

ISSN 0026-3648

Том 57, Номер 1

Январь - Февраль 2023



МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, номер 1, 2023

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

Деревобитающие базидиомицеты, ассоциированные с можжевельником в бореальных лесах Восточной Европы (Республика Беларусь, Европейская часть России)

О. Н. Ежов, Д. Б. Беломесяцева, В. А. Дудка, Е. О. Юрченко, Ю. Р. Химич,
С. В. Волобуев, А. В. Руоколайнен, Е. Ф. Малышева, Д. А. Косолапов, И. В. Змитрович 3

Morganella fimbriata (Lycoperdaceae, Agaricomycetes) — новый вид из Камеруна

Ю. А. Ребриев 25

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

Потенциал почвенных аскомицетов к биодegradации длинноцепочечных алкилфенолов

И. Л. Кузикова, Н. Г. Медведева 33

Температурная динамика роста, газообмена CO₂ и конкурентоспособности *Daedaleopsis confragosa* и *D. tricolor*

В. А. Мухин, В. Д. Владыкина, Д. К. Диярова 42

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

Ювенильная устойчивость сортов и образцов ячменя к net-, spot- и гибридной (net × spot) формам *Pyrenophora teres*

Н. М. Лашина, Н. В. Мироненко, А. А. Зубкович, О. С. Афанасенко 48

Высокоагрессивная инвазивная группа рас *PstS2* в российских популяциях возбудителя желтой ржавчины пшеницы

Е. Л. Шайдаюк, Е. И. Гультияева 60

ХРОНИКА

К 85-летию академика РАН Марка Михайловича Левитина 68

О творческом пути профессора Михаила Яковлевича Тремасова (1951–2022) 71

Contents

Vol. 57, No. 1, 2023

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

- Juniper-associated wood-inhabiting *Basidiomycota* in East European boreal forests (Republic of Belarus, European Russia)
O. N. Ezhov, D. B. Belomesyatseva, V. A. Dudka, E. O. Yurchenko, Yu. R. Khimich, S. V. Volobuev, A. V. Ruokolainen, E. F. Malysheva, D. A. Kosolapov, I. V. Zmitrovich 3
- Morganella fimbriata* (Lycoperdaceae, Agaricomycetes), a new species from Cameroon
Yu. A. Rebriev 25

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

- Long-chain alkylphenols biodegradation potential of the soil *Ascomycota*
I. L. Kuzikova, N. G. Medvedeva 33
- Temperature dynamics of growth, CO₂ gas exchange and competitiveness of *Daedaleopsis confragosa* and *D. tricolor*
V. A. Mukhin, V. D. Vladykina, D. K. Diyarova 42

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

- Juvenile resistance of barley cultivars and accessions to net-, spot-, and hybrid (net × spot) forms of *Pyrenophora teres*
N. M. Lashina, N. V. Mironenko, A. A. Zubkovich, O. S. Afanasenko 48
- A highly aggressive invasive race group *PstS2* in Russian populations of the wheat yellow rust pathogen
E. L. Shaydayuk, E. I. Gulyaeva 60

CHRONICLE

- To the 85th anniversary of Mark Levitin, Academician of Russian Academy of Sciences 68
- Towards a creative destiny of Professor Mikhail Yakovlevich Tremasov (1951–2022) 71
-

JUNIPER-ASSOCIATED WOOD-INHABITING *BASIDIOMYCOTA* IN EAST EUROPEAN BOREAL FORESTS (REPUBLIC OF BELARUS, EUROPEAN RUSSIA)

© 2023 O. N. Ezhov^{1,*}, D. B. Belomesyatseva^{2,**}, V. A. Dudka^{3,***}, E. O. Yurchenko^{4,****},
Yu. R. Khimich^{5,*****}, S. V. Volobuev^{3,*****}, A. V. Ruokolainen^{6,*****}, E. F. Malysheva^{3,*****},
D. A. Kosolapov^{7,*****}, and I. V. Zmitrovich^{3,*****}

¹N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
163000 Arkhangelsk, Russia

²V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, 220072 Minsk, Belarus

³Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 St. Petersburg, Russia

⁴Institute of Forest Sciences, Białystok University of Technology, 15-351 Białystok, Poland

⁵Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences, 184209 Apatity, Russia

⁶Forest Research Institute of the Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, 185910 Petrozavodsk, Russia

⁷Institute of Biology of Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 167000 Syktyvkar, Russia

*e-mail: olegezhik@gmail.com

**e-mail: dasha_belom@yahoo.com

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

****e-mail: eugene.o.yurchenko@gmail.com

*****e-mail: ukhim@inbox.ru

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

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

*****e-mail: ef.malysheva@gmail.com

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

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

Received June 13, 2022; revised August 25, 2022; accepted November 4, 2022

The paper is devoted to ecological and biodiversity studies on basidiomycetes associated with common juniper (*Juniperus communis*) from subtaiga zone of Belarus as well as several taiga regions of the European part of Russia, namely, the Leningrad Region, the Republic of Karelia, the Komi Republic, the Arkhangelsk Region, the Murmansk Region. The taiga zone represents an ecological-coenotic optimum of common juniper and the widest spectrum of its fungal consorts is expected to be revealed. A total of 96 species of wood-inhabiting basidiomycetes, both from dead and living wood, were recorded in association with *J. communis* in the boreal regions of Belarus and the European part of Russia. These species belong to the *Pucciniomycetes* (*Pucciniales*, 3 species), *Dacrymycetes* (*Dacrymycetales*, 1 species), and *Agaricomycetes* (*Agaricales*, *Atheliales*, *Auriculariales*, *Boletales*, *Cantharellales*, *Gloeophyllales*, *Gomphales*, *Hymenochaetales*, *Polyporales*, *Russulales*, *Thelephorales*, *Trechisporales*, 92 species). An annotated species list is given, including an expanded substratum and ecology datasets. The ecological and geographical preferences of these fungi and the strength of their connection with juniper were analyzed by thermal map, clusterization, and Sankey diagram methods. The various types of wood decomposition by juniper-associated basidiomycetes were discussed. The global distribution pattern of the species was analyzed. It was concluded that the biota of basidiomycetes associated with juniper in Eastern European taiga forests is a heterogeneous and heterochronous formation, where it is possible to distinguish clearly a florogenetically ancient core of the species specialized on juniper, exhibiting in one or other way biotrophic properties, and several taiga sets of species (suites) connected with pine trees and their litter as well as with spruce-pine-leaved taiga mosaics and boreo-nemoral mosaics typical of the Northern Hemisphere.

Keywords: biodiversity, coenotic preferences, *Gymnosporangium*, *Pinetum*, species composition, substratum spectra

DOI: 10.31857/S002636482301004X, **EDN:** HMUJHI

INTRODUCTION

The genus *Juniperus* is an example of ecological specialization of initially subtropical *Cupressaceae* in

cold (high altitude and boreal) climates. The common juniper (*Juniperus communis*) is a Holarctic species (recorded as an invasive species in Libya, South Africa,

Argentina, Australia, and New Zealand) with the highest abundance on fairly drained soils in boreal forests. It is an evergreen tree or shrub with egg-shaped or conical crown, and gray-brown longitudinally scaly bark. The needles are dense, 1–1.5 cm long and 0.7–1.5 mm wide, shallowly grooved at the top, brilliantly green below with a blunt keel, elongated into a thorny point at the end. This plant is anemophilous, mesophilic, microthermal, oligotrophic, and represents rather stable assectator. Over a large extent of its range, the common juniper grows predominantly in the undergrowth of coniferous (*Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *P. obovata*, *Larix sibirica*) and also in birch and birch-aspen derived forests. The communities with its dominance are very rare, as, for example, in alvars on limestone along the Baltic Sea or in forest-tundra valleys. In boreal forests this species grows mostly in lichen, *Vaccinium myrtillus* or *V. vitis-idaea* types of forests, although it is recorded in flow-moistened spruce forests too, reaching 18 m in height. On dry and stony soils in communities of sparsely standing larch on plateaus of Siberia as well as in tundra light forests it grows as a shrub, reaching 1–1.5 m in height. At the southern boundary of its range, *J. communis* is included in the undergrowth of steppe insular oligotrophic pine forests (Sokolov, Svyazeva, 1965; Lammers et al., 2016).

The juniper's mycobiota attracted the attention of researchers since a long time (Holm, Holm, 1977; Belomesyatseva, 2004; Volobuev, Ivanushenko, 2020) because it is a species with very strong wood, dense needles, and a very peculiar niche, which occupied by only some fungi from the total mycobiome of communities with juniper.

