский, Пермский, Приморский, Ставропольский; область: Астраханская, Брянская, Владимирская, Волгоградская, Воронежская, Иркутская, Калужская, Кировская, Курская, Ленинградская, Липецкая, Магаданская, Московская, Мурманская, Новосибирская, Оренбургская, Орловская, Псковская, Ростовская, Самарская, Сахалинская, Свердловская, Смоленская, Тверская, Томская, Тюменская, Челябинская; автономный округ: Ханты-Мансийский – Югра, Чукотский, Ямало-Ненецкий; город: Москва, Санкт-Петербург), Латвия, Литва, Украина, Польша.

**A. globosa* Schwein. [0/1] I, LE F-321158. рис. 1, а–г.

Отличительными признаками вида являются почти шаровидная форма споротеки (рис. 1, а, б) и довольно глубокая чашечка, складчатая по краям (рис. 1, в), занимающая примерно треть нижней поверхности споротеки (рис. 1, б), а также неэластичный капилляций (рис. 1, г).

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Редкий вид. Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (область: Воронежская, Ленинградская, Липецкая, Московская, Новгородская, Орловская, Псковская, Тверская; город: Москва, Санкт-Петербург), Литва, Украина.

**A. marginoundulata* Nann.-Bremek. et Y. Yamam. [0/10] I, LE F-321200; II, LE F-321171, LE F-321186, LE F-321191; III, LE F-321146.

Характерными признаками вида являются волнистый, морщинистый край блюдцевидной уплощенной чашечки споротеки и относительно мелкие споры

(6.5–7.5 мкм) орнаментированные очень мелкими плохо заметными даже под иммерсионным объективом бородавками. Распространение: единичные находки в Европе (Франция, Германия, Польша, Нидерланды), Азии (Лаос, Вьетнам, Япония, Тайвань, Филиппины), США (штаты: Арканзас, Техас, Западная Вирджиния) (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021). Редкий вид. Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (Приморский край, Сихотэ-Алинский государственный природный биосферный заповедник имени К.Г. Абрамова), Польша.

Clastoderma debaryanum A. Blytt (Moroz, Novozhilov, 2020) [0/1] – III, LE F-321308.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на гнилой древесине, редко на опаде. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Бурятия, Карелия; Ханты-Мансийский автономный округ – Югра; край: Хабаровский, Красноярский, Пермский, Приморский; область: Ленинградская, Московская, Мурманская, Новосибирская, Свердловская, Тверская; город: Москва, Санкт-Петербург), Латвия, Литва, Украина, Польша.

**Comatricha rutilipedata* H. Marx [0/3] – I, LE F-326751; II, LE F-326752, LE F-326753 (рис. 1, д, е).

Данный вид напоминает *C. spinispora* Novozh. et D.W. Mitch. из Вьетнама (Novozhilov, Mitchell, 2014), но отличается от него вытянутой коротко-цилиндрической споротекой с темно-серой массой спор (рис. 1, д), наличием большого числа свободных окончаний тонких периферических нитей капилляции (рис. 1, е, ж), а также более короткими, рассеянными по поверхности спор шипиками (рис. 1, ж).

Редкий вид. Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Распространение: ограниченное, единичные находки в Европе (Франция, Германия, Нидерланды), Северной Америке (Мексика), Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Местонахождение в сопредельных странах: не обнаружен.

**Craterium concinnum* Rex [0/20] – I, LE F-321129; II, LE F-321094; III LE F-321119 (рис. 1, з, и).

Отличительными признаками вида являются коричневые узелки – капилляция, мелкие спорангии, которые на ранних стадиях развития ярко-желтые (рис. 1, з) и по мере созревания становятся коричневыми (рис. 1, и). Спорокарпы обычно имеют довольно широкую вазоподобную темно-коричневую чашечку (хотя встречаются и кубковидные формы), которая контрастирует со светлой крышечкой споротеки.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021). Редкий вид. Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине, ряд авторов отмечают его связь с опадом плодов американского каштана *Castanea dentata* (Martin, Alexopoulos, 1969). Местонахождение в сопредельных странах: Россия (Приморский край, Сихотэ-Алинский государственный природный биосферный заповедник имени К.Г. Абрамова), Польша.

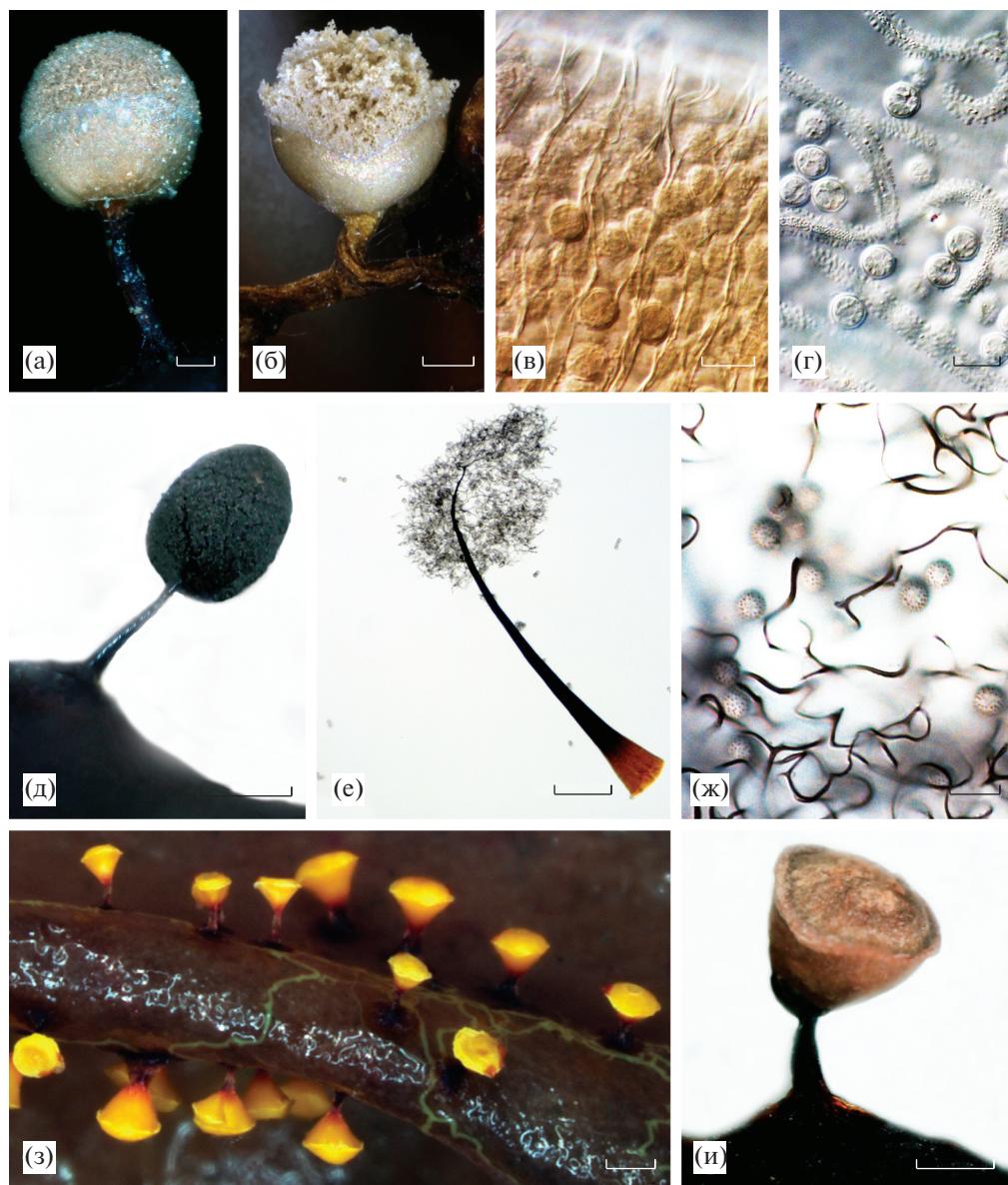


Рис. 1. Спорокарпы миксомицетов, обитающих на наземном опаде в черноольшаниках национального парка “Нарочанский”: а – закрытый спорокарп *Arcyria globosa* (LE F-321158); б – раскрывшийся спорокарп с остатками перида в виде чашечки; в – складчатый край чашечки и споры, видимые в просвечивающем свете светового микроскопа с использованием оптики Номарского (LM); г – капилляций и споры (LM); д – закрытый спорокарп *Comatricha rutilipeda* (LE F-326751), (DM); е – раскрывшийся спорокарп с капилляцией (LM); ж – споры и капилляций (LM); з – незрелые спорокарпы *Cateretum concinnum* (LE F-321129) на веточке ольхи (DM); и – созревший спорокарп (DM). Масштаб: а, е – 100 мкм; б, д, и – 200 мкм; в, г, ж – 500 мкм.

C. leucocephalum (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar (Twardowska, 1885; Moroz, Novozhilov, 1994, 2019) [1/0] – окр. д. Ольшево, 8 VIII 1993, 54°57'20" с.ш., 26°21'55" в.д., на опаде листвьев, LE F-320578.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Башкортостан, Карелия; край: Алтай-

ский, Краснодарский, Красноярский, Приморский, Хабаровский; область: Астраханская, Волгоградская, Костромская, Курская, Ленинградская, Липецкая, Магаданская, Московская, Мурманская, Новгородская, Новосибирская, Оренбургская, Псковская, Ростовская, Самарская, Свердловская, Тверская, Томская, Ярославская; Ямало-Ненецкий автономный округ; город: Москва, Санкт-Петербург), Латвия, Литва, Польша, Украина.

C. minutum (Leers) Fr. (Moroz, Novozhilov, 2019) [5/0] – окр. д. Яцыны, 20 VIII 1995, 54°56'35" с.ш., 26°26'48" в.д., на опаде листьев, LE F-320880.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Коми, Алтай; край: Алтайский, Приморский; область: Владимирская, Волгоградская, Курская, Ленинградская, Липецкая, Московская, Мурманская, Новосибирская, Смоленская, Свердловская, Тверская, Тюменская, Ярославская; город: Москва, Санкт-Петербург), Литва, Украина.

C. obovatum Peck (Moroz, Novozhilov, 2019) [1/0] – окр. д. Яцыны, 22 VIII 1995, 54°56'35" с.ш., 26°26'48" в.д., на живых мхах, MSK – F 42060.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика Алтай; край: Хабаровский, Приморский; область: Иркутская, Ленинградская, Московская, Тверская; город: Москва, Санкт-Петербург), Польша.

**Cibraria lepida* Meyl. [0/1] – II, LE F-321469.

Главным диагностическим признаком является наличие мелких, округлых узелков сеточки периодия. Споры крупнее 6–8 мкм, чем у *C. violacea* (5–6 мкм), а ножка значительно длиннее и превышает диаметр спорок в 7–8 раз. Редкий вид. Распространение: единичные находки в Северной (США, Мексика) и Южной (Аргентина) Америке, Европе (Франция, Германия, Италия, Норвегия, Швейцария, Нидерланды), Азии (Вьетнам), Африке (Нигерия) (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021). Встречается часто на гнилой древесине, редко на опаде. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (Алтайский край; область: Волгоградская, Новосибирская).

C. violacea Rex (Moroz, Novozhilov, 1994; 2019) [0/3] – I, MSK – F 42099; III, LE F-321126; I, MSK – F 42099.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на гнилой древесине, редко на опаде. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Башкортостан, Саха (Якутия); край: Алтайский, Краснодарский, Красноярский, Пермский, Приморский; область: Астраханская, Волгоградская, Калужская, Кировская, Ленинградская, Московская, Мурманская, Новосибирская, Ростовская, Самарская, Свердловская, Тверская; Ханты-Мансийский автономный округ – Югра; город: Москва, Санкт-Петербург), Латвия, Польша, Украина.

Didymium squamulosum (Alb. et Schwein.) Fr. (Moroz, Novozhilov, 1994, 2018) [1/2] – окр. д. Яцыны, 20 VIII 1995, 54°56'35"N, 26°26'48"E, LE F-320884; III, LE F-321165, LE F-321116.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Ме-

стонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Башкортостан, Бурятия, Карелия, Саха (Якутия), Татарстан, Тыва, Хакасия; край: Алтайский, Краснодарский, Красноярский, Приморский, область: Астраханская, Брянская, Волгоградская, Воронежская, Иркутская, Калужская, Курская, Ленинградская, Липецкая, Магаданская, Московская, Мурманская, Нижегородская, Новосибирская, Оренбургская, Самарская, Свердловская, Смоленская, Тверская, Томская, Тюменская, Челябинская; автономный округ: Чукотский, Ямало-Ненецкий; город: Москва, Санкт-Петербург), Латвия, Литва, Польша, Украина.

**Paradiacheopsis longipes* Hooff et Nann.-Bremek. [0/2] – I, LE F-326754; II, LE F-321473.

Для вида характерно наличие спорангииев с очень длинной ножкой и маленькой шаровидной спорокеткой, а также спор орнаментированных рассеянными довольно крупными шипиками.

Редкий вид. Распространен в Европе (Франция, Швеция, Нидерланды, Украина, Турция), в Северной (США, Мексике), Центральной (Коста-Рика) и Южной Америке (Бразилия), Африке (Танзания), Азии (Китай), Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика Карелия; Мурманская область), Литва, Украина.

Perichaena chrysosperma (Curt.) Lister (Moroz, Novozhilov, 1988, 2018) [1/2] – окр. д. Ольшево, 07 VIII 2017, 54°56'47" с.ш., 26°21'54" в.д., MSK – F 42146; III, LE F-321144, LE F-326669.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Башкортостан, Карелия, Саха (Якутия); край: Алтайский, Камчатский, Краснодарский, Красноярский, Приморский, Хабаровский; область: Астраханская, Волгоградская, Воронежская, Ленинградская, Магаданская, Московская, Мурманская, Новосибирская, Оренбургская, Ростовская, Самарская, Свердловская, Тверская, Томская, Челябинская; автономный округ: Чукотский, Ямало-Ненецкий; город: Москва, Санкт-Петербург), Латвия, Литва, Польша, Украина.

Physarum bivalve Pers. (Moroz, Novozhilov, 1988, 2018) [0/7] – I, LE F-321142, MSK – F 42156; II, LE F-321095; III, LE F-320237.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Карелия, Коми, Саха (Якутия); край: Алтайский, Краснодарский, Красноярский, Приморский; область: Волгоградская, Воронежская, Ленинградская, Липецкая, Магаданская, Московская, Мурманская, Оренбургская, Ростовская, Свердловская, Смоленская, Тверская; Чукотский автономный округ;

город: Москва, Санкт-Петербург), Литва, Польша, Украина.

Ph. cinereum (Batsch) Pers. (Moroz, Novozhilov, 1988, 2018) [1/0] – на отмерших растительных остатках *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken, д. Ольшево, 15 VII 2017, 54°57'52" с.ш., 26°21'47" в.д., LE F-321459.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Башкортостан, Калмыкия, Карелия, Коми, Саха (Якутия); край: Алтайский, Калининградский, Краснодарский, Красноярский, Приморский; область: Астраханская, Волгоградская, Воронежская, Ленинградская, Липецкая, Магаданская, Московская, Мурманская, Новосибирская, Оренбургская, Свердловская, Смоленская, Тверская, Томская; автономный округ: Чукотский, Ханты-Мансийский – Югра; город: Москва, Санкт-Петербург), Латвия, Литва, Польша, Украина.

Ph. diderma Rostaf. (Moroz, Novozhilov, 2020) [0/1] – I, LE F-321070.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (Республика Алтай; край: Алтайский, Пермский; область: Астраханская, Волгоградская, Московская, Новосибирская, Ростовская, Свердловская, Тверская; г. Москва), Польша, Украина.

Trichia botrytis (J.F. Gmel.) Pers. (Moroz, Novozhilov, 1988, 2018) [= *T. fragilis* (Sow.) Rost. – Twardowska, 1885] [0/3] – II, LE F-321266, LE F-321281, LE F-321325.

Космополит: распространен в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на гнилой древесине, редко на опаде и коре живых деревьев. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Алтай, Башкортостан, Бурятия, Карелия, Коми, Саха (Якутия), Татарстан; край: Алтайский, Краснодарский, Красноярский, Пермский, Приморский, Хабаровский; область: Волгоградская, Воронежская, Иркутская, Калужская, Кировская, Ленинградская, Липецкая, Магаданская, Московская, Мурманская, Новосибирская, Псковская, Свердловская, Смоленская, Тверская, Тюменская, Челябинская; автономный округ: Ханты-Мансийский – Югра, Чукотский, Ямalo-Ненецкий; город: Москва, Санкт-Петербург), Латвия, Литва, Польша, Украина.

**T. munda* (Lister) Meyl. [0/4] – I, MSK – F 42181, LE F-321150; II, MSK – F 42180; I, MSK – F 42181.

Распространение: часто, преимущественно в Европе, редко в Северной Америке (США) и Южной Америке (Парагвай, Чили), Азии (Китай, Тайвань), Австралии (GBIF, 2021; DL, 2021; Götzsche, 2016–2021; ALA, 2021). Встречается часто на опаде, реже на гнилой древесине и коре живых растений. Местонахождение в сопредельных странах: Россия (республика: Бурятия, Карелия, Коми; край: Красноярский, Пермский, При-

морский; область: Волгоградская, Иркутская, Магаданская, Московская; автономный округ: Чукотский, Ямalo-Ненецкий; г. Москва, Литва, Польша.

Наземная лесная подстилка представляет собой неоднородную и малоизученную среду, в которой обитает значительное число видов миксомицетов (Stephenson et al., 2008; Novozhilov et al., 2017a). В ряде работ отмечается довольно высокая специфичность видовых комплексов миксомицетов, заселяющих данный субстрат, причем видовой состав и виды-доминанты значительно отличаются в различных типах леса (Novozhilov et al., 2017b).

Следует подчеркнуть, что черноольшаники являются чрезвычайно специфической лесной экосистемой, в которой обитают различные почвенные эукариоты (Ardestani et al., 2019). Хорошо известно, что черная ольха формирует симбиоз с азотфиксирующими клубеньковыми бактериями *Frankia alni* в результате чего улучшается состояние почвы (Claessens et al., 2010). Установлено, что состав эктомикоризных и эндомикоризных грибов, формирующих симбиотические связи с ольхой черной, зависит от полифенолов ольхи, влияющих на специфичность эктомикоризальных ассоциаций (Kennedy et al., 2014; Thiem et all., 2018). Все это может также влиять на состав почвенных простейших, включая грибообразных протистов (миксомицетов), обитающих в листовой подстилке и гумусовом слое почв черноольшаников.

На наземном опаде в НП методом влажной камеры нами было выявлено 44 вида, представленных 171 образцом, из них 19 (76 образцов), 31 (69 образцов) и 7 видов (26 образцов) были отмечены в ольшанниках, ельниках и сосняках соответственно.

Видовой состав группировок миксомицетов, обитающих на опаде в ольшанниках, значительно отличается от таковых в ельниках и сосняках НП. При сравнении группировки миксомицетов опада в ольшанниках с таковыми в ельниках и сосняках были получены индексы сходства Серенсена–Чекановского и число общих видов, которые составили 0.56 (11 общих видов) и 0.38 (4 общих вида) соответственно.

Видами, которые неоднократно были отмечены на опаде черной ольхи в ольшанниках, являются *Craterium concinnum*, *Arcyria marginoundulata*, *Paradiacheopsis longipes*, а также *Physarum bivalve*. Только на этом типе субстрата в районе исследования были отмечены такие редкие виды как *Arcyria globosa* и *Comatricha rutilipeda*.

Работа Ю.К. Новожилова проводилась в рамках государственного задания БИН РАН “Биоразнообразие, экология и структурно-функциональные особенности грибов и грибообразных протистов” (AAAA-A19-119020890079-6) и выполнена

на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- ALA (Atlas of living Australia). <https://bie.ala.org.au/species>. Accessed 12.05.2021.
- Ardestani M., Šustr V., Frouz J.* Consumption performance of five detritivore species feeding on *Alnus glutinosa* L. leaf litter in a microcosm experiment. *Forests*. 2019. P. 10.
- Bortnikov F., Matveev A., Gmoshinskii V. et al.* Myxomycetes of Russia: information system on myxomycete distribution in Russia. 2020–2021.
- Claessens H., Oosterbaan A., Savill P. et al.* A review of the characteristics of black alder [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.] and their implications for silvicultural practices. *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 2010. V. 83. P. 163–175.
- Clark J., Schnittler M., Stephenson S.* Biosystematics of the myxomycete *Arcyria cinerea*. *Mycotaxon*. 2002. V. 82. P. 343–346.
- Colwell R.K.* EstimateS 9.10 User’s Guide. 2014. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Chernyadjeva I.V., Afonina O.M., Davydov E.A. et al.* New cryptogamic records. 5. Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2020. V. 54 (1). P. 261–286 (in Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.261>
- Czernyadjeva I.V., Davydov E.A., Efimova A.A. et al.* New cryptogamic records. 7. Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2021. V. 55 (1). P. 249–277 (in Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.249>
- Dilly O., Bartsch S., Rosenbrock P. et al.* Shifts in physiological capabilities of the microbiota during the decomposition of leaf litter in a black alder [*Alnus glutinosa* (Gaertn.) L.] forest. *Soil Biol. Biochem.* 2001. V. 33. № 7. P. 921–930.
- DL (Discover Life). <https://www.discoverlife.org/mp/20m?kind>. Accessed 02.05.2021.
- GBIF (The Global Biodiversity Information Facility). <https://www.gbif.org/species/319>. Accessed 12.05.2021.
- Götzsche H.F.* 2016–2021. World reports of *Myxomycetes*. <http://www.myx.dk>. Accessed 12.05.2021.
- Grummo D.G., Cvirko R.V., Kulikova E.Ya. et al.* Vegetation and biotopes of the National park “Narochansky” with a map of land vegetation (1 : 60 000) and map of biotopes (1 : 60 000). Minsk, 2017 (in Russ.).
- Kennedy P., Nguyen N., Cohen H. et al.* Missing checkerboards? An absence of competitive signal in *Alnus*-associated ectomycorrhizal fungal communities. *PeerJ*. 2014. 2: e686.
- Lado* (2005–2021). An on line nomenclatural information system of *Eumycetozoa*. <http://www.nomen.eumycetozoa.com>. Accessed 11.05.2021.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J.* The *Myxomycetes*. Iowa, 1969.
- Moroz E.L. Licea pusilla* Schrad. – New species myxomycetes for Belarus. *Botany (Research)*. 2020. Iss. 49. P. 381–383 (in Russ.).
- Moroz E.L.* Myxomycetes of the Belarusian Lake District. Sokhranenie biologicheskogo raznoobraziya Belorusskogo Poozerya: Tezisy dokladov Regionalnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii. Vitebsk, 1996. P. 145–146 (in Russ.).
- Moroz E.L.* Myxomycetes of the spruce forests of the national park “Narochanskiy”. Problemy prirodoobrannoy organizatsii landshaftov: Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii. Novocherkassk, 2018. P. 114–118 (in Russ.).
- Moroz E.L., Novozhilov Yu.K.* Review of myxomycetes of Belarus. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 1988. V. 25. P. 92–97 (in Russ.).
- Moroz E.L., Novozhilov Yu.K.* New and rare species of *Myxomycetes* of Belarus. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1994. V. 28 (3). P. 21–27 (in Russ.).
- Moroz E.L., Novozhilov Yu.K.* Myxomycetes of national park “Narochanskiy”. *Botany (Research)*. 2018. Iss. 47. P. 123–135 (in Russ.).
- Moroz E.L., Novozhilov Yu.K.* New and rare slime-molds (*Myxomycetes*) of the National Park “Narochansky” (Republic of Belarus). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2019. V. 53 (2). P. 307–314 (in Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.307>
- Moroz E.L., Novozhilov Yu.K.* Myxomycetes of pine forests of the national park “Narochansky”. *Botany (Research)*. 2020. Issue. 49. P. 207–219 (in Russ.).
- Moroz E., Tsurykau A.* *Badhamia versicolor* and *Trichia subfuscata*, new records for Belarus. *Mycotaxon*. 2020. V. 135. P. 365–370.
- Nguyen L.T.T., Sanchez-Mahecha O., Almadrones-Reyes K.J. et al.* Occurrence of leaf litter inhabiting myxomycetes from lowland forest patches of Northern and Central Vietnam. *Tropical Ecology*. 2019. V. 60. № 4. P. 495–506.
- Novozhilov Yu.K.* Definitorium fungorum Rossiae. Divisio *Myxomycota*. Fasc. 1. Classis *Myxomycetes*. Nauka, SPb., 1993 (in Russ.).
- Novozhilov Yu.K., Mitchell D.W.* A new species of *Comatricha* (*Myxomycetes*) from southern Vietnam. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2014. V. 48. P. 188–195. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2014.48.188>
- Novozhilov Yu.K., Rollins A., Schnittler M.* Ecology and distribution of *Myxomycetes*. In: *Stephenson, S.L. and C.A. Rojas* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2017a. P. 253–297.
- Novozhilov Yu.K., Erastova D.A., Shchepin O.N. et al.* Myxomycetes associated with monsoon lowland tropical forests in southern Vietnam. *Nova Hedwigia*. 2017b. V. 104. P. 143–182.
- Novozhilov Yu.K., Schnittler M., Zemlianskaia I.V. et al.* Biodiversity of plasmodial slime moulds (Myxogastria): measurement and interpretation. *Protistology*. 2000. V. 1 (4). P. 161–178.

- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J.* Les Myxomycètes. Tome 1, guide de détermination. mycologique et botanique. Dauphiné-Savoie, Sévrier France, 2011a.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J.* Les Myxomycètes. Tome 2. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, Sévrier France, 2011b.
- Rollins A.W., Stephenson S.L.* Myxogastrid distribution within the leaf litter microhabitat. *Mycosphere*. 2012. V. 3. № 5. P. 543–549. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/3/5/2>
- Rusalenko A.I.* Reforestation in the black alder forests of Belarus. Trudy BGTU. Lesnoye khozyaystvo. 2014. № 1. P. 167–170 (in Russ.).
- Shukanov A.S., Moroz E.L., Malinovskiy O.A.* Myxomycetes of the Narochany-Vileyka lowlands. Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. 1988. № 2. P. 23–25 (in Russ.).
- Stephenson S.L., Stempel H.* *Myxomycetes*: A handbook of slime molds. Timber Press, 2000.
- Stephenson S.L., Urban L., Rojas C. et al.* Myxomycetes associated with woody twigs. *Revista Mexicana de Micología*. 2008. V. 27. P. 21–28.
- Thiem D., Piernik A., Hrynkiewicz K.* Ectomycorrhizal and endophytic fungi associated with *Alnus glutinosa* growing in a saline area of central Poland. *Symbiosis*. 2018. V. 75. P. 17–28.
- Twardowska M.* News about the slime moulds found in the years 1878–1883. *Pamietnik Fizyjograficzny*. 1885. V. 5 (3). P. 160–162.
- Voršíková J., Baldrian P.* Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME Journal*. 2013. V. 7. № 3. P. 477–486.
- Yang C., Wanga X., Miller J.A. et al.* Using metabarcoding to ask if easily collected soil and leaf-litter samples can be used as a general biodiversity indicator. *Ecological Indicators*. 2014. V. 46. P. 379–389.
- Yang Z., Liu X., Zhou M., Ai D. et al.* The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific Reports*. 2015. V. 5. № 1. P. 15723.
- Yurkevich I.D., Geltman V.S., Lovchii N.F.* Types and associations of black alder forests. Minsk, 1968 (in Russ.).
- Yurkevich I.D., Golod D.S., Aderikho V.S.* Vegetation of Belarusia, its cartography, protection and utilization. Minsk, 1979 (in Russ.).
- Груммо Д.Г., Цвирко Р.В., Кулікова Е.Я. и др. (Grummo et al.) Растильность и биотопы национального парка “Нарочанский” с картой наземной растительности (1 : 60 000) и картой биотопов (1 : 60 000). Минск, 2017. 81 с.
- Мороз Е.Л. (Moroz) Миксомицеты Белорусского Полесья // Сохранение биологического разнообразия Белорусского Полесья: Тезисы докладов Региональной научно-практической конференции. Витебск. 1996. С. 145–146.
- Мороз Е.Л. (Moroz) *Licea pusilla* Schrad. – Новый для Беларуси вид миксомицетов (Мухомycetes) // Ботаника (исследования). 2020. Вып. 49. С. 381–383.
- Мороз Е.Л. (Moroz) Миксомицеты (Mycetozoa) еловых лесов национального парка “Нарочанский” // Проблемы природоохранной организации ландшафтов: Материалы международной научно-практической конференции. Новочеркасск. 2018. С. 114–118.
- Мороз Е.Л., Новожилов Ю.К. (Moroz, Novozhilov) Новые и редкие виды миксомицетов (Mycetozoa) Белоруссии // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28. № 3. С. 21–27.
- Мороз Е.Л., Новожилов Ю.К. (Moroz, Novozhilov) Миксомицеты (Mycetozoa) национального парка “Нарочанский” // Ботаника (исследования). 2018. Вып. 47. С. 123–135.
- Мороз Е.Л., Новожилов Ю.К. (Moroz, Novozhilov) Миксомицеты (Mycetozoa) сосновых лесов национального парка “Нарочанский” // Ботаника (исследования). 2020. Вып. 49. С. 207–219.
- Мороз Е.Л., Новожилов Ю.К. (Moroz, Novozhilov) Новые и редкие слизевики (Mycetozoa) национального парка “Нарочанский” (Республика Беларусь) // Новости систематики низших растений. 2019. Т. 53 (2). С. 307–314.
- Мороз Е.Л., Новожилов Ю.К. (Moroz, Novozhilov) Обзор миксомицетов Белоруссии // Новости систематики низших растений. 1988. Т. 25. С. 92–97.
- Новожилов Ю.К. (Novozhilov) Класс Миксомицеты. Определитель грибов России: отдел Слизевики. Вып 1. СПб.: Наука, 1993. 288 с.
- Чернядьева И.В., Афонина О.М., Давыдов Е.А. и др. (Chernyadjeva et al.) Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 5. // Новости систематики низших растений. 2020. Т. 54 (1). С. 261–286.
- Чернядьева И.В., Давыдов Е.А., Ефимова А.А. и др. (Czernyadjeva et al.) Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 7. // Новости систематики низших растений. 2021. Т. 55 (1). С. 249–277.
- Шуканов А.С., Мороз Е.Л., Малиновский О.А. (Shchukanov et al.) Миксомицеты Нарочано-Виленской низины // Вестник Белорусского государственного университета. 1988. № 2. С. 23–25.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. (Yurkevich et al.) Типы и ассоциации черноольховых лесов. Минск, 1968. 376 с.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Адерико В.С. (Yurkevich et al.) Растильность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, 1979. 248 с.