Concerning basidiomycetes, yet Linnaeus (1753) described *Gymnosporangium* teliostage on juniper as *Tremella juniperina*, whereas Persoon (1794) described the same species as *Puccinia juniperi*. Subsequently, the juniper as a substratum for fungi attracted attention of Fries (1828), who described from this substratum such species as *Thelephora juniperina* and *Th. laevigata*. Karsten (1876) described from juniper such species as *Corticium juniperi* (later under the name *Xerocarpus juniperi*; Karsten, 1881); the same researcher noted 22 species of basidiomycetes for this host. Bourdot and Galzin described for the first time from juniper such taxa as *Corticium serum* var. *juniperi* (Bourdot, Galzin, 1911; current name is *Lyomyces juniper*) and *Peniophora globulosa* subsp. *juniperina* [Bourdot, Galzin, 1913; current name is *Tubulicrinis sororius* (Bourdot et Galzin) Oberw.].

There is a number of classical works devoted to the rust genus *Gymnosporangium* (Arthur, 1934; Dietel, 1888; Sydow, Sydow, 1924; Transhel, 1939). This genus is a kind of exception among other rust fungi because coniferous plants usually serve as a reservoir for its teliostage, while most of other rust fungi infecting coniferous species (the genera *Cronartium*, *Coleosporium*, *Calyptospora*, *Hyalospora*, *Melampsora*, *Melampsorella*, *Pucciniastrum*, *Uredinopsis*) develop on coniferous

hosts their aecia and spermogonia. Another exception is *Chrysomyxa*, which produce its telia on *Picea*).

Crowell (1940) summarized the data on the localities of *Gymnosporangium* species, Săvulescu (1953) published a picture of the distribution of *Gymnosporangium* species in Europe. The origin and taxonomy of the genus *Gymnosporangium* were discussed by Leppik (1956), who considered the correlation between evolution of host groups and formation of sections within the genus, and this process was analyzed in time and ecological-geographical aspects.

Parmasto (1968) mentioned 15 species which develop on *Juniperus communis*. In particular from juniper he described a new species, *Atheloderma mirabile*. Scandinavian mycologists, primarily J. Eriksson and his students, made a great contribution to the study of aphyllorphoid fungi on *J. communis*. In the beginning period of his studies, Eriksson described an interesting species, *Peniophora junipericola*, specialized on this genus (Eriksson, 1950). In the book series "The Corticiaceae of North Europe" (Eriksson, Ryvarden, 1973, 1975, 1976; Eriksson et al., 1978, 1981, 1984; Hjortstam et al., 1987, 1988), Eriksson and co-authors cited many finds from this plant, including *Amylostereum laevigatum*, *Lyomyces juniperi*, *Peniophora junipericola*.

Several species of corticioid fungi were described on juniper in the Netherlands and Germany by B. de Vries, for example, *Hyphoderma cryptocallimon* and *Trechispora kavinioides* (Vries, 1987). The finds of fungi confined to *Juniperus communis* were listed in special papers by Bernicchia (2000), and Sell and Kotiranta (2011).

Annotated checklists of basidiomycetes, published in recent decades, include some species indicated on common juniper as a substratum. However, special studies of this host in the optimum zone of the species, similar to that Bernicchia did for southern species of *Juniperus*, began relatively recently starting from the territory of the Republic of Belarus (Belomesyatseva, 2002, 2004). The present paper complements this data with new finds of basidiomycetes on *J. communis* from the subtaiga part of Belarus as well as several taiga regions of the European part of Russia, namely, the Leningrad Region, the Republic of Karelia, the Komi Republic, the Arkhangelsk Region, the Murmansk Region. The taiga zone represents an ecological-coenotic optimum of common juniper (at least this follows from the documented records of this species in GBIF database, 2022) and the widest spectrum of its fungal consorts is expected to be observed. Having identified the list of basidiomycetes associated with living and dead wood of common juniper, we intended to analyze ecological and geographical preferences of these fungal species and to assess the strength of their connection with common juniper as substratum. We assumed that this information would shed a light on the issues of ecological specialization and substratum adaptation of wood-inhabiting *Basidiomycota*.

MATERIAL AND METHODS

Study area. The studies were carried out in the following vegetation bands in eastern Europe (the borders of zones and subzones in Russia follow the maps by Ogureeva (1999)).

Subtaiga. Belarus: Vitebsk Region, Grodno Region, Minsk Region. The border between boreal and nemoral biomes in Belarus is accepted by us as the boundary between Pre-Polesie and Polesie physiographic provinces (Martsinkevich et al., 2001).

Southern taiga, middle taiga near the oceanic sector of the taiga zone. Leningrad Region: Vyborg, Vsevolozhsk, Lodeynopolsky, Podporozhsky districts.

Middle taiga. Arkhangelsk region: Shenskursk, Vel'sky, Kotlas, Plesetsk, Nyandoma districts. The Republic of Karelia: Kondopoga, Lakhdenpokhya, Pitkyaranta, Prionezhsky, Pudozh, Sortavala districts, Kostomuksha town. The Republic of Komi: Knyazhpogostsky district (Lyali village).

Northern taiga. Arkhangelsk region: Onega, Primorsky, Pinega districts. Murmansk Region: Pechenga, Kola, Kovdor districts, Apatity Town, Khibiny Mountains (Fig. 1).

Extrazonal locality in mountain taiga belt. Karachayevo-Circassian Republic: Teberda State Biosphere Reserve.

Sampling. When collecting the material, mostly the method of conventional floristic route studies was used, with more detailed searches within the communities with old or numerous juniper plants. Additionally, the methods of radial routes proposed by Tolmachev (1974) was used with the concentration of routes near the base camp and sparse routes of reconnaissance character at the periphery of the site. Living and dead trunks, branches and stumps of juniper in different types of forests (spruce, pine, aspen, birch, mixed stands) were examined. Particular attention was paid to the areas with favourable conditions for the development of fungi growing on roots and litter. Well recognized in field conditions and widespread species were mostly not collected and information about them was recorded in field notebooks.

The collected material is deposited in the Komarov Botanical Institute Herbarium (LE), N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research Herbarium (AR), Karelian Research Center RAS Herbarium (PTZ), Herbarium of Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Center, Russian Academy of Sciences (INEP), and Herbarium of V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, National Academy of Sciences of Belarus (MSK).

Data analysis. Identification of the collected material was carried out using light microscopes MBS-10, Axio Imager.A1, Nikon Eclipse E200, and Olympus BX-51 under magnification up to $\times 1000$. Generative elements and mycelia of the fungi were prepared in 3–5% KOH water solution – for dissolving part of glucans and softening plectenchymes, Melzer's reagent – for identifying the amyloid and dextrinoid reaction of glucan structures; 0.1% solution of blue toluidine dye in lactophenol ("cotton-blue") was also used – for identification of cyanophilic reaction of the walls of spores and hyphae (Zmitrovich, 2008). Some microscopic

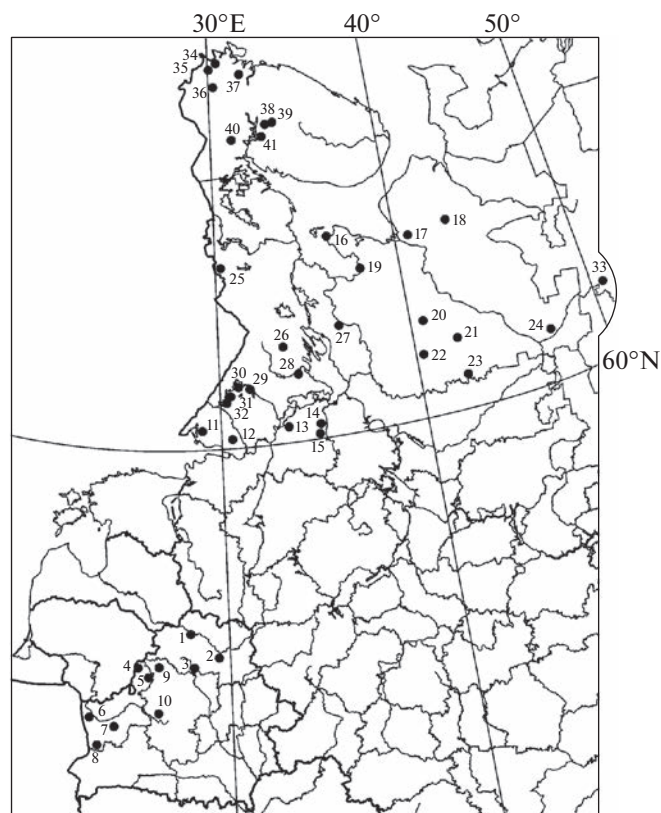


Fig. 1. Study area. Belarus: Vitebsk Region: 1 – Myory district, 2 – Beshankovichy district, 3 – Lepel district, Grodno Region: 4 – Astravets district, 5 – Smarhon district, 6 – Hrodna district, 7 – Mastys district, 8 – Svislach district, Minsk Region: 9 – Myadzel district, 10 – Stoubtsy, Uzda, and Dzyarzhynsk districts. Russia: Leningrad Region: 11 – Vyborg district, 12 – Vsevolozhsk district, 13 – Lodeynopolsky district, 14, 15 – Podporozhsky district; Arkhangelsk region: 16, 17 – Primorsky district, 18 – Pinega district; 19 – Onega district, 20 – Plesetsk district, 21 – Shenskursk district, 22 – Nyandoma district, 23 – Velsk district, 24 – Kotlas district; the Republic of Karelia: 25 – Kostomuksha town, 26 – Kondopoga district, 27 – Pudozh district, 28 – Prionezhsky district, 29 – Pitkyarantsk district, 30 – Sortavala district, 31, 32 – Lakhdenpokhya district; the Republic of Komi: 33 – Knyazhpogostsky district; Murmansk Region: 34, 35, 36 – Pechenga district, 37 – Kola district, 38, 39 – Khibiny Mountains, 40 – Kovdor district, 41 – Apatity Town.

studies of specimens were carried out at the Center for collective use of scientific equipment "Cellular and molecular technologies of studying plants and fungi" (Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg).