Myxomycetes of Leaf Litter of Black Alder Forests of the National Park “Narochansky” (Republic of Belarus)

E. L. Moroz^{a,#} and Yu. K. Novozhilov^{b,##}

^a V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Science of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

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

#e-mail: moroze.l@tut.by

##e-mail: yurinovozhilov@gmail.com

An annotated list of 19 species of myxomycetes found on leaf litter in black alder forests of the Narochansky National Park (NP) is presented, 7 of which were found for the first time in the Republic of Belarus (*Arcyria globosa*, *A. marginoundulata*, *Comatricha rutilipedata*, *Craterium concinnum*, *Cibraria lepida*, *Paradiacheopsis longipes*, *Trichia munda*). To study the species diversity of myxomycetes, classical methods were used: collection of sporulation in the field and the method of moist chamber cultures. For each species, information is provided: a link to a work in which this species was previously mentioned on the territory of the NP, the location, date of collection and the number of the herbarium specimen stored in the herbarium of the laboratory of mycology of the V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany (MSK-F) or in the Mycological Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE-F).

Keywords: biodiversity, myxomycetes, National Park “Narochansky”, Republic of Belarus, taxonomy, wet chamber

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ

УДК 579.66

О ПРИСУТСТВИИ ГЛЮТЕНРАСПЛЕЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ
У ШТАММОВ *SODIOMYCES ALKALINUS* И *S. MAGADIENSIS*

© 2021 г. Н. А. Алкин^{1,*}, Ю. С. Покровская^{1,***}, М. А. Белозерский^{2,***}, А. В. Кураков^{1,****},
Г. А. Белякова^{1,*****}, Я. Е. Дунаевский^{2,*****}

¹ Биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119234 Москва, Россия

² НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского,

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119992 Москва, Россия

*e-mail: nikita9801@mail.ru

**e-mail: ofbirta@gmail.com

***e-mail: mbeloz@belozersky.msu.ru

****e-mail: kurakov57@mail.ru

*****e-mail: adm-ado@yandex.ru

*****e-mail: dun@belozersky.msu.ru

Поступила в редакцию 25.04.2021 г.

После доработки 15.05.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Получение безглютеновых продуктов, также как возможность использования специфических протеолитических ферментов с глютенрасщепляющей активностью для пероральной энзимотерапии целиакии, требуют специфических ферментов. Поиск, идентификация и предварительная характеристика таких пептидаз были проведены у двух штаммов алкалофильных видов микроскопических грибов *Sodiomycetes alkalinus* и *S. magadiensis*. Впервые показано, что у них, наряду со специфическими пролинрасщепляющими активностями дипептидилпептидазы (DPP4) и пролинаминопептидазы (PAP), присутствует постглутаминрасщепляющая активность, что позволяет эффективно гидролизовать как богатые пролином/глутамином пептиды глютена, так и сам глютен. Определены оптимум pH и pH-стабильность исследованных пептидаз и показано, что все охарактеризованные ферменты, расщепляющие пролин/глутамин-содержащие связи, относятся к группе сериновых пептидаз и являются стабильными ферментами в умеренно кислых и щелочных условиях. Наличие такого рода активности указывает на перспективность использования этих пептидаз для получения безглютеновых продуктов и разработки диеты пациентов с непереносимостью глютена.

Ключевые слова: глютен, пептидазы, пролинаминопептидазы, пролинрасщепляющими активность

DOI: 10.31857/S0026364821060039

ВВЕДЕНИЕ

Более 50% потребляемого людьми белка приходится на долю 8 основных злаков: пшеницы, кукурузы, риса, ячменя, овса, сорго, ржи и проса (Cordain, 1999). Белок в зерновках злаков локализован преимущественно в эндосперме и на 75–80% представлен глютеном, или клейковиной. Под этим термином понимают совокупность гликозилированных белков, обогащенных аминокислотными остатками пролина и глутамина. Среди компонентов глютена выделяют две группы белков – проламины и глютелины. Каждый род злаков образует специфические проламины; так, проламины пшеницы называют глиадинами, проламины овса – авенинами, в зерновках ячменя накапливаются гордеины, а в зерновках ржи – секалины (Shewry and Tatham 1990).

Важной особенностью компонентов глютена является выраженная аллергенность некоторых продуктов их неполного гидролиза. Аллергические реакции у людей с непереносимостью глютена проявляются как в форме нарушения процессов всасывания питательных веществ и дефекации, так и в форме повышенного риска развития остеопороза и Т-клеточных лимфом. Данные симптомы и состояния описываются обобщенным диагнозом “целиакия”, называемым также глютеновой энтеропатией, болезнью Ги–Гейтера–Гейблера или глютенчувствительным спру (Zhuchkov, Kotlyarov, 2017).

Поскольку целиакия является генетически опосредованным заболеванием, комплекс мер поддержки пациентов в первую очередь направлен на обеспечение безглютеновой диеты. Формирование подобной диеты может происходить

как путем полного исключения из рациона злаковых продуктов, так и путем их предварительной обработки. Второй подход имеет ряд преимуществ по сравнению с первым, т.к. существенно расширяет разрешенный для пациентов с целиакией набор блюд.

Для очистки злаковых продуктов от аллергенных глютеновых эпигенетических пептидов можно использовать секреции пептидазы бактерий и грибов. На сегодняшний день известны сотни штаммов-производителей различных секреций пептидаз, однако особенностью глютена является специфический аминокислотный состав с высокой долей пролина и глутамина. Получение безглютеновых продуктов, также как возможность использования специфических ферментов с подобными активностями для пероральной энзимотерапии целиакии требуют ферментов с разными свойствами. Многие пептидазы, применяемые в промышленности для изготовления моющих средств или для осветления соков, не могут быть использованы в качестве глютенрасщепляющих агентов. Проведенный анализ имеющихся данных показал, что наиболее вероятными кандидатами, способными эффективно расщеплять глютен и его богатые пролином/глутамином фрагменты, являются пролинспецифичные пептидазы (ПСП), расщепляющие связи, образованные пролином, а также ферменты, гидролизующие связи с участием глутамина. ПСП хорошо изучены у бактерий (Köiv, Tenson 2021) и животных (Dunaevsky et al., 2020), тогда как у грибов подавляющая часть подобных исследований была сделана с пролилэндопептидазой *Aspergillus niger* (Stepniak et al., 2006), *A. oryzae* (Eugster et al., 2015) и *Flammulina velutipes* (Schulz et al., 2018). Что касается ферментов с постглутаминрасщепляющей активностью, то пока только у бактерий найдены субтилизин-подобные пептидазы (СПП), обладающие такой активностью (Wei et al., 2016; Darwish et al., 2019). Интересными для поиска новых секреций пептидаз, причем не только щелочестойчивых, являются грибы щелочных местообитаний. Недавно получены сведения, что алкалофильный вид *Sodomyces alkalinus* (*Plectosphaerellaceae*), обитающий в грунтах щелочных озер, усваивают преимущественно белковые субстраты, в том числе и трудно гидролизуемые, в то время как хитиназы и пектиназы у него оказались утрачены (Grum-Grzhimaylo et al., 2018).

Целью настоящей работы был поиск, идентификация и предварительная характеристика пептидаз с глютен-расщепляющей активностью у алкалофильных микромицетов *S. alkalinus* и *S. magadiensis*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Штаммы. Исследовали штаммы *S. alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39 из коллекции кафедры микробиологии и альгологии МГУ.

Биоинформационное сравнение аминокислотных последовательностей ПСП и СПП *S. alkalinus* F11 с гомологами в геномах других высших грибов. В секвенированных геномах, включая геном *S. alkalinus*, из базы данных NCBI, включающих представителей всех 6 подотделов высших грибов, а также представителей различных морфологических групп (дрожжи, мицелиальные грибы, лихенизированные грибы) и эколого-трофических групп (гумусовые сапротрофы, ксилотрофы, фитопатогены, энтомопатогены), проведен поиск гомологов известных ПСП и СПП по аминокислотным последовательностям при помощи сервиса Protein Blast (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). В качестве порога отсечения были приняты E-value 1×10^{-20} и покрытие 75%. Для каждого гомолога были рассчитаны следующие параметры: молекулярная масса, число аминокислот и изоэлектрическая точка при помощи онлайн-ресурса Isoelectric point calculator (<http://isoelectric.org/calculate.php>); наличие, размер и положение сигнального пептида и трансмембранных доменов (сервисы SignalP-5.0 и TMHMM Server v. 2.0, <http://www.cbs.dtu.dk/services/>). После этого аминокислотные последовательности обнаруженных гомологов пептидаз были выравнены при помощи сервиса Cobalt (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/cobalt/cobalt.cgi>). В сервисе Batch (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) был проведен поиск консервативных доменов изучаемых гомологов пептидаз. В случае обнаружения последовательностей, имеющих высокую гомологию к нескольким аннотированным белкам, был использован сервис EFI-EST (<https://efi.igb.illinois.edu/efi-est/>), осуществляющий кластерный анализ на основе попарного сравнения всех последовательностей без предварительного выравнивания.

Питательные среды и условия культивирования. Щелочная ферментационная среда (ЩФС), pH 10.3, включала минеральный компонент щелочного мальт-агара (ЩА) и три модификации питательного компонента ЩА для изготовления жидких сред, отличающихся источником белка (200 мл солодового экстракта (15° по шкале Баллинга), 10.0 г казеина или 10.0 г пептона). Образцы культур хранили на скошенном ЩА при температуре 4°C. Для работы агаризованные блоки с поверхностным мицелием со скошенного агара пересевали в колбы Эрленмейера объемом 150 мл, содержащие 50 мл жидкой ЩФС. Колбы помещали на орбитальную качалку при 25°C, скорость вращения составляла 250 об./мин.

Получение фильтрата культуральной жидкости и определение сухой массы мицелия. После инкубации на орбитальной качалке мицелий отделяли

двойной фильтрацией через предварительно взвешенную фильтровальную бумагу, после чего отфильтрованная жидкость очищалась повторно при помощи центрифугирования (6000 об./мин, 10 мин). Для предотвращения развития контаминантов в полученный фильтрат добавляли 8%-й азид натрия (2.5 мкл/мл NaN_3). Фильтраты хранили при 4°C. Фильтровальную бумагу с мицелием помещали в сушильный шкаф, доводили до постоянного веса при 60°C, после чего взвешивали и рассчитывали сухую массу мицелия вычитанием исходной массы бумаги.

Измерение активности сериновых пептидаз. Для измерения активности пептидаз в тестируемом фильтрате использовали метод спектрофотометрии. В лунку 96-луночного полистиролового планшета для иммуноферментного анализа помещали 175 мкл универсального буфера (УБ) с заданным pH, затем добавляли 20 мкл исследуемого фильтрата и 5 мкл хромогенного субстрата, несущего п-нитроанилидиную метку ($\lambda = 405$ нм). Общий объем реакционной смеси в каждой лунке планшета составлял 200 мкл. В контрольных лунках культуральную жидкость заменяли на 20 мкл УБ. Планшеты с реакционной смесью инкубировали в спектрофотометре ELx800 при 37°C от 45 до 120 мин в режиме кинетического анализа оптической плотности ($\lambda = 405$ нм); измерение оптической плотности реакционной смеси проводили каждые 10 минут. В работе со спектрофотометром использовали программное обеспечение Gen5 BioTek, полученные данные были обработаны в программе MO 365.

Был использован ряд специфических хромогенных субстратов, на С-конце которых расположена п-нитроанилидиная метка, а именно: Ala-Pro-*p*Na, Pro-*p*Na и Glp-Phe-Gln-*p*NA в концентрации 10 мМ, а также флуорогенные субстраты Abz-LPYPQPQLPQ-EDDnp и Abz-QPQQPFPQ-EDDnp в концентрации 2 мМ. Все перечисленные субстраты были растворены в диметилформамиде. Измерение интенсивности флуоресценции проводили при помощи флуориметра на черных полистироловых планшетах ($\lambda_1 = 340$ нм, $\lambda_2 = 400$ нм); в опыте использовали аналогичный объемный состав реакционной смеси. За единицу ферментативной активности (ед.) принимали такое количество фермента в расчете на 1 мг сухой массы мицелия, которое при гидролизе субстрата в указанных условиях инкубации вызывало за 1 час увеличение оптической плотности раствора при 405 нм на 0.01.

Определение оптимума pH активности пептидаз. В лунку полистиролового планшета вносили 20 мкл раствора, содержащего исследуемую пептидазу, 175 мкл универсального буфера (УБ) (Britton, Robinson, 1931) подобранный кислотности для придания необходимого pH (pH 2.0–11.0) и 5 мкл хромогенного субстрата. Полученную реакцион-

ную смесь измеряли на спектрофотометре по описанной выше процедуре.

Определение pH-стабильности пептидаз. В лунку полистиролового планшета вносили 20 мкл раствора, содержащего исследуемую пептидазу и заданный объем 0.01 М УБ подобранный кислотности для придания необходимого pH (pH 2.0–13.0). Полученный раствор инкубировали 60 минут при постоянном перемешивании на качалке (300 об./мин), после чего вносили 0.1 М УБ с подобранным pH до объема 195 мл и получения pH инкубационной смеси 7.5 (оптимум pH работы пептидаз из предыдущего эксперимента), перемешивали, добавляли 5 мкл хромогенного субстрата и проводили кинетический анализ ферментативной реакции на спектрофотометре.

Изучение влияния ингибиторов на активность пептидаз. Были использованы специфические ингибиторы пептидаз различных классов и групп, как-то: фенилметилсульфонил фторид (PMSF), ЭДТА- Na_2 , йодацетамид, Ala-Pro-N-метил-2-пирролидон (AP-NMP), Ala-D-Pro-N-метилформамид (AP-MF), Ala-D-Pro-пипеколовая кислота (AP-Pip), вилдаглиптин, ситаглиптин, дипротин А, дипротин В. В одну лунку планшета вначале помещали 20 мкл исследуемого фильтрата, 170 мкл УБ (pH 7.5) и 5 мкл стокового раствора ингибитора (ЭДТА- Na_2 , йодацетамид – 10^{-2} М, все остальные 10^{-3} М). Полученную смесь инкубировали при комнатной температуре в течение 20 мин, после чего вносили 5 мкл хромогенного субстрата и проводили кинетический анализ ферментативной реакции.

Определение активности пептидаз в отношении глиадина. 1 мг глиадина растворяли в 1 мл 70%-го этанола, затем добавляли к раствору 500 мкл УБ с pH 8.0 и 50 мкл культуральной жидкости. В контролльном опыте к исходному раствору глиадина добавляли 480 мкл УБ, 20 мкл 1 mM PMSF и 50 мкл культуральной жидкости. После центрифugирования 10 мкл реакционной смеси отбирали в нулевой момент времени и проводили нингидриновую реакцию, остальную часть ресуспендировали и инкубировали при 23°C в течение 12 ч на шейкере. После инкубации реакционную смесь вновь центрифугировали, отбирали 10 мкл реакционной смеси и повторяли измерение. Для определения концентрации свободных аминокислот и пептидов к 10 мкл реакционной смеси добавляли 190 мкл 0.1%-го р-ра нингидрина в этаноле, после чего инкубировали в течение получаса при температуре 80°C. Измерение оптической плотности проводили на спектрофотометре при $\lambda = 545$ нм.

Все эксперименты были проведены в 3-кратной повторности. Рассчитаны средние значения активности пептидаз и стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ аннотированного генома *S. alkalinus* F11 указывает на присутствие 10 гомологов сериновых пролинспецифичных пептидаз (ПСП) и субтилизин-подобных пептидаз (СПП). Среди обнаруженных гомологов две последовательности принадлежат к группе дипептидилпептидаз (DPP4) (табл. 1). Первая последовательность (ROT37187.1) соответствует белку длиной 947 аминокислот, содержащему трансмембранный участок; вторая последовательность (ROT38925.1) лишена трансмембранного участка, но содержит классический сигнальный пептид. рI этих последовательностей составляет 4.80 и 4.66; молекулярные массы – 106.0 и 87.5 кДа. Оба гомолога содержат в своем составе консервативный домен DPP_IV на N-конце и домен Peptidase_S9 с пептидазной активностью на C-конце. В обоих случаях последовательности содержат консервативную триаду аминокислот, необходимую для катализа.

Обнаруженный у *S. alkalinus* F11 один гомолог пролинаминопептидазы (PAP) (XP_028465097.1) длиной 388 аминокислотных остатков содержит домен суперсемейства альфа/бета-гидролаз и лишен сигнального пептида и трансмембранного участка. рI PAP составляет 4.60, молекулярная масса – 39.2 кДа.

Гомолог пролилэндопептидазы (PEP) (ROT41790.1) состоит из 399 аминокислотных остатков с молекулярной массой 44.8 кДа. Как и другие гомологи кислой эндопептидазы *Aspergillus niger*, у данного фермента рI в кислой области (рН 4.6). Последовательность PEP состоит из единственного домена на суперсемейства альфа/бета-гидролаз и не содержит сигнального пептида и трансмембранного участка. Консервативная триада аминокислот представлена в полном объеме.

В геноме *Sodomyces alkalinus* F11 обнаружен также целый ряд гомологов СПП. Среди них можно выделить 3 гомолога протеиназы K (XP_028467389.1, XP_028465997.1 и XP_028468757.1), которые содержат N-концевой сигнальный пептид и не содержат трансмембранного домена. Молекулярная масса варьирует от 41.7 до 56.1 кДа, рI – от 5.04 до 6.5. Данные последовательности содержат два консервативных домена: N-концевой ингибитирующий домен Inhibitor_I9 и каталитический домен Peptidases_S8_PCSK9. Порядок консервативных аминокислотных остатков соответствует таковому у других СПП. Одна аминокислотная последовательность *S. alkalinus* F11 соответствует субтилизину (XP_028463943.1). Данная последовательность содержит 476 аминокислотных остатков и имеет молекулярную массу 53.2 кДа. Изоэлектрическая точка данного белка, согласно расчетам, составляет 5.64. Доменная структура субтилизина совпадает с таковой у протеиназы K. Последовательность XP_028470351.1 является гомологом пиролизина из группы СПП. Данный белок, соглас-

но расчетам, состоит из 908 аминокислот и имеет молекулярную массу 97.6 кДа. Изоэлектрическая точка пиролизина составляет 4.72. В составе данной последовательности выделяется 4 консервативных домена: N-концевой ингибиторный домен Inhibitor_I9, крупный каталитический домен Peptidases_S8_5, расположенный внутри него специфический для грибов домен PA_Pos1_like и C-концевой домен из суперсемейства fn3_6. Наличие в составе последовательности пиролизина сигнального пептида может свидетельствовать о секреции данного фермента. И, наконец, в геноме *S. alkalinus* F11 среди SLP обнаружен один гомолог кексина (XP_028467150.1). В составе данного фермента 866 аминокислот, из которых 18 приходится на сигнальный пептид, а с 726 по 748 остатки образуют трансмембранный участок. Рассчитанная изоэлектрическая точка данного кексина составляет 5.02. Белок имеет двухдоменную структуру и состоит из N-концевого каталитического домена Peptidases_S8_kexins и C-концевого домена P_protein, характерного для пропротеиновых конвертаз.

Присутствие *in vivo* пролинрасщепляющей и постглутамингидролизующей активностей в культуральной жидкости *S. alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39 было подтверждено использованием специфических пролин/глутаминсодержащих субстратов (табл. 2). Наличие у этих грибов активности в отношении субстрата Pro-pNA свидетельствует о присутствии в культуральной жидкости PAP, Ala-Pro-pNA является специфическим субстратом для DPP4, а субстрат Glp-Phe-Gln-pNA детектируют наличие в культуральной жидкости постглутамин-расщепляющей активности.

Подбор оптимальной питательной среды с точки зрения секреции сериновых пептидаз показал, что секреция DPP4 наблюдается на всех вариантах ЩФС, причем наибольшая активность фермента обнаруживается в присутствии пептона или казеина в качестве источника азота и углерода. На среде с суслом активность секретируемой DPP4 была более чем в 2–3 раза ниже (рис. 1). В дальнейшем в качестве основной среды была использована среда ЩФС с добавлением пептона.

Изучение зависимости величины секретируемой активности от срока культивирования выявило типичную логистическую кривую динамики роста сухой массы. Лаг-фаза у *S. alkalinus* F11 длилась 4 дня с момента инокуляции; на 5–18 сутки наблюдался наиболее активный рост мицелия, после чего кривая роста сухой массы мицелия начинала выходить на плато. В начале роста на жидкой среде сериновые пептидазы экспрессировались в незначительном количестве, наибольший уровень секреции пептидазы DPP4 осуществлялся на 14-е сутки культивирования при переходе из фазы экспоненциального роста в стационарную

Таблица 1. Гомологи сериновых ПСП и СПП *Sodiumyces alkalitus* F11

Белок	Семейство	Номер в GenBank	AO	M _r , Да	pI	SP	TM	Консервативные домены	Последовательности аминокислот вокруг остатков каталитической триады
DPP4	S9B	ROT37187.1	947	106022	4.80	—	+(110–132)	DPP4_N (247–625) Peptidase_S9 (707–914)	WGWSFGG GVADDNV
DPP4	S9B	ROT38925.1	782	87461	4.66	+(1–26)	—	DPP4_N (110–470) Peptidase_S9 (554–759)	FGWSYGG GLGDDNV
PAP	S33	XP_028465097.1	388	39236	4.60	—	—	Abhydrolase (73–323)	FGQSFGG SSADWPA
PEP	S28	ROT41790.1	399	44752	4.62	—	—	Abhydrolase (4–361)	MGGSYPG GENDPWI
Sub	S8	XP_028463943.1	476	53183	5.64	+(1–16)	—	Inhibitor_I9 (43–108) Peptidases_S8_PCSK9 (118–371)	YVVDTGI GDGHGTH
PrtK	S8	XP_028467389.1	406	42152	5.71	+(1–20)	—	Inhibitor_I9 (43–121) Peptidases_S8_PCSK9 (133–383)	YVIDTGI TNIGHGTH
PrtK	S8	XP_028465997.1	401	41747	6.05	+(1–18)	—	Inhibitor_I9 (33–111) Peptidases_S8_PCSK9 (122–375)	YVVDSGI SLGHGTH
PrtK	S8	XP_028468757.1	524	56136	5.04	+(1–20)	—	Inhibitor_I9 (44–136) Peptidases_S8_PCSK9 (154–431)	YIIDTGT GNGHGH
PrtK	S8	XP_028470351.1	908	97630	4.72	+(1–16)	—	Inhibitor_I9 (50–109) Peptidases_S8_5 (133–605) PA_PoS1_like (327–459) fif3_6 superfamily (601–724)	YVVDTGI YGGHGTH
Ryt									
Kex	S8	XP_028467150.1	866	94870	5.02	+(1–18)	+(726–748)	Peptidases_S8_kexins (151–437) P_proprotein (522–608)	AIVDDGL DDRHGTR
									GGTSAAA

Примечание: AO – число аминокислотных остатков; DPP4 – дипептидилпептидаза 4, Kex – кексин, M_r – молекулярная масса, РЕР – пролилэндолептидаза, РІ – изоэлектрическая точка, PrtK – протеиназа К, Рyt – тиролизин, SP – сигнальный пептид, Sub – субилизин, ТМ – трансмембранный участок. Жирным шрифтом выделены аминокислотные остатки консервативной триады.

Таблица 2. Ферментативная активность *Sodiomyces magadiensis* B39 и *S. alkalinus* F11 (в единицах активности)

Штаммы/субстраты	<i>S. magadiensis</i> B39	<i>S. alkalinus</i> F11
Pro- <i>pNA</i>	192	157
Ala-Pro- <i>pNA</i>	665	637
Glp-FQ- <i>pNA</i>	452	393
Abz-QPQQPFPQ-EDDnp	169	136
Abz-LPYQPQLPQ-EDDnp	204	173

фазу. Далее удельная активность DPP4 в культуральной жидкости медленно снижалась.

DPP4 и PAP *S. alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39 проявляют наибольшую активность в области pH 8 (рис. 2, а, б). При pH 5 DPP4 теряет больше 90% активности, зато при pH 9 сохраняет 70% от максимальной активности, а при pH 10–40%. Обнаруженный слабощелочной оптимум действия DPP4 согласуется с данными, полученными на гомологичных белках других грибов (Doumas et al., 1998; Cooper, Woods, 2009). Активность PAP менее устойчива к изменениям pH: так, при pH 6.0 сохраняется 23% максимальной активности, а при pH 9.0 – до 40%. При pH 5.0 активность PAP практически не определяется (рис. 2, б). Полученные значения ставят гомологи PAP *S. alkalinus* F11 в один ряд с известными PAP *Aspergillus niger* и *Talaromyces emersonii*, оптимальным условием работы

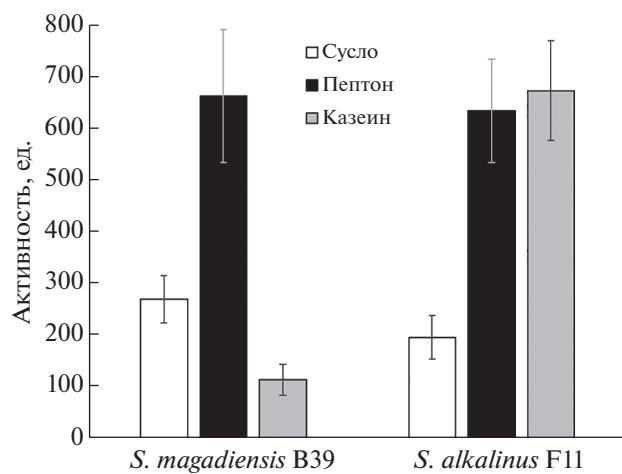


Рис. 1. Активность DPP4 в культуральной жидкости штаммов *Sodiomyces alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39, растущих на различных средах (отрезками на рисунках обозначены границы доверительного интервала средней арифметической активности DPP4 на 95%-м уровне значимости).

которых является область pH 7.0–7.5 (Basten, Moyers, 2005; Mahon et al., 2009).

Постглутаминаректирующая (PGC, postglutamine-cleaving) активность также достигает наибольшей величины при pH 8 (рис. 2, в). В отличие от DPP4 и PAP, эта активность сохраняет способность к гидролизу субстрата в сильнощелочных

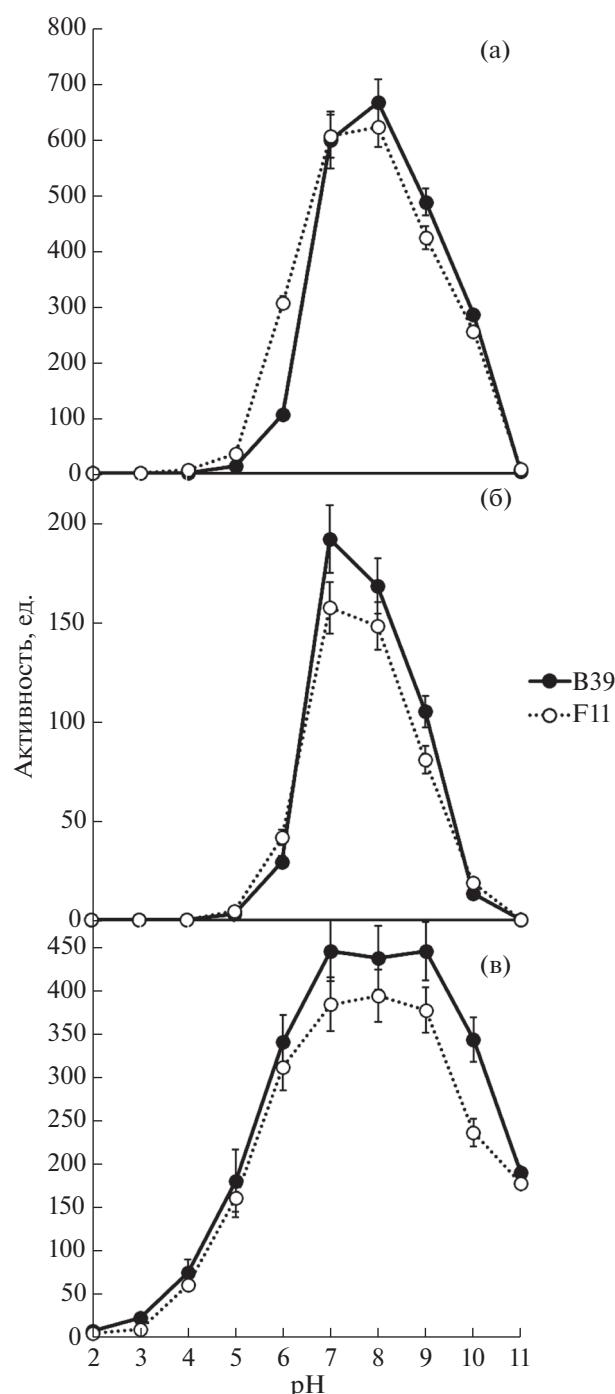


Рис. 2. Зависимость активностей DPP4 (а), PAP (б) и PGC (в) у штаммов *Sodiomyces alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39 от pH.

условиях, сохраняя при pH 11 до 45% активности, небольшая активность детектируется также при pH 4. Оптимум pH исследованной PGC близок к таковому у *Fusarium equisetii* (Juntunen et al., 2015).

pH стабильность исследуемых пептидаз заметно шире их pH оптимума. DPP4 сохраняют относительно высокую стабильность в сильнощелочных условиях и в кислых условиях до pH 4.0. Значительная инактивации DPP4 происходит в области pH 3 (свыше 90%) (рис. 3, а). Ферменты *Sodomyces magadiensis* B39 и *S. alkalinus* F11 при инкубации при pH 12 сохраняли до 85% от максимальной активности и до 30% активности после часового воздействия при pH 13.

PAP изученных штаммов подвержены большей инактивации в области pH 4–6 по сравнению с DPP4. Однако они также устойчивы, как и DPP4, при инкубации в среде с pH 13 (рис. 3, б). Подобные закономерности наблюдаются и в случае PGC пептидаз. В то же время эти пептидазы являются наиболее кислотоустойчивыми из изученных ферментов, практически сохраняют исходную активность в диапазоне pH 5–12 и около 60% при инкубации при pH 4 и около 20% – при pH 3 (рис. 3, в). Таким образом, секрецируемые специфические пептидазы изученных штаммов содариомицетов несколько отличаются между собой, но демонстрируют сходные профили оптимумов pH и pH-устойчивости.

Определение эффективности подавления активности изучаемых ферментов различными специфическими ингибиторами показало, что наибольшее ингибирующее влияние на DPP4 оказывают PMSF, специфический ингибитор сериновых пептидаз, а также вилдаглиптин и дипротин А, широко используемые для ингибирования DPP4. В присутствии 5 мкл 1М PMSF вилдаглиптин и дипротин А активность DPP4 снижалась до активности 3–7% от контроля. Пептидаза умеренно ингибировалась дипротином В (активность составляла 50% от исходной); слабое ингибирующее действие на DPP4 также оказывало ситаглиптин (остаточная активность 90%). Йодацетамид, ЭДТА, AP-MF, AP-NMP и AP-Pip практически не влияли на активность DPP4 (остаточная активность – 98–100%).