The collected specimens of wood-inhabiting fungi were prepared for storage in herbarium in accordance with recommendations by Ryvarden and Gilbertson (1993). Material identification was carried out using key-books and monographic treatments of the corresponding taxa (Eriksson, Ryvarden, 1973, 1975, 1976; Eriksson et al., 1978, 1981, 1984; Jülich, Stalpers, 1980; Hjortstam et al., 1987, 1988; Ryvarden, Gilbertson, 1993, 1994; Kõljalg, 1996; Hansen, Knudsen, 1997; Ryvarden, Melo, 2014, 2017) as well as by comparative

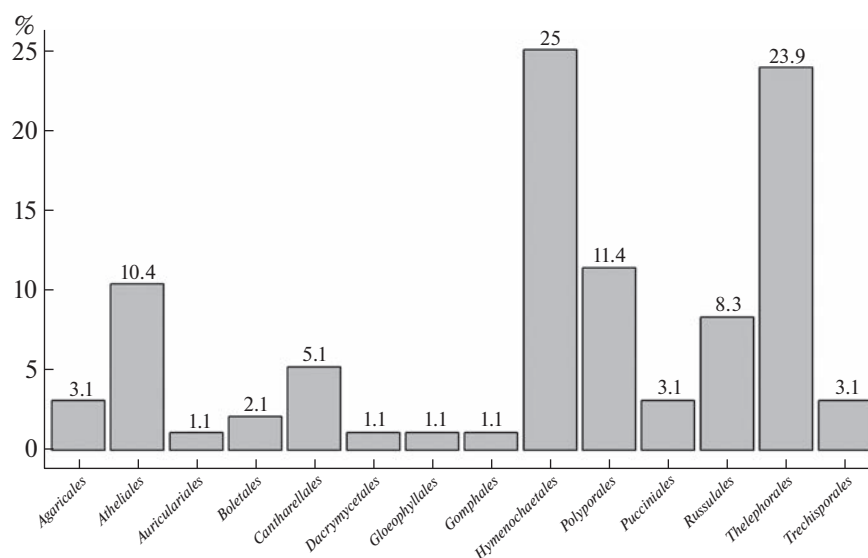


Fig. 2. Taxonomic structure of juniper-associated basidiomycetes biota of the taiga regions of Belarus and the European part of Russia.

analysis with specimens available in herbaria LE, AR, PTZ, INEP.

The taxonomic status of species is given in accordance with the nomenclatural database Index Fungorum (2022). Higher taxa of basidiomycetes are given according to Kirk et al. (2008), the trophic status – according to Zmitrovich et al. (2015). Latin nomenclature of plant communities is given according to dominant classification, widely accepted in East European geobotanical tradition (Sukachev, 1931; Tsinzerling, 1932; Lashchenkova, 1954; Vasilevich, Bibikova, 2010; Kuchеров, 2014). The communities called *Pinetum pleuroziosum* are included in this paper in *Pinetum hylocomiosum* type.

The cluster analysis was performed using R 3.3.3 programming language (R Core, 2022) in RStudio 1.0.136 software environment (RStudio Team, 2022). For this, a matrix of Euclidean distances built on non-standardized data was used, constructed using Vegan package (Oksanen et al., 2018). The clustering of the obtained matrix was performed by Ward's method, followed by visualization of the obtained data using APE package (Paradis et al., 2004) in RStudio.

The graphs were performed using the packages Ggplot2 (Wickham, 2009), Scales (Scales, 2022), Ggpubr (R Packages, 2022) as well as the online program Sankey Diagram Generator v. 1.2 (Sankey, 2022).

RESULTS

A total of 96 species of wood-inhabiting basidiomycetes were identified in association with *Juniperus communis* in the boreal regions of Belarus and the European part of Russia (Table 1). These species belong to the *Pucciniomycetes* (*Pucciniales*, 3 species), *Dacrymycetes* (*Dacrymycetales*, 1 species), and *Agaricomycetes* (*Agaricales*, *Atheliales*, *Auriculariales*, *Boletales*, *Cantharel-*

lales, *Gloeophyllales*, *Gomphales*, *Hymenochaetales*, *Polyporales*, *Russulales*, *Thelephorales*, *Trechisporales*, 92 species; fig. 2). The richest orders are *Hymenochaetales*, representing 25% of the considered species diversity, and *Thelephorales* (23.9%). The orders *Polyporales* (11.4%), *Atheliales* (10.4%), and *Russulales* (8.4%) are quite representative. The share of the remaining orders in the structure of considered fungi diversity is small and varies from 1.1% (*Auriculariales*, *Dacrymycetales*, *Gloeophyllales*, *Gomphales*) to 3.1% (*Pucciniales*, *Trechisporales*).

In terms of their trophic status (Fig. 3), most of the juniper-associated basidiomycetes identified (65.6%) are saprotrophs, decomposing lignocellulosic components of the wood of dead trunks. Essentially saprobic group of pathogenic saprotrophs (2.1%) also develops on living trunks. This group is adapted to develop under conditions of functioning xylem. At the same time, a part of saprotrophs colonizing wood debris or the part of a trunk submerged in forest litter, can form ectomycorrhizae with both juniper and adjacent alien rhizospheres (28.1%). Moreover, the teliospore of several species of true biotrophic fungi of the order *Pucciniales* (3.1%) was revealed. Several saprotrophic species associated with colonization of small tree remnants exhibit biotrophic properties with respect to aerophytic algae and mosses protonemata (1.1%).

As it was shown by Nagy et al. (2015), there are three main types of rot caused by basidiomycetes: I – ancestral soft rot with the prevalence of hydrolases, II – white rot, III – brown rot with oxidation by Fenton mechanism. Most of the studied fungi species (69.9%) cause white rot, the ancestral soft rot and brown rot are less common (21.5 and 8.6%, respectively). Among the studied fungi, 3 species (*Gymnosporangium clavarii-forme*, *G. cornutum*, *G. tremelloides*; *Pucciniales*) do not

Table 1. Overview of juniper-associated wood-inhabiting basidiomycetes in East European boreal forests (Republic of Belarus, European Russia)

Species	Regional distribution	Herbarium vouchers	Trophic status	Type of rot	Substrate spectrum ¹	Coenotic confinement	Distribution pattern
<i>Agaricomycetes</i>							
<i>Agaricales</i>							
<i>Cylindrobasidium evolvens</i> (Fr.) Jülich	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 3039	S	II	AP, AH, BV, BP, CV, CS, LX, PAV, PT, RI, SS, SA, TC, UP	<i>Pinetum cladinosum</i>	bipolar
<i>Radulomyces confluens</i> (Fr.) M.P. Christ.	“ ”	AR 2520	S	II	AI, BP, CA, CS, EC, HR, PAV, QR, SC, SR	<i>Pinetum cladinosum</i>	circumglobal
<i>R. rickii</i> (Bres.) M.P. Christ.	“ ”	AR 3045	S	II	BP, HR, SC	<i>Pinetum cladinosum</i>	bipolar
<i>Atheliales</i>							
<i>Amphinema byssoides</i> (Pers.) J. Erikss.	Belarus (Minsk, Vitebsk Regions), Russia (Arkhangelsk Region, Murmansk Region, Republic of Karelia)	AR 1618, 1884, 2647, 2708, INEP 2079, MSK 4358, 4791, 5677a, 5678, 5679a, b, 5680, 8058, PTZ 2217	S, EM	I	AI, BPD, BP, LS, PA, PS, PT, SC, LT	Piceetum hylocomiosum, Pinetum cladinosum, P. hylocomiosum, P. myrtillosum, P. vacciniosum, Parvo-Betuletum myrtilloso-hylocomiosum	“ ”
<i>Athelia alnicola</i> (Bourdote et Galzin) Jülich	Belarus (Grodno Region)	MSK 4100	S	I	AI, AG, PS	<i>Pinetum hylocomiosum</i>	Euro-American
<i>A. epiphylla</i> Pers.	Belarus (Minsk)	MSK 5676a–c	B, S	I	AS, AI, AG, BPD, BP, LD, LS, PA, PO, PS, PT, TC, LT	<i>Pinetum vacciniosum</i>	bipolar
<i>Hypochnella violacea</i> Auerw. ex J. Schröt.	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 2990	S	I?	AI, BP, LS, PA, SA, LT	<i>Pinetum cladinosum</i>	“ ”
<i>Leptosporomyces fuscostratus</i> (Burt) Hjortstam	“ ”	AR 1510	S	I	LS, PO	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Holarctic
<i>L. galzinii</i> (Bourdote) Jülich	Belarus (Minsk Region), Russia (Arkhangelsk Region)	MSK 12000, 5176, 8004, AR 2646	S	I	BP, FF, LS, PS, PA, LT	“ ”	bipolar
<i>Piloderma bicolor</i> (Peck) Jülich	Russia (Arkhangelsk Region, Republic of Karelia)	AR 2509, PTZ 2522	S, EM	I	BP, PA, PS, PT, SC,	<i>Pinetum cladinosum</i>	Holarctic

Table 1. (Contd.)