Анализ влияния специфических ингибиторов на активность PAP показал, что наиболее эффективно данный фермент ингибировался PMSF (остаточная активность 10%); конкурентные ингибиторы PSP (AP-MF, AP-NMP и AP-Pip) также вызывали некоторое снижение активности PAP (остаточная активность – 85–97%), тогда как йодацетамид и ЭДТА не ингибировали активность PAP. На постглутаминрасщепляющую активность, измеряемую по специальному субстрату Glp-FQ-pNA, наибольшее влияние оказывал необратимый ингибитор сериновых пептидаз PMSF, под действием которого активность снижалась до 8% от контроля. Конкурентные ингиби-

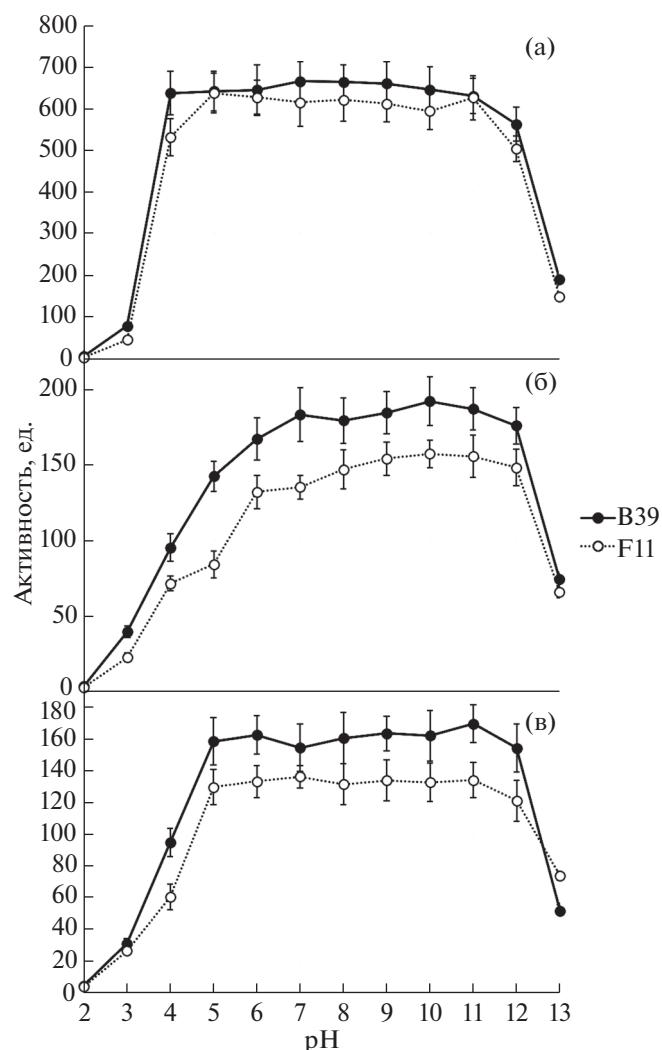


Рис. 3. pH-стабильность DPP4 (а), PAP (б) и PGC (в) *Sodomyces alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39.

торы ПСП, а также ингибиторы несериновых пептидаз не оказывали на постглутамин-расщепляющую активность существенного влияния (максимальное снижение – 2–5% активности).

Найденные ферменты были способны гидролизовать, как пептиды Abz (п-амиnobензойная кислота)-QPQQPFPQ-EDDnp и Abz-LPYLPQLPQ-EDDnp, моделирующие иммуногенные пептиды гладинов (табл. 1), так и сами трудно гидролизуемые гладиновые белки (рис. 4). Наибольшая активность обнаружена у ферментов *S. magadiensis* B39. При добавлении к реакционной смеси 20 мкл 1 М PMSF гладин-расщепляющая активность изученных штаммов существенно снижалась (на 70–75%).

На долю секрецируемых сериновых пептидаз у штаммов *S. alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39 приходится, по меньшей мере, до 2/3 общей гладин-гидролизующей активности. За оставшуюся часть

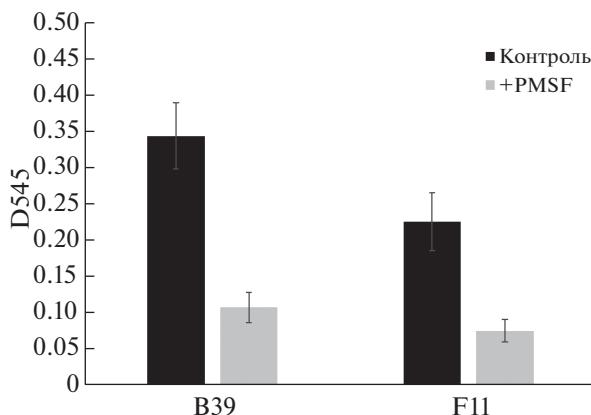


Рис. 4. Глиадинрасплывающая активность штаммов *Sodiomyces alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39.

активности, участвующей в гидролизе белков, обогащенных глутамином и пролином, по-видимому, ответственны пептидазы других классов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известен ограниченный спектр микробных препаратов с глютенрасплывающей активностью. Так, для полного гидролиза иммуногенного 33-мерного пептида глиадина требуется набор пептидаз молочнокислых бактерий *Lactobacillus sanfranciscensis*, *L. alimentarius*, *L. brevis*, *L. hilgardii* (De Angelis et al. 2010). Для детоксикации глютена в пищевых продуктах используется ферментный препарат на основе аспергилопепсина *Aspergillus niger* и DPP 4 из *A. oryzae* (Ehren et al. 2009).

В проведенной работе впервые показано, что у *Sodiomyces alkalinus* F11 и *S. magadiensis* B39, наряду со специфическими пролинрасплывающими активностями, присутствует постглутаминрасплывающая активность, что позволяет им эффективно гидролизовать как богатые пролином/глутамином пептиды глютена, так и сам глютен. Эти ферменты относятся к группе сериновых пептидаз и являются стабильными ферментами в умеренно кислых и щелочных условиях. Наличие такого рода активности у исследованных штаммов, возможно, позволит расширить применение пептидаз грибов для производства безглютеновых продуктов и разработки диеты для пациентов с непереносимостью глютена.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-04-00852_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Basten D.E.J.W., Moers A.P.H.A., van Ooyen A.J.J. et al. Characterisation of *Aspergillus niger* prolyl aminopeptidase. Mol. Genetics and Genomics. 2005. V. 272 (6). P. 673–679.
- Britton H.T.S., Robinson R.A. Universal buffer solutions and the dissociation constant of veronal. J. Chem. Soc. 1931. P. 1456–1462.
- Cooper K.G., Woods J.P. Secreted dipeptidyl peptidase IV activity in the dimorphic fungal pathogen *Histoplasma capsulatum*. Infection and immunity. 2009. V. 77 (6). P. 2447–2454.
- Cordain L. Cereal grains: humanity's double-edged sword. World Rev. Nutr. Diet. 1999. V. 84. P. 19–73.
- Darwish G., Helmerhorst E.J., Schuppan D. et al. Pharmaceutically modified subtilisin withstand acidic conditions and effectively degrade glutenin vivo. Sci. Rep. 2019. V. 9. P. 7505.
- De Angelis M., Cassone A., Rizzello C. et al. Mechanism of degradation of immunogenic gluten epitopes from *Triticum turgidum* L. var. *durum* by sourdough lactobacilli and fungal proteases. Appl. Environ. Microbiol. 2010. V. 76. P. 508–518.
- Doumas A., van der Broek P., Affolter M. et al. Characterization of the prolyl dipeptidyl peptidase gene (dppIV) from the koji mold *Aspergillus oryzae*. Appl. Environ. Microbiol. 1998. V. 64 (12). P. 4809–4815.
- Dunaevsky Y.E., Tereshchenkova V.F., Oppert B. et al. Human proline specific peptidases: A comprehensive analysis. Biochim. Biophys. Acta. 2020. V. 1864 (9). P. 129636.
- Ehren J., Moron B., Martin E. et al. A food-grade enzyme preparation with modest gluten detoxification properties. PLoS One. 2009. V. 4 (7). e6313.
- Eugster P.J., Salamin K., Grouzmann E. et al. Production and characterization of two major *Aspergillus oryzae* secreted prolyl endopeptidases able to efficiently digest proline-rich peptides of gliadin. Microbiology. 2015. V. 161 (12). P. 2277–2288.
- Fujinami S., Fujisawa M. Industrial applications of alkali-philes and their enzymes – past, present and future. Environ. Technol. 2010. V. 31. P. 845–856.
- Grum-Grzhimaylo A.A., Falkoski D.L., van den Heuvel J. et al. The obligate alkophilic soda-lake fungus *Sodiomyces alkalinus* has shifted to a protein diet. Molec. Ecol. 2018. V. 27 (23). P. 4808–4819.
- Juntunen K., Mäkinen S., Isoniemi S. et al. A new subtilase-like protease deriving from *Fusarium equiseti* with high potential for industrial applications. Appl. Biochem. Biotechnol. 2015. V. 177 (2). P. 407–430.
- Köiv V., Tenson T. Gluten-degrading bacteria: availability and applications. Appl. Microbiol. Biotechnol. 2021. V. 105 (8). P. 1–15.
- Mahon C.S., O'Donoghue A.J., Goetz D.H. et al. Characterization of a multimeric, eukaryotic prolyl aminopeptidase: an inducible and highly specific intracellular peptidase from the non-pathogenic fungus *Talaromyces emersonii*. Microbiology. 2009. V. 155 (11). P. 3673–3682.
- Schulz K., Giesler L., Linke D. et al. A prolyl endopeptidase from *Flammulina velutipes* for the possible degradation of celiac disease provoking toxic peptides in cereal proteins. Process Biochem. 2018. V. 73. P. 47–55.
- Shewry P.R., Tatham A.S. The prolamin storage proteins of cereal seeds: structure and evolution. Biochem. J. 1990. V. 267. P. 1–12.
- Stepniak D., Spaenij-Dekking L., Mitea C. et al. Highly efficient gluten degradation with a newly identified prolyl endoprotease: implications for celiac disease. Am. J.

- Physiol. Gastrointest. Liver Physiol. 2006. V. 291 (4). P. G621–G629.
- Wei G., Tian N., Siezen R. et al. Identification of food-grade subtilisins as gluten-degrading enzymes to treat celiac disease. Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver Physiol. 2016. V. 311. P. G571–G580.
- Zhuchkov M.V., Kotlyarov S.N. Cutaneous manifestations of celiac disease: what a practicing gastroenterologist needs to know? Consilium Medicum (Gastroenterology). 2017. V. 19. P. 45–51 (in Russ.).
- Жучков М.В., Комляров С.Н. (Zhuchkov, Kotlyarov) Кожные проявления целиакии: что нужно знать практикующему врачу-гастроэнтерологу? // Consilium Medicum (Gastroenterology) 2017. Т. 19. С. 45–51.

On the Presence of Gluten-Cleavage Activities in *Sodiomyces alkalinus* and *S. magadiensis*

N. A. Alkin^{a, #}, Yu. S. Pokrovskaya^{a, ##}, M. A. Belozersky^{b, ###}, A.V. Kurakov^{a, ####}, G. A. Belyakova^{a, #####}, and Ya. E. Dunaevsky^{b, #####}

^a Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

^b A.N. Belozersky Research Institute of Physical and Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

#e-mail: nikita9801@mail.ru

##e-mail: ofbirta@gmail.com

###e-mail: mbeloz@belozersky.msu.ru

####e-mail: kurakov57@mail.ru

#####e-mail: adm-ado@yandex.ru

#####e-mail: dun@belozersky.msu.ru

The production of gluten-free products, as well as the possibility of using specific proteolytic enzymes with gluten-cleavage activities for oral enzyme therapy of celiac disease require specific enzymes. The search, identification and preliminary characterization of such peptidases were carried out in 2 strains of alkalophilic species of microscopic fungi *Sodiomyces alkalinus* and *S. magadiensis*. It was shown for the first time that the studied fungi, along with the specific proline-cleavage activities of dipeptidyl peptidase 4 (DPP4) and prolinaminopeptidase (PAP), have postglutamine-cleavage activity, which allows them to effectively hydrolyze both proline/glutamine-rich gluten peptides and gluten itself. The optimum pH and pH stability of the studied peptidases were determined and it was shown that all the characterized enzymes that cleave proline/glutamine-containing bonds belong to the group of serine peptidases and are highly stable enzymes under weakly acidic and alkaline conditions. The presence of these activities indicates the promising use of these peptidases for the production of gluten-free products and the development of a diet for patients with gluten intolerance.

Keywords: gluten, peptidases, prolinaminopeptidases, proline-hydrolyzing activity

ТРОМБОЛИТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ И СВОЙСТВА ПРЕПАРАТА
ПРОТЕИНАЗ, ОБРАЗУЕМЫХ МИКРОМИЦЕТОМ
TOLYPOCLADIUM INFLATUM K1

© 2021 г. Н. С. Фокичев^{1,*}, Е. И. Корниенко^{1,**}, Т. С. Шаркова^{1,***},
В. Г. Крейер^{1,****}, А. А. Осмоловский^{1,*****}

¹ Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, 119991 Москва, Россия

*e-mail: fokichev.n@mail.ru

**e-mail: aljinka-93@mail.ru

***e-mail: sharkova06@mail.ru

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

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

Поступила в редакцию 12.04.2021 г.

После доработки 12.05.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Изучены биохимические свойства и тромболитический потенциал препарата протеиназ, а также его отдельных фракций, полученных после изоэлектрофокусирования, образуемого штаммом микромицета *Tolyocladium inflatum k1*. Показано, что во фракциях после изоэлектрофокусирования наблюдается более выраженная фибринолитическая и активаторная к плазминогену активность, а также протеолитическая активность в отношении некоторых субстратов (субтилизин-подобная и эластазная), что может быть использовано для разработки новых тромболитических препаратов или диагностикумов на патологии системы гемостаза человека.

Ключевые слова: активация белков системы гемостаза, внеклеточные протеиназы, микромицеты, тромболизис, фибринолитические ферменты

DOI: 10.31857/S002636482106009X

ВВЕДЕНИЕ

Тромболитическая терапия — неотъемлемая часть лечения и профилактики различных заболеваний, ассоциированных с патологиями сердечно-сосудистой системы и системы гемостаза человека. Она находит применение в целом комплексе состояний, ассоциированных с тромбозами, в постоперационном периоде, реанимационных мероприятиях и облегчении тяжелых тромботических осложнений, индуцированных бактериальными и вирусными инфекциями (в том числе, при лечении осложнений при COVID-19). Поиск современных, специфичных и безопасных тромболитических субстанций является важной и актуальной задачей медицины и биотехнологии (Kotb, 2014).

Протеолитические ферменты грибов, способные активировать отдельные белки системы гемостаза, а также обладающие фибринолитической активностью, перспективны в тромботерапии. Внеклеточные протеиназы разных видов микромицетов различаются по своим физико-химическим характеристикам и по специфичности к тем

или иным факторам системы гемостаза, причем часто одновременно проявляют активность по отношению к нескольким из них. В связи с этим, активно проводятся исследования по скринингу микромицетов — продуцентов протеиназ, специфичных по отношению к определенным белкам системы гемостаза человека. Среди таких ферментов особый интерес представляют обладающие активаторной к плазминогену активностью (Sharkova et al., 2016a).

Ранее было показано, что энтомопатогенный штамм микромицета *Tolyocladium inflatum k1* секретирует протеиназы, обладающие выраженной фибринолитической активностью и активаторным к плазминогену действием, что делает его перспективным продуцентом протеиназ-тромболитиков (Sharkova et al., 2016b).

Целью настоящего исследования было изучение тромболитических свойств препарата протеиназ, выделенного из культуральной жидкости микромицета *T. inflatum k1*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Продуцент и условия культивирования. Объектом исследования служил штамм микромицета *T. inflatum* k1, который был ранее изучен как продуцент протеиназ, обладающих фибринолитической и активаторной к плазминогену активностью (Sharkova et al., 2015, 2016b). Посевной материал получали смытом спор с поверхности культуры, выращенной в пробирках на склощенном суслоагаре в течение 7 сут при 25°C в питательную среду состава (%): сусло – 6.7, глюкоза – 2, пептон – 0.1 (Batomunkueva, Egorov, 2001). После 2 сут культивирования часть биомассы переносили в ферментационную среду состава (%): глицерин – 7, глюкоза – 3, гидролизат рыбной муки – 0.5, NH₄NO₃ – 0.25, MgSO₄ · 7H₂O – 0.1, KН₂PO₄ – 0.1 и продолжали культивирование еще в течение 3 сут. Культивирование микромицета осуществляли в колбах объемом 750 мл, содержащих 100 мл среды, на орбитальной качалке (200 об./мин) при 28°C.

Получение препарата протеиназ из культуральной жидкости и их разделение. После культивирования микромицета культуральную жидкость отделяли от биомассы фильтрованием водоструйным насосом через фильтровальную бумагу (ФС, Россия). Внеклеточные белки из полученной культуральной жидкости осаждали сульфатом аммония при 80%-й степени насыщения. Осадок белков формировался при 4°C в течение 12 ч. Затем его отделяли центрифугированием при 15000 g (20 мин, 4°C), растворяли в минимальном объеме 0.01 M трис-HCl-буфера, pH 8.2, содержащего 0.002 M ацетат кальция, и дialisовали в диализных мешках против того же буфера (12 ч, 4°C). Полученный раствор белков центрифугировали в аналогичных условиях для удаления осадка и затем лиофильно высушивали. Белки разделяли методом изоэлектрофокусирования на колонке объемом 110 мл (LKB, Швеция) в градиенте плотности сахарозы 0–40% и pH 3–10, создаваемом амфолинами (“Pharmacia”, Швеция), при напряжении 700 В в течение 36 ч (Osmolovskiy et al., 2013). Во фракциях (объемом 1 мл) после элюции с колонки определяли pH, содержание белка по оптической плотности при 280 нм и общую протеолитическую активность.

Определение общей протеолитической активности. Общую протеолитическую активность определяли модифицированным методом Ансона–Хагихары по количеству тирозина в неосаждаемых трихлоруксусной кислотой продуктах протеолиза после 10-минутного гидролиза 1%-го раствора казеина в 0.1 M Трис-HCl буфере (pH 8.0–8.2, 37°C), как описано ранее (Osmolovskiy et al., 2016). Активность выражали в мкмолях тирозина в минуту (E_{тир}). Удельную активность рассчитывали на mg белка.

Определение содержания белка. Содержание белка определяли спектрофотометрически в кювете с длиной пути в 1 см при 280 нм (Gertler, Trop, 1971).

Определение pH и температурного оптимума активности и оптимума стабильности препарата. pH-оптимум активности препарата определяли в 0.4 M универсальном (натрий-ацетат-фосфат-боратном) буфере с pH от 3.0 до 11.0. К 150 мкл буфера с соответствующим значением pH добавляли 100 мкл раствора фермента и 100 мкл раствора субстрата. Для определения pH-стабильности фермента проводили инкубацию препарата в растворах буфера с разными значениями pH при 37°C в течение 2 ч, после чего определяли казеинолитическую активность. Полученные результаты выражали в % от исходной активности. Температурный оптимум для действия препарата определяли в 0.05 M трис-HCl буфере, pH 8.2, по казеинолитической активности при 25, 30, 37, 45, 55 и 65°C. Термостабильность препарата изучали при инкубации фермента при заданных температурах в течение 2 ч и выражали в % от исходной активности фермента.

Определение протеолитической активности в отношении отдельных белков системы гемостаза. Активность препарата протеиназ, образуемых *T. inflatum* k1, в отношении белков системы гемостаза определяли по расщеплению их специфических хромогенных пептидных субстратов: плазмина (HD-Val-Leu-Lys-pNA; For-Ala-Phe-Lys-pNA), тромбина (Tos-Gly-Pro-Arg-pNA и H-D-Phe-Pip-Arg-pNA), сериновых протеаз (Z-D-Arg-Gly-Arg-pNA), урокиназы (pGlu-Gly-Arg-pNA), фактора Xa (HD-Phe-Pro-Arg-pNA), субтилизина (Z-Ala-Ala-Leu-pNA), эластазы (Suc-Ala-Ala-Ala-pNA), трипсина (Bz-Arg-pNA). Измерение оптической плотности проводили при 405 нм на спектрофотометре Hitachi 200-20 (Япония). Реакции проводили путем добавления к препарату протеиназ 0.05%-го р-ра соответствующего субстрата (Osmolovskiy et al., 2012). Единица активности (E) фермента – количество мкмоль п-нитроанилина, отщепившегося от хромогенного субстрата за 1 мин при 37°C.

Определение плазминоподобной и активаторной к плазминогену активности. Плазминоподобную активность (на прогретых фибриновых пластинах) и активность активаторов плазминогена (на непрогретых фибриновых пластинах) штамма определяли по модифицированному методу Аструпа–Мюллерца–Лассена и выражали в условных единицах на 1 мл культуральной жидкости (Landau et al., 2000). Для приготовления фибриновой пластины в чашке Петри смешивали 9 мл 0.76%-го р-ра фибриногена и 0.2 мл 0.4%-го р-ра тромбина, приготовленных на смеси физиологического раствора и 0.05 M трис-HCl буфера (pH 8.2) в соотно-

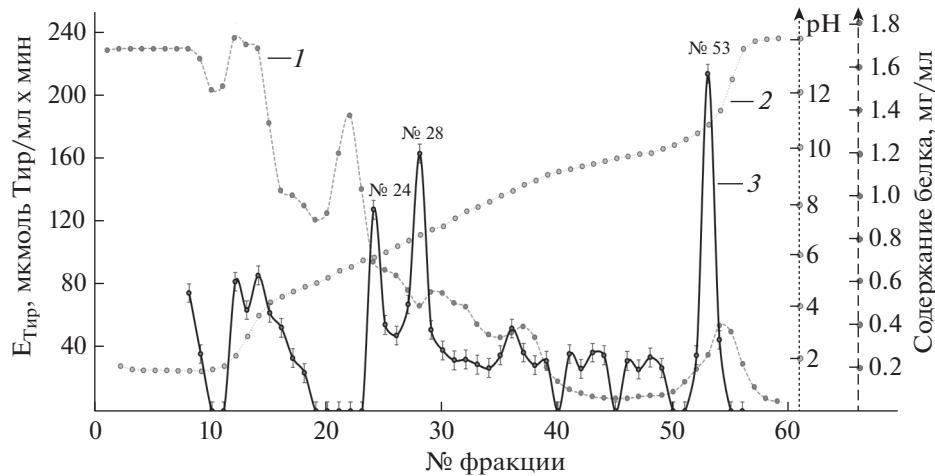


Рис. 1. Изоэлектрофокусирование внеклеточного препарата протеиназ микромицета *Tolypocladium inflatum* k1: 1 – белок, 2 – pH, 3 – протеолитическая активность.

шении 9 : 1. Инкубацию фибриновых пластин с нанесенными образцами фильтрата культуральной жидкости микромицета (30 мкл) проводили в течение 6 ч при 37°C. За условную единицу активности принимали зону лизиса в 10 мм², которая образуется за 3–4 ч инкубации фибриновых пластин при 37°C.

Выявление коагулазной активности. Наличие коагулазной активности препарата выявляли по визуализации фибринового волокна в экспериментах со свертыванием фибриногена человека (Fibrinogen from Human Plasma, Sigma-Aldrich) и быка (Bovine fibrinogen 9001-32, H2B Medical). В пробирки типа эппendorф добавляли 0.1 мл препарата протеиназ и 0.2 мл 0.4%-го р-ра фибриногена. В качестве контроля использовали 0.1%-й р-р тромбина.

Определение углеводного компонента. Углеводный компонент в составе молекул протеиназ выявляли с помощью периодной кислоты и реактива Шиффа (фуксинсернистой кислоты) методом дот-блоттинга на нитроцеллюлозных мембранных (Averina, Snegivova, 1980; Thronton et al., 1996). В качестве положительного контроля использовали раствор внеклеточной дрожжевой инвертазы (0.5 мг/мл), а в качестве отрицательного — 0.5 мг/мл БСА.

Определение тромболитического эффекта препарата. Формировали фибриновый сгусток в пробирках типа Эппендорф путем добавления в каждую пробирку 100 мкл человеческой плазмы и 20 мкл тромбина, фиксировали массу пробирки до, во время (после каждого этапа) и после эксперимента. Добавляли к каждому образцу фибринового сгустка препарат протеиназ *T. inflatum* k1 и фиксировали изменение массы через равные промежутки времени (30, 60 и 90 мин). По остаточной

массе сгустка (выраженной в % от первоначальной массы сгустка) определяли степень протекания тромболизиса в образцах с течением времени (Kotb et al., 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Микромицет *T. inflatum* k1 является анаморфой *Elaphocordyceps subsessilis* (*Ophiocordycipitaceae*, *Hypocreales*, *Sordariomycetes*, *Ascomycota*). Культуральная жидкость микромицета *Tolypocladium inflatum* k1, полученная по окончании срока культивирования продуцента, после удаления биомассы представляла собой прозрачную жидкость светло-коричневого цвета. После фильтрования культуральной жидкости, осаждения внеклеточных белков сульфатом аммония, диализа и лиофильной сушки был получен белковый препарат *T. inflatum* k1 с удельной протеолитической активностью 2.7 Е_{тир}/мг белка × 10⁻³. Протеиназы, активные в отношении белков системы гемостаза, были выделены из белкового препарата микромицета *T. inflatum* k1 в результате проведения изоэлектрофокусирования в колонке и соответствовали трем пиковым фракциям — 24, 28, 53 (рис. 1). Для фракции 24 (pI — 5.9) удельная протеолитическая активность составляла 0.2 Е/мг × 10⁻³, для фракции 28 (pI — 6.8) — 0.35 Е/мг × 10⁻³, а для фракции 53 (pH — 10.7) — 0.86 Е/мг × 10⁻³. Гомогенность белков полученных фракций была подтверждена электрофоретически.

Далее в препарате протеиназ и в отдельных фракциях препарата, полученных после изоэлектрофокусирования (№№ 24, 28, 53), определяли фибринолитическую и активаторную к плазминогену активность. Полученные результаты (в срав-

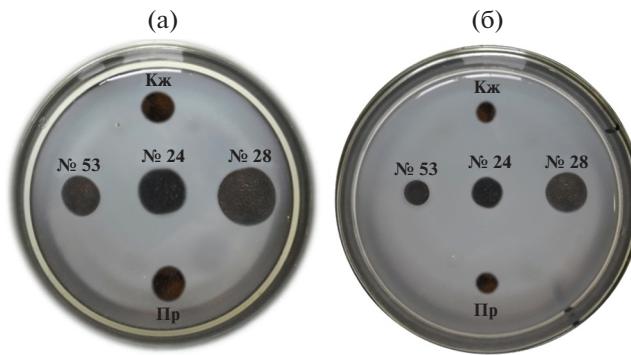


Рис. 2. Тромболитическое действие протеиназ микромицета *Tolypocladium inflatum* k1: а – прогретая чашка; б – непрогретая чашка; Кж – культуральная жидкость; Пр – препарат (№№ 53, 24, 28 – фракции после изоэлектрофокусирования).

нении с активностью в культуральной жидкости) представлены на рис. 2.

Белковый препарат обладал несколько более выраженной фибринолитической и активаторной к плазминогену активностью по сравнению с культуральной жидкостью, что согласуется с полученными ранее данными (Sharkova et al., 2016b). В то же время во фракциях после изоэлектрофокусирования наблюдалась значительно более высокая фибринолитическая и активаторная к плазминогену активность. Максимальные значения активности для фракции № 28 составляли 582 и 373 усл. ед./мг белка, для фракции 24 – 481 и 180 усл. ед./мг белка, а для фракции 53 – 255 и 91.5 усл. ед./мг белка, соответственно.

Способность микромицета *T. inflatum* k1 к образованию внеклеточных протеолитических ферментов, обладающих активностью, аналогичной некоторым факторам системы гемостаза человека, была изучена по расщеплению специфичных для протеиназ системы гемостаза хромогенных пептидных субстратов как для препарата ферментов, образуемых микромицетом, так и для отдельных фракций (№№ 24, 28, 53), полученных после изоэлектрофокусирования. Результаты определения активности внеклеточных протеиназ с хромогенными пептидными субстратами факторов системы гемостаза приведены в табл. 1.

Полученные данные показывают, что и препарат, и белки отдельных фракций после изоэлектрофокусирования обладали протеолитической

Таблица 1. Активность внеклеточных протеиназ *Tolypocladium inflatum* k1 по отношению к белкам системы гемостаза человека

Хромогенный субстрат	Активность (по Beynon, Bond, 2001)	Удельная активность, Е/мл × 10 ⁻³ *			
		препарат	фракция 53	фракция 24	фракция 28
pGlu-Gly-Pro-Arg-pNA	урокиназная	3.1	–	–	–
Tos-Gly-Pro-Arg-pNA	тромбиноподобная	3.36	1.6	6.11	6.43
dVal-Leu-Lys-pNA	плазминоподобная	4.46	3.24	7.25	10.6
HD-Ile-Pro-Arg-pNA	фактор Xa-подобная	1.2	–	–	–
Z-D-Arg-Gly-Arg-pNA	сериновых протеаз	2.3	–	–	–
Z-Ala-Ala-Leu-pNA	субтилизин-подобная	4.77	33.5	6.15	11.33
Suc-Ala-Ala-Ala-pNA	эластазная	18.5	3.3	10.1	19.3
Bz-Arg-pNA	трипсиноподобная	1.1	0	1.0	0
For-Ala-Phe-Lys-pNA	плазминоподобная	5.5	–	–	–

Примечание: прочерком отмечены случаи, когда активность не определяли.

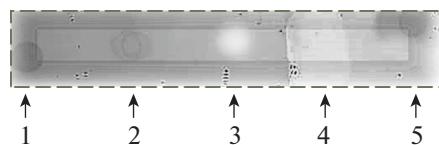


Рис. 3. Качественная реакция на гликопротеины (показана одна и та же нитроцеллюлозная мембрана в разных контрастах и схема расположения пятен); стрелками обозначены: 1 – фракция 24; 2 – фракция 28; 3 – фракция 53; 4 – отрицательный контроль (БСА); 5 – положительный контроль (инвертаза).