Species	Regional distribution	Herbarium vouchers	Trophic status	Type of rot	Substrate spectrum ¹	Coenotic confinement	Distribution pattern
<i>P. byssinum</i> (P. Karst.) Jülich	Belarus (Minsk Region, Vitebsk Region), Russia (Republic of Karelia)	AR 2507, AR 2784, MSK 4790, 8056, PTZ sine no.	S, EM	I	AI, BP, PA, PT, QR, TC, LT	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. hylocomiosum</i>	bipolar
<i>P. lanatum</i> (Jülich) J. Erikss. et Hjortstam	Russia (Murmansk Region)	INEP 2087, LE 314092	S	I	PS, LT	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Euro-Ameri-can
<i>Tylospora asterophora</i> (Bonord.) Donk	Belarus (Vitebsk Region)	MSK 4920	S, EM	I	PA, PS, LT	“ ”	“ ”
<i>Auriculariales</i>							
<i>Basidioidendron caesiocine-reum</i> (Höhn. et Litsch.) Luck-Allen	“ ”	MSK sine no.	S	I	PA	“ ”	bipolar
<i>Boletales</i>							
<i>Coniophora arida</i> (Fr.) P. Karst.	Russia (Arkhangelsk Region, Republic of Karelia)	AR 2898, 3028, 3054, PTZ 2527	S	III	AS, AI, BP, CS, HR, LS, PA, PS, PT, SC	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	“ ”
<i>C. olivacea</i> (Fr.) P. Karst.	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 2380, 2788, 3061, 3101	S	III	AI, BP, AS, LS, PF, PA, PS, PT, PC	“ ”	circumglobal
<i>Cantharellales</i>							
<i>Ceratobasidium cornigerum</i> (Bourd.) D.P. Rogers	Belarus (Minsk Region)	MSK 5674, 5677a	S	I	PS, LT	<i>Pinetum hylocomio-sum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	bipolar
<i>Botryobasidium candicans</i> J. Erikss.	Belarus (Vitebsk Region)	MSK 4491, 4507	S	I	AS, PA, PS, PT, QR, LT	<i>Pinetum myrtillosum</i>	circumglobal
<i>B. conspersum</i> J. Erikss.	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 2449, PTZ 2112	S	I	AI, BP, PS, PT, LT	“ ”	bipolar
<i>B. isabellinum</i> (Fr.) D.P. Rogers	Russia (Arkhangelsk Region, Republic of Karelia)	AR 2693, 3069, PTZ sine no	S	I	AS, AI, BP, LS, PA, PSB, PS, PT, SC, SA, LT	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	Holarctic
<i>Sistotrema alboluteum</i> (Bourd et Galzin) Bondartsev et Singer	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 2785	S	I	SC	<i>Pinetum myrtillosum</i>	“ ”
<i>Gloeophyllales</i>							
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Wulfen) P. Karst.	“ ”	AR 2310	S	III	AI, BP, AS, LS, PO, PS, PT, SC	<i>Pinetum cladinosum</i>	circumglobal
<i>Gomphales</i>							

Table 1. (Contd.)

Species	Regional distribution	Herbarium vouchers	Trophic status	Type of rot	Substrate spectrum ¹	Coenotic confinement	Distribution pattern
<i>Ramaricium albo-ochraceum</i> (Bres.) Jülich	Belarus (Vitebsk Region)	MSK 4744	S	I	PA, LT	<i>Pinetum hylocomiosum</i>	Euro-Ameri-can
<i>Hymenochaetales</i>							
<i>Asterodon ferruginosus</i> Pat.	Russia (Arkhangelsk Region)	AR sine no.	S	II	LS, PO, PS, BSP, PT, SA	“ ”	Holarctic
<i>Fibricium rude</i> (P. Karst.) Jülich	“ ”	AR 3007	S	II	PO, PS, RR	<i>Pinetum myrtillosum</i>	“ ”
<i>Globulicium hiemale</i> (Laurila) Hjortstam	“ ”	AR 1208, PTZ 1707	S	II?	PS	“ ”	Euro-Ameri-can
<i>Hymenochaete cinnamomea</i> (Pers.) Bres.	“ ”	AR 385	S	II	AI, BP, AS, PO, PS, PT, SC	<i>Pinetum myrtillosum</i>	circumglobal
<i>H. fuliginosa</i> (Pers.) Lév.	Russia (Arkhangelsk Region, Republic of Karelia, Murmansk Region)	AR 2339, INEP 2371	S	II	LS, LX, PAV, PO, PS	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>Cladinetum empetroso-nano-betulosum</i>	Holarctic
<i>Hymenochaetopsis tabacina</i> (Sowerby) S.H. He et Jiao Yang	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 1931, 2378	S	II	AS, AI, BP, LS, PAV, PO, PT, QR, SC, SA	<i>Pinetum cladinosum</i>	circumglobal
<i>Kneiffiella cineracea</i> (Bourd. et Galzin) Jülich et Stalpers	Russia (Komi Republic, Republic of Karelia)	SYK sine no., PTZ 2520	S	II	PS	<i>Pinetum hylocomiosum</i>	European
<i>Kneiffiella</i> cf. <i>floccosa</i> (Bourd. et Galzin) Jülich et Stalpers	Belarus (Grodno Region)	MSK 4103	S	II	PA, PS	“ ”	bipolar
<i>K. subalutacea</i> (P. Karst.) Jülich et Stalpers	Russia (Arkhangelsk Region)	AR sine no.	S	II	AS AI, LS, PO, PS, PT	<i>Pinetum myrtillosum</i>	“ ”
<i>Kurtia argillacea</i> (Bres.) Karasiński	Russia (Murmansk Region)	INEP 2082, LE 314086	S	II	AI, BP, PA, PT	<i>Pinetum myrtillosum</i> , <i>Parvo-Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	circumglobal
<i>Lyomyces crustosus</i> (Pers.) P. Karst.	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 2385, 2775, 3195	S	II	AI, BSP, PAV, PT, SSP, SA, LT	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. hylocomiosum</i>	“ ”
<i>L. juniperi</i> (Bourd. et Galzin) Riebesehl et Langer	“ ”	AR 3102	S	II	—	<i>Pinetum myrtillosum</i>	bipolar*

Table 1. (Contd.)

Species	Regional distribution	Herbarium vouchers	Trophic status	Type of rot	Substrate spectrum ¹	Coenotic confinement	Distribution pattern
<i>L. sambuci</i> (Pers.) P. Karst.	“ ”	AR 2787	S	II	AN, BP, PAV, PT, SR, SA, TC, LT	“ ”	circumglobal
<i>Oxyporus millavensis</i> (Bourd. et Galzin) Ryvarden et Melo	“ ”	AR 2384, PTZ 2113, 2242	S	II	—	<i>Pinetum cladinosum</i>	European
<i>Peniophorella pallida</i> (Bres.) K.H. Larss.	Russia (Murmansk Region)	LE 314089	S	II	AI, PA	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Holarctic
<i>P. praetermissa</i> (P. Karst.) K.H. Larss.	Russia (Arkhangelsk Region, Murmansk Region)	AR 1929, INEP 2083, LE 314090	S	II	AS, AI, BP, PO, PT, SA	<i>Pinetum myrtillosum</i> , <i>Parvo-Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	circumglobal
<i>Phellinus viticola</i> (Schwein.) Donk	Russia (Arkhangelsk Region, Republic of Karelia)	AR 655, AR 1861, PTZ 2220, 2356	S	II	AS, LS, PO, PS	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	“ ”
<i>Resinicium bicolor</i> (Alb. et Schwein.) Parmasto	“ ”	AR 1280, 2399, 2776, 3205, 3221, LE 295827, PTZ 2519	B, S	II	AS, BP, LS, LX, PAV, PO, PS, PT, PC, QR, SC	“ ”	“ ”
<i>R. furfuraceum</i> (Bres.) Parmasto	Russia (Arkhangelsk Region, Leningrad Region, Republic of Karelia)	AR 2778, 3219, 3220, LE 203463, PTZ 2331	S	II	LS, PO, PS	<i>Pinetum myrtillosum</i> , <i>P. vacciniosum</i>	Holarctic
<i>Tubulicrinis glebulosus</i> (Fr.) Donk	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 3193	S	III	AI, LS, PSB, PS, PAV, PT, SC	<i>Pinetum cladinosum</i>	bipolar
<i>T. medius</i> (Bourd. et Galzin) Oberw.	“ ”	AR 2381	S	III	BP, PS	<i>Pinetum myrtillosum</i>	European
<i>T. subulatus</i> (Bourd. et Galzin) Donk	Russia (Republic of Karelia), Belarus (Vitebsk Region)	PTZ 2516, MSK 4919	S	III	PA, PS, LT	“ ”	bipolar
<i>Xylodon asperus</i> (Fr.) Hjortstam et Ryvarden	Russia (Leningrad Region)	LE 206648	S	II	BP, PA, PS, PT, LT	“ ”	Holarctic
<i>X. brevisetus</i> (P. Karst.) Hjortstam et Ryvarden	Russia (Leningrad Region, Republic of Karelia)	LE 202066, PTZ 2521	S	II	AI, BP, PA, PS, PT, LT	<i>Pinetum vacciniosum</i>	bipolar
<i>Polyporales</i>							
<i>Ceraceomyces eludens</i> K.H. Larss.	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 2738	S	II	PS	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Eurasian
<i>C. serpens</i> (Tode) Gimms	Russia (Arkhangelsk Region, Republic of Karelia)	AR 1448, 2379, 3003, 3112, PTZ 2312	S	II	AI, BP, LS, PO, PS, PT, SC, SA, LT	“ ”	bipolar

Table 1. (Contd.)

Species	Regional distribution	Herbarium vouchers	Trophic status	Type of rot	Substrate spectrum ¹	Coenotic confinement	Distribution pattern
<i>Hypoderma sibiricum</i> (Parmasto) J. Erikss. et Å. Strid	Russia (Arkhangelsk Region, Murmansk Region)	AR 3206, INEP 2378	S	II	PO	“ ”	circumglobal
<i>Incrustoporia papyracea</i> (A. David) Zmitr.	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 2721	S	II	AS, PO, PS	<i>Pinetum cladinosum</i>	European
<i>Phanerochaete laevis</i> (Fr.) J. Erikss. et Ryvarden	Russia (Arkhangelsk Region, Murmansk Region)	AR 2733, LE 314091	S	II	AS, AI, BP, PO, PS, PT, QR, SA	<i>Pinetum myrtillosum</i>	bipolar
<i>Ph. sanguinea</i> (Fr.) Pouzar	Russia (Murmansk Region, Republic of Karelia)	INEP 2086, PTZ 2219	S	II	BP, PS, PA, PT	“ ”	Holarctic
<i>Ph. sordida</i> (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarden	Russia (Arkhangelsk Region, Murmansk Region)	AR 2340, AR 3024, INEP 2085	S	II	AS, BP, LS, PO, PSB, PS, PT, SA	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. myrtillosum</i> , <i>Parvo-Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	circumglobal
<i>Posia caesia</i> (Schrad.) P. Karst.	Russia (Republic of Karelia)	PTZ 2517	S	III	AS, PA, PS	<i>Pinetum myrtillosum</i>	bipolar
<i>Phlebia segregata</i> (Bourdote et Galzin) Parmasto	“ ”	PTZ 1739	S	II	PA, PS	<i>Piceetum myrtillosum</i>	European
<i>Steccherinum fimbriatum</i> (Pers.) J. Erikss.	Russia (Arkhangelsk Region, Republic of Karelia)	AR 2365, 3194, PTZ 2032, PTZ sine no.	S	II	BP, LS, LX, PO, PT, SC, SA	<i>Pinetum myrtillosum</i>	bipolar
<i>Xenasmatella vaga</i> (Fr.) Stalpers	Belarus (Minsk Region, Vitebsk Region), Russia (Arkhangelsk Region, Republic of Karelia)	AR 2991, MSK 4512, 5604a, b, PTZ 2221	S	II	AS, AI, BP, LS, PA, PO, PS, PT, QR, TC, LT	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	bipolar
<i>Russulales</i>							
<i>Aleurodiscus lividocaeruleus</i> (P. Karst.) Lemke	Russia (Republic of Karelia)	PTZ 2387	S	II	AS, PO	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Euro-American
<i>Amylostereum laevigatum</i> (Fr.) Boidin	Belarus (Grodno Region, Vitebsk Region), Russia (Arkhangelsk Region, Leningrad Region, Pskov Region, Republic of Karelia)	AR 2672, MSK 4099, 4491, LE 37554, 311512, 213847, 242229, 203872, 234500, 210181, 242328, 235666, 242106, PTZ 1726, 2357, 2387	PS	II	PS	“ ”	“ ”
<i>Asterostroma laxum</i> Bres.	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 3089	S	II	PS	“ ”	Euro-American

Table 1. (Contd.)

Species	Regional distribution	Herbarium vouchers	Trophic status	Type of rot	Substrate spectrum ¹	Coenotic confinement	Distribution pattern
<i>Gloeocystidiellum convolvens</i> (P. Karst.) Donk	“ ”	AR 327	S	II	AI, BP, LS, LX, PO, PT, SC	“ ”	Holarctic
<i>Gloiothele citrina</i> (Pers.) Ginns et G.W. Freeman	Belarus (Vitebsk Region), Russia (Archangelsk Region, Murmansk Region)	INEP 2080, MSK 4492, AR 2448, 2450, PTZ 2111	S	II	AI, BP, LS, PS, PA, PO, PS, PT, SC, SA, LT	<i>Pinetum myrtillosum</i> , <i>Betuleto-Piceetum myrtilloso-herbosum</i>	“ ”
<i>Metulodontia nivea</i> (P. Karst.) Parmasto	Russia (Archangelsk Region)	AR 2709	S	II	BP, PO, PT	<i>Pinetum cladinosum</i>	bipolar
<i>Peniophora incarnata</i> (Pers.) P. Karst.	Russia (Murmansk Region)	INEP 2087, LE 314087	S	II	AI, AG, BP, BPD, PT	<i>Pinetum myrtillosum</i>	circumglobal
<i>P. junipericola</i> J. Erikss.	Russia (Archangelsk Region)	AR 1943, 2311, 2734, LE 287558	PS	II	—	<i>Pinetum cladinosum</i>	European
<i>Thelephorales</i>							
<i>Odontia fibrosa</i> (Berk. et M.A. Curtis) Kõljalg	Russia (Murmansk Region)	LE 314087	S, EM	II	PS	<i>Pinetum myrtillosum</i>	circumglobal
<i>Pseudotomentella mucidula</i> (P. Karst.) Svrček	Russia (Archangelsk Region)	AR 1860	S, EM	II	LS	“ ”	Eurasian
<i>P. nigra</i> (Höhn. et Litsch.) Svrček	Russia (Archangelsk Region, Murmansk Region)	AR 3192, INEP 2078	S, EM	II	PS, SC	<i>Pinetum myrtillosum</i> , <i>Betuleto-Piceetum myrtilloso-herbosum</i>	Holarctic
<i>P. tristis</i> (P. Karst.) M.J. Larsen	Belarus (Minsk Region, Vitebsk Region), Russia (Archangelsk Region)	AR 2695, MSK 5673, 8058, 4358	S, EM	II	AS, BP, PS, PA, PT, SC, LT	<i>Pinetum vaccinosum</i>	“ ”
<i>Thelephora atra</i> Weinm.	Belarus (Vitebsk Region)	MSK 4452	S, EM	II	PA, PS, LT	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Euro-American
<i>Th. ellisii</i> (Sacc.) Zmitr., Shchepin, Volobuev et Myasnikov	Russia (Archangelsk Region)	AR 2397, 2649, PTZ 2209	S, EM	II	AI, BP, LS, PT, SC, SA, TC	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	circumglobal
<i>Th. terrestris</i> Ehrh.	Belarus (Grodno Region)	MSK 8047a	S, EM	II	BP, BN, PS, LT	<i>Pinetum hylocomiosum</i>	“ ”
<i>Th. terrestris</i> f. <i>radiosa</i> (P. Karst.) Zmitr.	Russia (Archangelsk Region, Murmansk Region, Republic of Karelia)	AR 3096, LE 314098, PTZ sine no.	S, EM	II	AI, BP, LS, PO, PS, PT, SA	<i>Pinetum myrtillosum</i>	“ ”

Table 1. (Contd.)