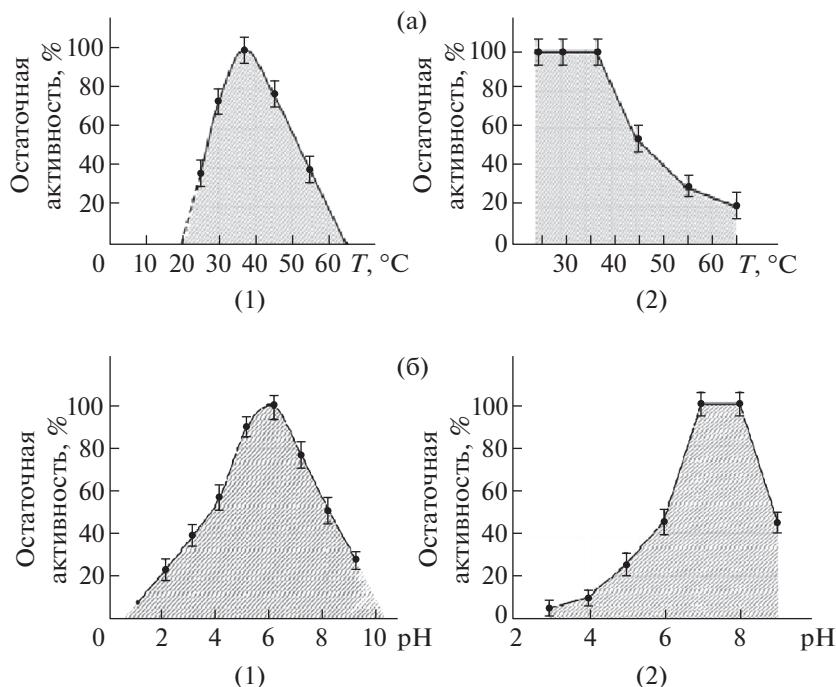


Рис. 4. Влияние температуры (а) и рН (б) на активность (1) и стабильность (2) препарата протеиназ, образуемых микромицетом *Tolyphocladium inflatum* k1.

активностью и способностью расщеплять использованные субстраты. Так, ферментный препарат был активен по отношению к широкому спектру хромогенных субстратов, однако при этом его удельная активность была ниже по сравнению с удельной активностью выделенных протеиназ в отношении отдельных субстратов. Так, в случае фракции 53 наблюдалась высокая субтилизин-подобная активность – порядка $33.5 \text{ E}/\text{мл} \times 10^{-3}$ при расщеплении субстрата Z-Ala-Ala-Leu-pNA. Для фракции 24 аналогично была характерна субтилизин-подобная активность, а также была отмечена выраженная тромбиноподобная, плазминоподобная и эластазная активность. В случае же фракции № 28 наблюдался схожий эффект в отношении использованных субстратов, но с несколько более выраженной тромбиноподобной, плазминоподобной и субтилизин-подобной активностью по сравнению с фракцией 24 и значительно большей

эластазной активностью в отношении субстрата Suc-Ala-Ala-Ala-pNA, которая превосходила аналогичную активность препарата и составляла $19.3 \text{ E}/\text{мл} \times 10^{-3}$.

Таким образом, полученные данные могут свидетельствовать о высокой специфичности протеиназ *T. inflatum* k1, т.к. они способны гидролизовать хромогенные пептидные субстраты факторов системы гемостаза, богатые неполярными аминокислотами, что может быть обусловлено узким кругом субстратов изучаемых ферментов.

Определение углеводного компонента методом dot-блоттинга во фракциях после изоэлектрофокусирования с помощью реакции на гликопротеины показало, что протеиназы входящие в состав фракций 24 и 28 гликозилированы, а фермент фракции 53 – не гликозилирован (рис. 3). Отсутствие подобной посттрансляционной модифика-

Таблица 2. Определение тромболитического потенциала препарата протеиназ *Toxopocladium inflatum* k1 в экспериментах с лизисом фибринового сгустка

Изначальная масса фибринового сгустка (M), г	M через 30 мин после добавления препарата, г	M через 60 мин после добавления препарата, г	M через 90 мин после добавления препарата, г	Степень тромболизиса, %
0.113 ± 0.005	0.076 ± 0.005	—	—	32.1 ± 4.42
0.115 ± 0.003	—	0.036 ± 0.003	—	68.6 ± 2.60
0.117 ± 0.002	—	—	0.011 ± 0.002	91.3 ± 1.71

ции позволяет рассматривать потенциальную возможность клонирования и экспрессии гена, кодирующего целевую протеиназу, в прокариотических клетках (Popova et al., 2019).

В результате экспериментов по свертываемости фибриногена человека и быка протеиназами микромицета не наблюдали наличие фибринового волокна по сравнению с контрольным случаем (при добавлении тромбина). На основании этого можно заключить, что все три протеиназы не обладали коагулазной активностью, что является необходимым свойством для всех фибринолитических субстанций.

Определение температурного оптимума активности исследуемого препарата протеиназ *T. inflatum* k1 выявило, что препарат проявлял активность в интервале температур 20–65°C (рис. 4, а). Максимальную активность препарата наблюдали при 37°C, т.е. при температуре, соответствующей физиологическим условиям в кровотоке человека. При температуре 65°C активность препарата практически отсутствовала. Изучение термостабильности исследуемого препарата показало, что препарат сохранял активность в диапазоне от 25 до 37°C в течение 2 ч. При температуре 45°C активность уже значительно снижалась (на 55%) и полностью отсутствовала при 65°C (рис. 4, а).

Определение зависимости активности препарата протеиназ *T. inflatum* k1 от pH показало, что он проявляет активность в интервале pH от 3.5 до 10.5. При более низких значениях pH – 3.0 и ниже препарат не был активен, в щелочных условиях практически полностью инактивировался при pH 11.0. Максимальное значение активности наблюдали при pH 8.0 (рис. 4, б). Препарат был стабилен в интервале pH 6.5–8.5 в течение 2 ч, сохраняя 100% активности фермента. При pH 9.0 за то же время активность сохранялась лишь на 45% (рис. 4, б).

Таким образом, согласно полученным экспериментальным данным, оптимум действия протеиназ *T. inflatum* k1, входящих в состав препарата,

находится в пределах физиологических параметров крови человека (T – 37°C, pH ~ 7.5), что также характерно для препаратов внеклеточных протеолитических ферментов других микромицетов, например, для *Aspergillus terreus* (Zvonareva et al., 2018) и *Sarcocladium strictum* (Kornienko et al., 2020).

Тромболитический потенциал ферментного препарата, полученного из культуральной жидкости микромицета *T. inflatum* k1, исследовали в экспериментах по определению степени тромболизиса. В результате эксперимента через 30 мин лизис фибринового сгустка составлял 32.1% (первоначальная масса фибринового сгустка под действием препарата уменьшилась на 32.1%) через 60 мин составлял 68.6% а через 90 мин составил 91.3% (табл. 2). Данные показатели позволяют говорить в целом о высокой тромболитической активности препарата.

Таким образом, у препарата протеиназ, выделенного из культуральной жидкости штамма микромицета *T. inflatum* k1, были изучены свойства, обуславливающие его тромболитический потенциал и возможность применения этого препарата в тромботерапии. Определены температурный (37°C) и pH-оптимум (8.0), а также условия термостабильности (25–37°C) и pH-стабильности (6.5–8.5) препарата, что соответствует физиологическим показателям организма человека. Показаны тромболитический эффект в отношении фибриновых сгустков и отсутствие коагулазной активности. После изоэлектрофокусирования препарата получены три фракции внеклеточных белков, содержащие протеиназы, проявляющие фибринолитическую и активаторную к плазминогену активность (максимальная во фракции 28), а также обладающие специфичной протеолитической активностью в отношении некоторых белковых субстратов, богатых неполярными аминокислотами, что может быть использовано в сосудистой медицине для разработки тромболитических субстанций, а также для создания диагностических наборов для мониторинга и профилактики нарушений системы гемостаза человека.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Averina A.V., Snegiryova A.Ya. Laboratory workshop on organic chemistry. Vysshaya shkola, Moscow, 1980 (in Russ.).
- Batomunkueva B.P., Egorov N.S. Isolation, purification and resolution of the extracellular proteinase complex of *Aspergillus ochraceus* 513 with fibrinolytic and anticoagulant activities. Microbiology. 2001. V. 70 (5). P. 519–522 (in Russ.).
- Beynon E.R., Bond J.S. Proteolytic enzymes. A practical approach. Oxford Univ. Press, Oxford, 2001.
- Gertler A., Trop M. The elastase-like enzymes from *Streptomyces griseus* (pronase). Isolation and partial characterization. Eur. J. Biochem. 1971. V. 19 (1). P. 90–96.
- Holbrook I.B., Leaver A.G. A procedure to increase the sensitivity of staining by Coomassie Brilliant Blue G-250 – perchloric acid solution. Anal. Biochem. 1976. V. 75 (2). P. 634–636.
- Kornienko E.I., Kokaeva L.Yu., Bilanenko E.N. et al. *Sarcocladium strictum* – a perspective producer of proteolytic enzymes with expressed fibrinolytic activity. Mikrobiologiya i fitopatologiya. 2020. V. 54 (3). P. 206–213 (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0026364820030083>
- Kotb E. The biotechnological potential of fibrinolytic enzymes in the dissolution of endogenous blood thrombi. Biotechnol. Prog. 2014. V. 30 (3). P. 656–672. <https://doi.org/10.1002/btpr.1918>
- Kotb E., Helal G.E.-D.A., Edries F.M. Screening for fibrinolytic filamentous fungi and enzymatic properties of the most potent producer, *Aspergillus brasiliensis* AUMC 9735. Biologia. 2015. Vol. 70 (12). P. 1565–1574. <https://doi.org/10.1515/biolog-2015-0192>
- Landau N.S., Gulikova O.M., Egorov N.S. Control of the synthesis of plasmin-like and plasminogen-activating proteinases in marine bacteria. Microbiology. 2000. V. 69 (2). P. 147–151.
- Osmolovskiy A.A., Kreier V.G., Baranova N.A. et al. Production of extracellular proteinases – protein C activators of blood plasma – by the micromycete *Aspergillus ochraceus* during submerged and solid-state fermentation. Appl. Biochem. Microbiol. 2013. V. 49 (6). P. 580–586 (in Russ.).
- Osmolovskiy A.A., Kreier V.G., Kurakov A.V. et al. *Aspergillus ochraceus* micromycetes – producers of extracellular proteinases – protein C activators of blood plasma. Appl. Biochem. Microbiol. 2012. V. 48 (5). P. 488–492 (in Russ.).
- Osmolovskiy A.A., Popova E.A., Kreyer V.G. et al. Fibrinolytic and collagenolytic activity of extracellular proteinases of the strains of micromycetes *Aspergillus ochraceus* L-1 and *Aspergillus ustus* 1. Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. 2016. Vol. 71 (1). P. 62–66.
- Popova E.A., Osmolovskiy A.A., Kreier V.G. et al. Production by *Aspergillus ustus* strain of proteinases highly active against fibrillar proteins. Mikrobiologiya i fitopatologiya. 2019. V. 53 (4). P. 229–235 (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0026364819040111>
- Sharkova T.S., Kornienko E.I., Osmolovskiy A.A. et al. Morphological and physiological properties of the micromycete *Arthrobotrys longa*, a producer of longolytin, a proteolytic complex with a thrombolytic effect. Microbiology. 2016a. V. 85 (2). P. 171–176.
- Sharkova T.S., Kurakov A.V., Osmolovskiy A.A. et al. Screening of producers of proteinases with fibrinolytic and collagenolytic activities among micromycetes. Microbiology. 2015. V. 84 (3). P. 359–364.
- Sharkova T.S., Matveeva E.O., Kreier V.G. et al. Production of proteinase – plasminogen activators by micromycete *Tolyphocladium inflatum* k1. Applied Biochemistry and Microbiology. 2016b. V. 52 (1). P. 31–35.
- Throrton D.J., Carlstadt I., Sheehan J.K. Identification of glycoproteins on nitrocellulose membranes and gels. Mol. Biotechnol. 1996. V. 5 (2). P. 171–176.
- Zvonareva E.S., Osmolovskiy A.A., Kreier V.G. et al. Production of proteinase with plasmin-like and prekallikrein activating activity by the micromycete *Aspergillus terreus*. Appl. Biochem. Microbiol. 2018. V. 54 (2). P. 206–210.
- Аверина А.В., Снегирева А.Я. (Averina, Snegiryova) Лабораторный практикум по органической химии. М.: Высшая школа, 1980. 184 с.
- Батомункуева Б.П., Егоров Н.С. (Batomunkueva, Egorov) Выделение, очистка и разделение комплекса внеклеточных протеиназ *Aspergillus ochraceus* 513 с фибринолитической и антикоагулянтной активностью // Микробиология. 2001. Т. 70. № 5. С. 519–522.
- Корниенко Е.И., Кокаева Л.Ю., Биланенко Е.Н. и др. (Korinenko et al.) *Sarcocladium strictum* – перспективный продуцент протеолитических ферментов с выраженной фибринолитической активностью // Микробиология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 3. С. 206–213.
- О смоловский А.А., Крейер В.Г., Баранова Н.А. и др. (Osmolovskiy et al.) Продукция внеклеточных протеиназ – активаторов протеина С плазмы крови – микромицетом *Aspergillus ochraceus* в ходе глубокой и твердофазной ферментации // Прикл. биохим. микробиол. 2013. Т. 49. № 6. С. 580–586.
- О смоловский А.А., Крейер В.Г., Кураков А.В. и др. (Osmolovskiy et al.) Микромицеты *Aspergillus ochraceus* – продуценты внеклеточных протеиназ – активаторов протеина С плазмы крови // Прикл. биохим. микробиол. 2012. Т. 48. № 5. С. 488–492.
- Попова Е.А., О смоловский А.А., Крейер В.Г. и др. (Popova et al.) Продукция штаммом *Aspergillus ustus* протеиназ, активных в отношении фибриллярных белков // Микробиология и фитопатология. 2019. Т. 53. № 4. С. 229–235.

Thrombolytic Activity and Properties of the Proteinase Produced by the Micromycete *Tolypocladium inflatum* k1

N. S. Fokichev^{a, #}, E. I. Kornienko^{a, ##}, T. S. Sharkova^{a, ###}, V. G. Kreyer^{a, #####}, and A. A. Osmolovskiy^{a, #####}

^a Moscow State University M. V. Lomonosov, Moscow, Russia

[#]e-mail: fokichev.n@mail.ru

^{##}e-mail: aljnka-93@mail.ru

^{###}e-mail: sharkova06@mail.ru

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

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

The biochemical properties and thrombolytic potential of the proteinase preparation, as well as its individual fractions obtained after isoelectric focusing, formed by the *Tolypocladium inflatum* k1 micromycete strain, were studied. It has been shown that in fractions after isoelectric focusing, a more pronounced fibrinolytic and plasminogen activator activity is observed as well as proteolytic activity in relation to some substrates (subtilisin-like and elastase), which can be used for the development of new thrombolytic drugs or diagnostics for the pathology of the human hemostasis system.

Keywords: activation of hemostatic proteins, micromycetes, extracellular proteinases, fibrinolytic enzymes, thrombolysis

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.285.2

MICROMYCETES ROSSICAE: CHOROLOGICAL AND TAXONOMICAL NOTES.

4. *SPHACELOTHECA HYDROPIPERIS* AND *MICROBOTRYUM CORDAE*
(*PUCCINIOMYCOTINA*, *MICROBOTRYOMYCETES*), TWO DIFFICULT
TO DETECTION *PERSICARIA*-ASSOCIATED MICROMYCETES,
NEW FOR VOLGOGRAD REGION (RUSSIA)

© 2021 г. V. A. Dudka^{1,*} and I. V. Zmitrovich^{1,**}

¹ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 St. Petersburg, Russia

*e-mail: dudkavasiliy.a@gmail.com

**e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

Received March 15, 2021; revised April 28, 2021; accepted May 24, 2021

The present notice continues a series devoted to rare and interesting species of micromycetes of various regions of Russia that cause rust, shoot deformations, and leaf spots and highlights the *Sphacelotheca hydropiperis* and *Microbotryum cordae* (*Pucciniomycotina*, *Microbotryomycetes*), two difficult to detection *Persicaria*-associated micromycetes, new for Volgograd Region (Russia). The symptoms caused by *Sphacelotheca hydropiperis* and *Microbotryum cordae* are very similar: infected flowers slightly increase in size, appear above the general flowers row in the inflorescence, and acquire a wine-brown color due to fungal sori development. The morphology of both species is re-studied highlighting the teliospore variability. Thus, we have clarified the distribution of two rare microbotryomycete species over the Russian territory as well as their teliospores dimensions. Both taxa appear to be a “good”, clearly specialized species. This notice can be designed to draw attention to the symptomatology of the inflorescences of polygonaceous plants in the other regions of Russia.