Species	Regional distribution	Herbarium vouchers	Trophic status	Type of rot	Substrate spectrum ¹	Coenotic confinement	Distribution pattern
<i>Th. cf. wakefieldiae</i> Zmitr., Shchepin, Volobuev et Myasnikov	Belarus (Vitebsk Region)	MSK 4358	S, EM	II	AI, BP, PA, PO, PS, PT	<i>Pinetum vacciniosum</i>	“ ”
<i>Tomentella badia</i> (Link) Stalpers	Belarus (Vitebsk Region), Russia (Republic of Karelia)	MSK 4091, 4108, PTZ 2302	S, EM	II	PA, PS, LT	<i>Pinetum hylocomiosum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	Holarctic
<i>T. bryophila</i> (Pers.) M.J. Larsen	Russia (Archangelsk Region, Murmansk Region, Republic of Karelia)	AR 1886, 2519, 2648, INEP 2081, 2084, LE 314093, 314094, PTZ 2518	S, EM	II	AS, AI, BP, IR, LS, PO, PS, PT, SC, SA, LT	<i>Pinetum myrtillosum</i> , <i>Parvo-Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	“ ”
<i>T. cinerascens</i> (P. Karst.) Höhn. et Litsch.	Russia (Archangelsk Region, Murmansk Region)	AR 1885, LE 314095	S, EM	II	BP, LS, PO, PS, PT, SC, SA	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Eurasian
<i>T. cinereoumbrina</i> (Bres.) Stalpers	“ ”	AR 2364, 2412, 2451, 3025, AE 3031, PTZ 2033, LE 314096	S, EM	II	AI, BP, PS, SC	<i>Pinetum cladinosum</i>	European
<i>T. fuscocinerea</i> (Pers.) Donk	Russia (Archangelsk Region)	AR 1444, 2398	S, EM	II	PT, SC	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	Holarctic
<i>T. galzinii</i> Bourdot	“ ”	LE 295895	S, EM	II	PS	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Euro-American
<i>T. griseoumbrina</i> Litsch.	Russia (Archangelsk Region)	AR 3197	S, EM	II	AI, PS, PT	“ ”	Holarctic
<i>T. lapida</i> (Pers.) Stalpers	Belarus (Minsk Region, Vitebsk Region), Russia (Archangelsk Region, Murmansk Region)	AR 3044, INEP 2077, LE 257458, 314097, MSK 5677a, 5678, 8005, 4790	S, EM	II	AI, BP, PA, PS, LT	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. hylocomiosum</i> , <i>Betuleto-Piceetum myrtilloso-herbosum</i>	“ ”
<i>T. lilacinogrisea</i> Wakef.	Russia (Archangelsk Region)	AR 3196	S, EM	II	AI, BP, PO, LT	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Holarctic
<i>T. punicea</i> (Alb. et Schwein.) J. Schröt.	“ ”	AR 2338, PTZ 2240	S, EM	II	PA, PS	<i>Pinetum cladinosum</i>	bipolar
<i>T. stuposa</i> (Link) Stalpers	“ ”	AR 2777, 3218	S, EM	II	AI, BP, LS, PO, PS, PT	<i>Pinetum cladinosum</i> , <i>P. myrtillosum</i>	circumglobal
<i>T. subclavigera</i> Litsch	Russia (Republic of Karelia)	PTZ sine no.	S, EM	II	PA	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Holarctic
<i>T. terrestris</i> (Berk. et Broome) M.J. Larsen	“ ”	PTZ 2316	S, EM	II	PS	“ ”	bipolar

Table 1. (Contd.)

Species	Regional distribution	Herbarium vouchers	Trophic status	Type of rot	Substrate spectrum ¹	Coenotic confinement	Distribution pattern
<i>Tomentellopsis echinospora</i> (Ellis) Hjortstam	Russia (Arkhangelsk Region)	AR 2696	S, EM	II	PS, SC, SA	“ ”	Holarctic
<i>Trechisporales</i>							
<i>Sistotremastrum suecicum</i> Litsch. ex J. Erikss.	“ ”	AR 2396	S	I	AS, LS, PO, PS	<i>Pinetum cladinosum</i>	“ ”
<i>Trechispora hymenocystis</i> (Berk. et Broome) K.H. Larss.	Russia (Murmansk Region)	INEP 1711	S	I	PA	<i>Pinetum ennpetroso-cladinosum</i>	“ ”
<i>T. kavinioides</i> B. de Vries	Russia (Archangelsk Region)	AR 2786	S	I	PO	<i>Pinetum myrtillosum</i>	European
<i>Dacrymycetes</i>							
<i>Dacrymycetales</i>							
<i>Dacrymyces minor</i> Peck	Russia (Karachayevo-Chir- cassian Republic)	LE 253862	S	III	JS, BSP	<i>Betuleto-Piceetum myrtilloso-herbosum</i>	Holarctic
<i>Pucciniomycetes</i>							
<i>Pucciniales</i>							
<i>Gymnosporangium clavari- forme</i> (Wulfen) DC.	Belarus (Grodno Region, Minsk Region, Vitebsk Region), Russia (Lenin- grad Region, Murmansk Region)	MSK 8011, 8114, 8171, LE 75311, (Transhel, 1936)	B		AO, CS, CO, PC, SA	<i>Pinetum hylocomiosum</i>	bipolar
<i>G. cornutum</i> Arthur ex F. Kern	Belarus (Grodno Region, Vitebsk Region)	MSK 8156, 8157, 8170	B		AO, MD, MS, SA	<i>Pinetum cladinosum, P. hylocomiosum, P. myrtillosum</i>	Euro-Ameri- can
<i>G. tremelloides</i> R. Hartig	Belarus (Vitebsk Region), Russia (Leningrad Region, Murmansk Region)	MSK 8113, 8155, LE 74335, 76044	B		CO, MD, MS, PC	<i>Pinetum myrtillosum</i>	Holarctic

Note. Trophic groups: S – saprotrophs; S EM – saprotrophic species on forest litter and small wood debris capable to form ectomycorrhiza; B – biotrophs; PS – pathogenic saprotrophs; B S – saprotrophic fungi capable to biotrophic nutrition on epiphytic algae and protonemata mats. Types of rot: I – ancestral soft rot with prevalence of hydrolases, II – white rot with involvement of laccases and peroxidases, III – brown rot with oxidation by Fenton mechanism. Substrata: AG – *Alnus glutinosa*, AH – *Aesculus hippocastanum*, AI – *Alnus incana*, AN – *Acer negundo*, AO – *Amelanchier ovalis*, AP – *Acer platanoides*, AS – *Abies sibirica*, BN – *Betula nana*, BP – *B. pubescens*, BPD – *B. pendula*, BSP – *Betula* spp., BV – *Berberis vulgaris*, CA – *Caragana arborens*, CO – *Cydonia oblonga*, CS – *Crataegus sanguinea*, CV – *Cerasus vulgaris*, EC – *Elaeagnus commutata*, FF – *Fomes fomentarius*, HR – *Hippophae rhamnoides*, IR – *Inocutis rheades*, JS – *Juniperus sabina*, LD – *Larix dahurica*, LS – *L. sibirica*, LT – litter, LX – *Lonicera xylosteum*, MD – *Malus domestica*, MS – *M. sylvestris*, PA – *Picea abies*, PAV – *Padus avium*, PC – *Pyrus communis*, PF – *Phellinidium ferrugineofuscus*, PO – *Picea obovata*, PS – *Pinus sylvestris*, PSB – *P. sibirica*, PT – *Populus tremula*, QR – *Quercus robur*, RI – *Rubus idaeus*, RR – *Ribes rubrum*, SA – *Sorbus aucuparia*, SC – *Salix caprea*, SR – *Sambucus racemosa*, SSP – *Salix* spp., TC – *Tilia cordata*, UP – *Ulmus parvifolia*. * In Southern Hemisphere, three occurrences of *Lyomyces juniperi* were recorded on some islands of Indian Ocean nearly to the Tropic of Capricorn (GBIF, 2022). @ *Pucciniales* are associated to hosts distributed within intrazonal plant communities (*Cydonia*, *Crataegus*, etc.).

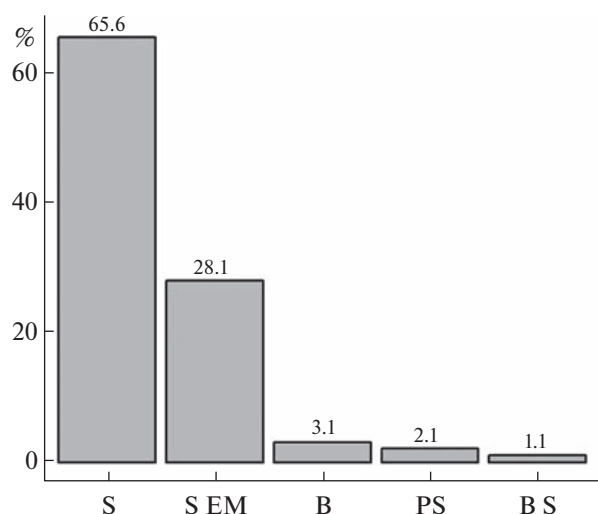


Fig. 3. Trophic structure of juniper-associated basidiomycetes biota of the taiga regions of Belarus and the European part of Russia (classification of trophic groups according to: Zmitrovich et al., 2015): S – saprotrophs; S EM – saprotrophic species on forest litter and small wood debris capable to forming of ectomycorrhizas; B – biotrophs; PS – pathogenic saprotrophs; B S – saprotrophic fungi capable to biotrophic nutrition on epiphytic algae and protonemata mats.

cause rot, but feed by establishing a parasite-host interface (Fig. 4).