Keywords: false smuts, flowers hypertrophy, microbotryomycete species, *Polygonaceae*, *Persicaria*, teliospores

DOI: 10.31857/S0026364821060076

The present notice continues a series devoted to rare and interesting species of micromycetes of various regions of Russia that cause the some rust, shoot deformations, and leaf spots (Zmitrovich et al., 2020a, 2020b; Dudka, Zmitrovich, 2020) and highlights two species of interesting group of microbotryomycetes.

Representatives of the class *Microbotryomycetes* (*Basidiomycota*, *Pucciniomycotina*) cause smut-like syndrome in many dicotyledons, but their uredinio-mycetous nature has already been clearly proven (Begerow et al., 1997; Weiss et al., 2004; Bauer et al., 2006). Obviously, such forms are derivatives of the micro- and endo- types of the rust life cycle (Linder, 1940; Zmitrovich, Wasser, 2004).¹ Their teliospores (called ustospores until the 2000s) develop under an indistinctly formed peridium within the host's flowers and produce 2–4-celled phragmobasidia giving rise the basidio-

spores (still called sporidia) which produce a budding mycelium (many groups of microbotriomycetes are known by the mitosporic *Rhodotorula*-like yeast stage). The dikaryotization occurs by the fusion of budding cells and dikaryophytic mycelium tends to the ovary zone of host plant. The infection is usually local and does not spread to the entire inflorescence or shoot. Such false smuts-producing species are especially numerous in the genera *Microbotryum* and *Sphacelotheca* (Schäfer et al., 2010; Schuster et al., 2016).

The present notice will focus on two difficult to detection *Persicaria*-associated microbotryomycete species, new for arid rayons of European Russia (the Volgograd region), the area of traditional buckwheat cultivation. The reproduction of the infectious origin in nature outside buckwheat crops usually occurs in weed *Persicaria* populations, where they were recorded by us during the 2020 field season.

Infected plant shoots were photographed in the field before their herbarization. The Nikon D80 camera, AF Micro Nikkor 60 mm lens was used for shooting. Micromorphological analysis of lesions and mi-

¹ Microcyclic forms delete both aecia and uredinia, usually leaving the telial and spermogonial stage, but often deleting the latter. Because of the reduced life cycle, all these are autoecious. In micro- forms the teliospores appear as such, while in endo- forms the teliospores have the morphology of aeciospores (Petersen, 1974).

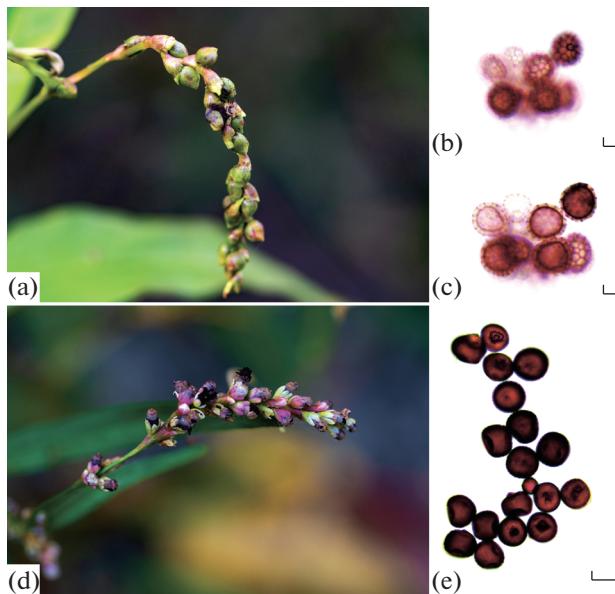


Fig. 1. Symptoms caused by *Microbotryum cordae* (a–c) and *Sphacelotheca hydropiperis* (d–e) and their teliospores: a – *Persicaria hydropiper* ovary affected by *Microbotryum cordae*; b, c – *M. cordae* teliospores; d – *Persicaria minor* ovary affected by *Sphacelotheca hydropiperis*; e – *S. hydropiperis* teliospores. Scale bar (b, c, e) – 5 µm.

crophotography were performed using an AxioImager. A1 light microscope at the Laboratory of Systematics and Geography of Fungi of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. Micro-preparations were made using 5% KOH solution. Teliospores were measured in distilled water. Teliospore sizes were measured on 40–60 random spores in distilled water. The variability of teliospores was assessed according to the methods proposed by Parmasto et al. (1987).

Microbotryomycetes

Microbotryales

Microbotryaceae

Microbotryum Lév., Annls Sci. Nat., Bot., sér. 38: 372, 1847.

Sori develop into the ovaries, covered with a thin, easily decaying peridium formed by the remains of the host plant tissues, upon rupture of which a wine-brown mass of teliospores is released; columella is not expressed. Teliospores in agglomerations, developing from sporogenous hyphae located at the sorus base. In the life cycle, there is a persistent yeast phase (budding sporidia) that develops in nectar of the host plant.

Type: *Uredo violacea* Pers., 1797.

Microbotryum cordae (Liro) G. Deml et Prillinger in Prillinger, G. Deml, Dörfelt, Laaser et Lockau, Bot. Acta 104 (1): 10, 1991 [ut ‘cordai’]. – *Ustilago cordae*

Liro, Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A 17 (1): 12, 1924 [ut ‘cordai’]; *U. polygoni-minoris* Liro, Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A 42 (1): 510, 1939. (Fig. 1, a–c).²

Description. Sori develop into the host ovaries, which are hypertrophied, rounded to 5 mm in diam.; the spore mass is reddish-brown, dusty. Teliospores globose or ellipsoid, sometimes elongated or of irregular shape, (8.1)8.9–10.3(10.7) × (7.4)7.9–9.4(9.7) µm (measured from the LE F-332670 specimen, 40 measurements), in medium 9–14 µm in diam.; exosporium reticulate, its 5–6-angle surface cells located on 5–8 along teliospore section and reach 2 µm in diam. (1.2–1.6 µm high). Basidia 2–3-celled.

Symptoms. Infected flowers slightly increase in size, appear above the general flowers row in the inflorescence, and acquire a wine-brown color due to the development of the fungal sori.

Hosts. In Russia infect *Persicaria hydropiper* and *P. maculosa*.

Distribution range. Russia: Amur Oblast, Kursk Oblast, Leningrad Oblast, Moscow Oblast, Oryol Oblast, Primorsky Krai, Saint Petersburg, Tambov Oblast, Tyumen Oblast, Volgograd Oblast (Karatygin, Azbukina, 1989; LE F herbarium).

Material examined: Russia, Volgograd Oblast, Sredneakhtubinsky District, Burkovsky village, 48°43'03.01", 44°40'13.15", Alt. –10 m below sea level, 17.09.2020 on *Persicaria hydropiper*, leg. V.A. Dudka (DV-269-20), det. V.A. Dudka and T.T. Denchev (LEF-332670).

Sphacelotheca de Bary, Vergl. Morph. Biol. Pilze: 187, 1884.

Sori develop into the ovaries, covered with a thin, easily decaying peridium formed by the remains of the host plant tissues and sterile cells of the fungus, upon rupture of which a dark brown spore mass is released; columella, which forms in the central part of sorus, consists of non-sporulating hyphae. Teliospores in easily fragmented chains, rounded, often irregular in shape, not forming glomeruli, develop from sporogenous hyphae located at the sorus base.

Type: *Uredo hydropiperis* Schumach., 1803.

Sphacelotheca hydropiperis (Schumach.) de Bary, Vergl. Morph. Biol. Pilze: 187, 1884. – *Uredo hydropiperis* Schumach., Enum. Pl. 2: 234, 1803; *Sphacelotheca granosa* Liro, Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A 17 (1): 148, 1924. (Fig. 1, d–e).

Description. Sori into the host ovaries (which as a rule hypertrophied up to 2–5 mm long), at the early stages of development covered with a grayish-brown peridium, unevenly bursting with the release of a purple-black spore mass around the columella. Teliospores in chains, subglobose, sometimes irregular, slightly flat-

² In “Definitorium fungorum Rossiae” (Karatygin, Azbukina, 1989) this species was considered as *Ustilago* member.

tened, $(7.2)8.6\text{--}10(11.3) \times (7.1)8.3\text{--}9.4(10.3)$ μm (measured from the specimen LE F-332669, 60 measurements), reddish-brown with a violet hue; exosporium abundantly covered with small warts 0.4–0.6 μm high, obscurely visible under LM; when mature, bipolar colorless appendages are often visible on exosporium surface. Basidia 2–3-celled.

Symptoms. Infected flowers slightly increase in size, appear above the general flowers row in the inflorescence, and acquire a wine-brown color due to the development of the fungal sori.

Hosts. In Russia infect *Persicaria hydropiper*, *P. longiseta*, *P. minor*, and *P. senticosa*.

Distribution range. Russia: Kamchatka Krai, Krasnoyarsk Krai, Leningrad Oblast, Moscow Oblast, Murmansk Oblast, Primorsky Krai, Saint Petersburg, Saratov Oblast, Tver Oblast, Yaroslavl Oblast, Republic of Kalmykia, Republic of Karelia, Volgograd Oblast, Voronezh Oblast (Karatygin, Azbukina, 1989; LE F herbarium).

Material examined: Russia, Volgograd Oblast, Sredneakhtubinsky District, Burkovsky village, $48^{\circ}43'03.01''$, $44^{\circ}40'13.15''$, Alt. – 10 m below sea level, 17.09.2020 on *Persicaria minor*, leg. V.A. Dudka (DV-270-20), det. V.A. Dudka (LE F-332669).

Thus, on the present notice, we have somewhat clarified the distribution range of two rare microbotryomycete species over the territory of Russia as well as the sizes of their teliospores, which are diagnostically significant structures. Both taxa appear to be “good”, clearly specialized species. This notice can be designed to draw attention to the symptomatology of the inflorescences of polygonaceous plants on the other Russian regions.

The authors are grateful to G.Yu. Konechnaya (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences) for help in plant identification and T.T. Denchev (Institute of Biodiversity and Ecosystem Research at the Bulgarian Academy of Sciences) for checking the microbotryomycete species identification. The work was carried out using technique of the Center “Cellular and Molecular Technologies for Studying Plants and Fungi” at Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. Laboratory work was supported by the RFBR grant (N 19-04-00024 A) and the State Research Task N AAAA-A19-119020890079-6.

REFERENCES

Bauer R., Begerow D., Sampaio J.P. et al. The simple-septate basidiomycetes: a synopsis. Mycol. Progress. 2006. V. 5 (1). P. 41–66.
<https://doi.org/10.1007/s11557-006-0502-0>

Begerow D., Bauer R., Oberwinkler F. Phylogenetic studies on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences of smut fungi and related taxa. Can. J. Bot. 1997. V. 75. P. 2045–2056. <https://doi.org/10.1139/b97-916>

Dudka V.A., Zmitrovich I.V. Micromycetes Rossicae: Chorological and taxonomical notes. 3. *Exobasidium sundstromii* (*Exobasidiales*, *Basidiomycota*) – new find for Leningrad Region. Mikologiya i fitopatobiya. 2020. T. 54. № 6. P. 460–464.
<https://doi.org/10.31857/S0026364820060069>

Karatygin I.V., Azbukina Z.M. Defitorium fungorum Rossiae. Familia *Ustilaginaceae*. Nauka, Leningrad, 1989 (in Russ.).

Linder D.H. Evolution of the *Basidiomycetes* and its relation to the terminology of the basidium. Mycologia. 1940. V. 32. P. 723–768.

Parmasto E., Parmasto I., Möls T. Variation of basidiospores in the *Hymenomycetes* and its significance to their taxonomy. Bibltheca Mycol. 1987. V. 115. P. 1–168.

Petersen R.H. The rust fungus life cycle. Bot. Rev. 1974. V. 40 (4). P. 453–513.

Schäfer A.M., Kemler M., Bauer R. et al. The illustrated life cycle of *Microbotryum* on the host plant *Silene latifolia*. Botany. 2010. V. 88 (10). P. 875–885.
<https://doi.org/10.1139/B10-061>

Schuster T.M., Stajsic V., Bonito G.M. False *Polygonaceae* smut: increasing knowledge about *Sphacelotheca polygoni-serrulati* Maire in Australia. Muelleria. 2016. V. 34. P. 83–102.

Weiss M., Bauer R., Begerow D. Spotlights on heterobasidiomycetes. In: Frontiers in basidiomycote biology. IHW-Verlag, Echingen, 2004. P. 7–48.

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. Dordrecht, Boston, L., Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 230–263.

Zmitrovich I.V., Dudka V.A., Shevchuk S.V. Micromycetes Rossicae: Chorological and taxonomical notes. 1. *Chrysomyxa succinea* (*Pucciniales*, *Basidiomycota*) – new find for Saint Petersburg, European Russia. Mikologiya i fitopatobiya. 2020. V. 54 (4). P. 305–308.
<https://doi.org/10.31857/S0026364820040133>

Zmitrovich I.V., Dudka V.A. Micromycetes Rossicae: Chorological and Taxonomical notes. 2. *Melampsora arctica* (*Pucciniales*, *Basidiomycota*) – urediniospore variability in specimens from European and Siberian Arctic. Mikologiya i fitopatobiya. 2020. V. 54 (5). P. 384–388.
<https://doi.org/10.31857/S0026364820050128>

Каратыгин И.В., Азбукина З.М. (Karatygin, Azbukina) Определитель грибов России. Семейство устилаговые. Л.: Наука, 1989. 220 с.

**Микромицеты России: географические и таксономические заметки. 4. *Sphacelotheca hydropiperis* и *Microbotryum cordae* (*Pucciniomycotina*, *Microbotryomycetes*),
два сложных для выявления *Persicaria*-ассоциированных вида микромицетов,
новые для Волгоградской области (Россия)**

В. А. Дудка^{a,#}, И. В. Змитрович^{a,##}

^a Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

#e-mail: dudkavasiliy.a@gmail.com

##e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

Сообщение продолжает серию, посвященную редким и интересным видам микромицетов из различных регионов России, вызывающих ржавчину, деформации побегов и листовые пятнистости. В нем представлены новые данные о *Sphacelotheca hydropiperis* и *Microbotryum cordae* (*Pucciniomycotina*, *Microbotryomycetes*), двух сложных для выявления *Persicaria*-ассоциированных вида микромицетов, новые для Волгоградской обл. (Россия). Симптомы поражений растений, вызываемые *Sphacelotheca hydropiperis* и *Microbotryum cordae*, сходны: зараженные цветки слегка увеличиваются в размерах, выдаются над общим уровнем цветков в соцветии и приобретают винно-коричневый цвет вследствие развития сорусов с окрашенными телиоспорами. Уточняются морфологические особенности обоих видов, вариабельность их телиоспор. Оба таксона представляются “хорошими” видами, проявляющими отчетливую специализацию. Настоящее сообщение имеет целью привлечь внимание к симптоматике соцветий гречишных в других регионах России.

Ключевые слова: гипертрофия цветков, ложная головня, микроботриомицеты, телиоспоры, *Polygonaceae*, *Persicaria*