As can be seen from table 1, there are not too many species of basidiomycetes strictly specialized on juniper. Of these, *Lyomyces juniperi*, *Oxyporus millavensis*, *Peniophora junipericola*, and the teliospores of *Gymnosporangium* should be mentioned (while aecio- and uredostadia of the latter are associated with members of the Rosaceae family: *Amelanchier ovalis*, *Cydonia oblonga*, *Malus* spp., *Pyrus communis*). A group of species, highly specialized on juniper, includes also *Amylostereum laevigatum*, although this fungus occasionally can be found also on *Pinus sylvestris*.

Most species found on juniper have a fairly wide spectrum of substrata, even within the taiga zone. Figure 5 shows the so-called “thermal map” of the distribution of the identified species by host genera, from which it can be seen that most of the fungi found on *Juniperus* are also occur on such tree genera as *Alnus*, *Betula*, *Picea*, *Pinus*, *Populus*, less often on *Abies* and *Salix*. On the remaining genera of plants, basidiomycetes from the present work are found sporadically.

Fig. 6 shows the similarity of species composition of juniper-inhabiting basidiomycetes from our list in association with the genera of host plants in environment of Eastern European taiga forests. According with this analysis, the core of juniper-associated mycobiota consists of *Basidioidendron caesiocinereum*, *Globulicium hiemale*, *Gymnosporangium tremelloides*, *G. cornutum*, *G. clavariiforme*, *Kneiffiella cineracea*, *Leptosporomyces fuscostratus*, *Lyomyces juniperi*, *Peniophora junipericola*, *Peniophorella pallida*, *Piloderma lanatum*, *Pseudoto-*

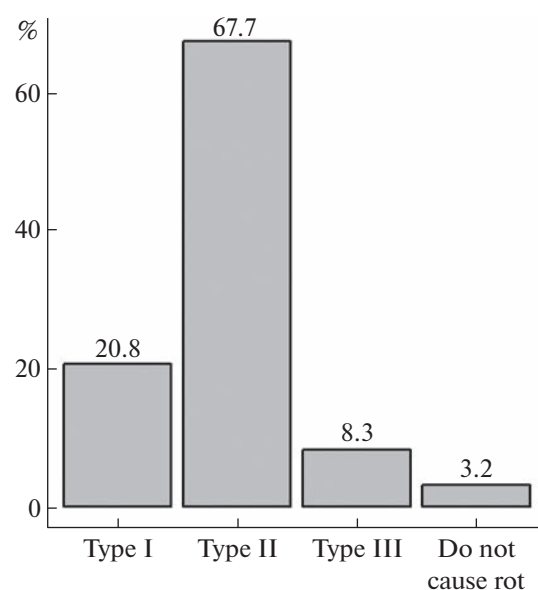


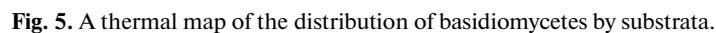
Fig. 4. Distribution of juniper-associated fungi from this study on types of caused rot (I – ancestral soft rot, II – white rot, III – brown rot).

mentella mucidula, *Tomentella fuscocinerea*, *T. galzinii*, and *Trechispora kavinioides*.

According to their patterns of global distribution (Fig. 7), basidiomycetes associated with juniper in Eastern European taiga forests were grouped as Holarctic, i.e., common in non-tropical areas of the Northern Hemisphere (27 species, 28%), bipolar, i.e., common in temperate regions of both hemispheres with pronounced disjunction in tropical belt (26 species, 27%), circumglobal, i.e., widespread everywhere, including tropical climates (21 species, 22%), Euro-American, i.e. distributed in Europe and North America (11 species, 12%), European, i.e., common in Europe, sometimes irradiating a little east of the Urals (8 species, 8%), Eurasian, i.e., common in temperate Eurasia (3 species, 3%).

The ecological-phytocoenotic spectrum of basidiomycetes associated with common juniper in taiga Eastern European forests is presented in the Fig. 8. As it can be seen, most of species (45) are associated with *Pinetum myrtillosum*, then follow *Pinetum cladinosum* (31 species), *Pinetum hylocomiosum* (10 species), *Pinetum vaciniosum* (6 species), *Parvo-Betuletum myrtilloso-herbosum* (5 species), and *Betuleto-Piceetum myrtilloso-herbosum* (4 species). In sub-virgin spruce forests *Piceetum hylocomiosum*/*P. myrtillosum* (where common juniper is extremely rare) as well as in north taiga communities with *Empetrum* – *Pinetum empetroso-cladinosum* and *Cladinetum empetroso-nano-betulosum* these fungi are represented by 1 species in each type.

In the Fig. 9 it is possible to trace the correspondence between coenotic gravitation of basidiomycetes and their general geographical distribution pattern. The largest number of Holarctic species is confined to



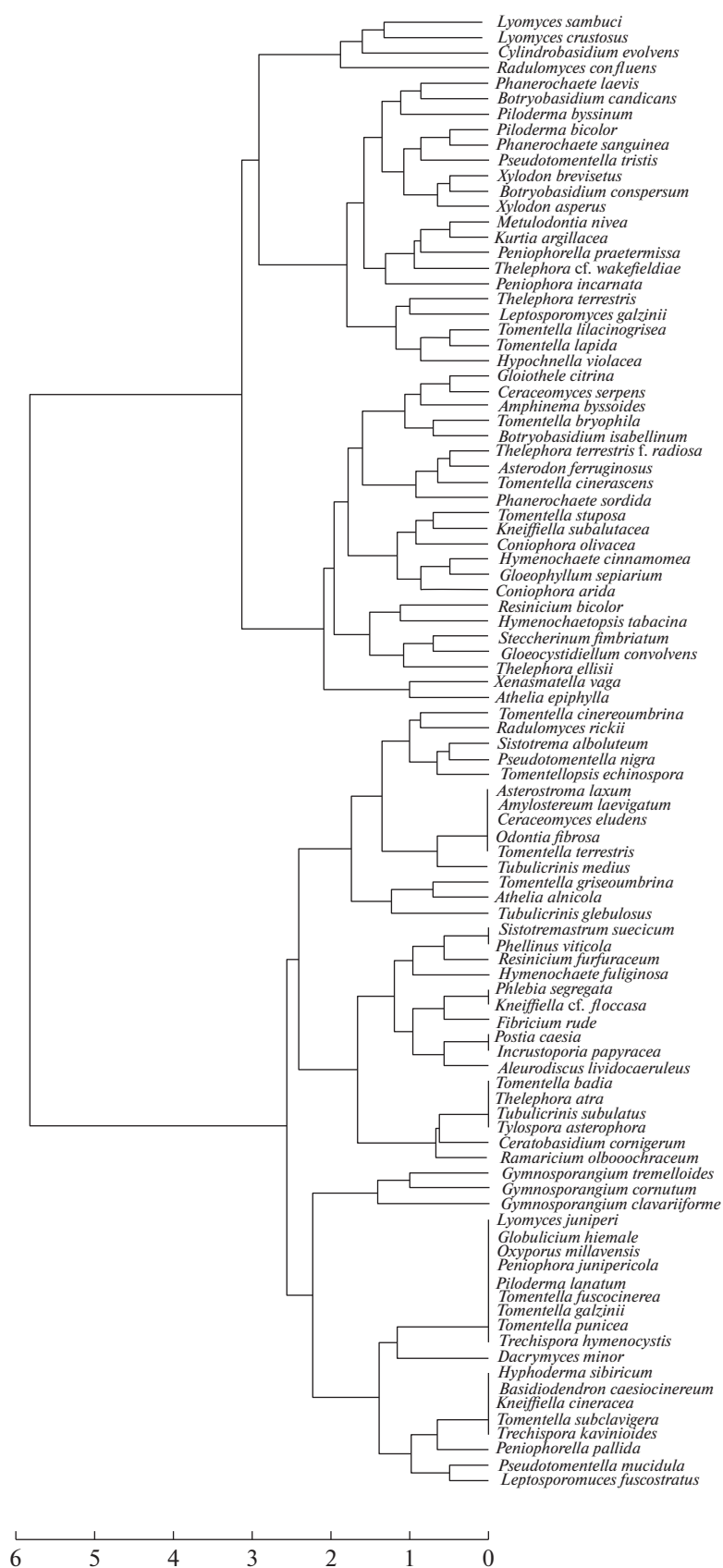


Fig. 6. Dendrogram of similarity for species composition of juniper-associated basidiomycetes, recorded for various genera of host plants in Eastern European taiga forests (scale bar shows Euclidean distance).

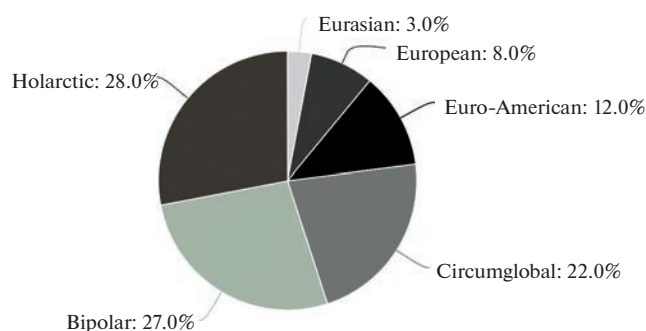


Fig. 7. Distribution of juniper-associated basidiomycetes from this study by global distribution patterns according to GBIF data (2022).

Pinetum myrtillosum, the circumglobal species are evenly distributed in the wet (*Pinetum myrtillosum*), dry (*Pinetum cladinosum*), and cryotic (*Parvo-Betuletum myrtilloso-hylocomiosum*) types. Bipolar, European, and Euro-American species also have fairly diverse coenotic spectra.

In the Fig. 10, the correspondence between the spectrum of substrata and the coenotic preferences of juniper-associated basidiomycetes can be traced. It can be seen that many species are able to colonize the main stand-formers of the taiga zone in a wide range of ecological and coenotic conditions.

In the Figure 11, the similarity between species of juniper-associated basidiomycetes in their ecological-phytocoenotic preferences is shown. There are two main clusters corresponding to dry (*Pinetum cladinosum*: *Gloeophyllum sepiarium* – *Tubulicrinis glebulosus*) and moderately wet conditions (*Pinetum myrtillosum*: *Asterostroma laxum* – *Lyomyces sambuci*).

The Fig. 12 shows the similarity of phytocoenoses of Eastern European taiga forests by species composition of juniper-associated basidiomycetes. Oligospecies communities form a single cluster, whereas multiple species communities are differentiated in order of increasing differences in species composition in the following series: *Pinetum vacciniosum* – *Pinetum hylocomiosum* – *Pinetum cladinosum* – *Pinetum myrtillosum*.

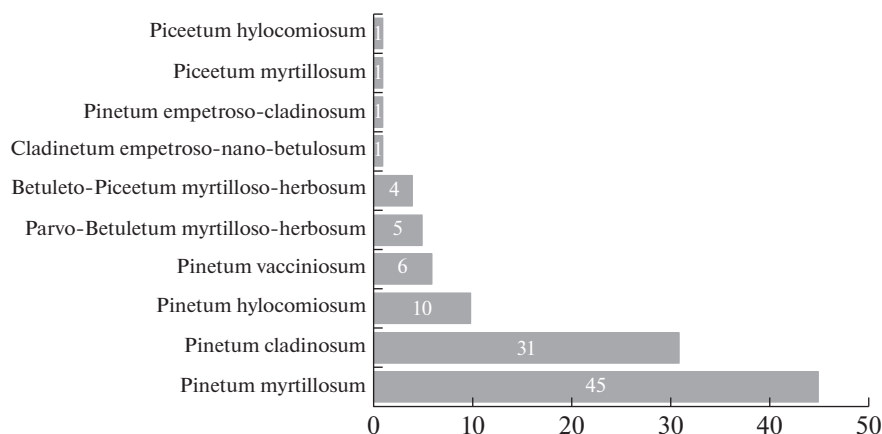


Fig. 8. Distribution of species of juniper-associated fungi over the phytocoenoses types of Eastern European taiga forests.

DISCUSSION

The present study significantly enlarges our knowledge of the species composition of basidiomycetes associated with juniper. More than 90 species have been observed in total, that constitutes about 1/5 of the wood-inhabiting basidiomycetes diversity of the taiga zone. The main orders of the classes *Agaricomycetes*, *Dacrymycetes*, and *Pucciniomycetes* are presented on the substratum in question. It is noteworthy that there are no representatives of *Tremellomycetes*, quite commonly associated in the taiga zone with fungi that colonize other conifers (for example, spruce and pine). The reason may be related to clear specialization of *Tremellomycetes* to certain species of xylophilic Russulales, which, in turn, also show a tendency to substratum specialization. A rather high proportion of *Thelephorales* associated with juniper attracts attention, too. These are mainly debris-inhabiting species that can develop in litter and are quite widespread in pine forests, developing in extremely poor (oligotrophic) soil conditions, where *Juniperus communis* mainly grows.

Common juniper is characterized by significantly dense wood with relatively small diameter and height of senile shoots, so its destruction occurs after a fairly long decay in standing state, where it harbours most of saprotrophic basidiomycetes. Pathogenic saprotrophs, such as *Amylostereum laevigatum*, begin this process. The parts of the stem that come into contact with forest floor are colonized by unspecialized saprotrophs and saprotrophic ectomycorrhiza-forming species from the genera *Thelephora* and *Tomentella* (Zmitrovich et al., 2018). The bark is colonized by group of saprotrophs with biotrophic activity, capable of absorbing the metabolites produced by aerophytic algae (*Athelia epiphylla*, *Resinicium bicolor*, possibly also *Lyomyces juniperi*). True biotrophic species (*Gymnosporangium* spp.), attacking cambium cells, cause hypertrophy and hyperplasia of shoots. Like pathogenic biotrophs, true biotrophs develop chronically, but the results of their development can be detachment of bark and partial ne-

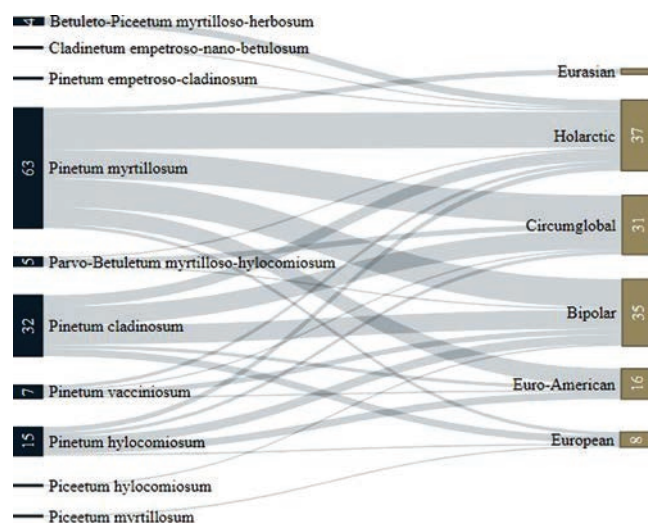


Fig. 9. Sankey diagram of relationships of coenotic preferences of fungi with their distribution pattern. The coenotic preferences of fungi is shown in the left column, the relation of individual coenotic preferences to the general geographical distribution of fungi is shown in the right column. For groupings containing one or two species, the numbers are not indicated.

crisis of stems, which are then colonized by a wide range of saprotrophs.

Like in the taiga mycobiotas as a whole, white rot species are predominating (69.9%) among xylotrophs on juniper, although the percentage of species capable of causing brown rot is also quite high (21.5%), which is typical for conifers (Zmitrovich et al. 2007; Arefyev 2010). It should be noted, however, that the brown rot of juniper proceeds inactively and the integrity of the trunks and branches is maintained for some time; usually old plants penetrated by deep corrosive rot collapse from fracture in the area of root collar, while in wet forest types they remain standing, somewhat retained by moss carpets or *Lerchenfeldia flexuosa* curtains. The group of fungi that cause ancestral soft rot (8.6%) is also fairly representative – these are mainly species colonizing small wood debris associated with common juniper phytosphere.

Specialized juniper species gravitate to various parts of this plant: cambial zone (*Gymnosporangium* spp.), bark (*Lyomyces juniperi*, *Oxyporus millavensis*, *Peniophora junipericola*) as well as sapwood (*Amylostereum laevigatum*). The majority of juniper-associated species (Fig. 5) are widely represented on the main forest-forming arboreal plant genera of the taiga zone, as *Picea*, *Pinus*, *Abies*, *Larix*, *Populus*, *Betula*, *Alnus*, *Sorbus*, *Salix* as well as on species introduced or irradiant from the broadleaf forest zone (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, and their satellites).

Juniperus communis is a Holarctic species (recorded as an invasive in some tropical and Southern Hemisphere areas) (GBIF, 2022).

It seems therefore quite natural that Holarctic (28.1%) and bipolar (27.1%) species play an important

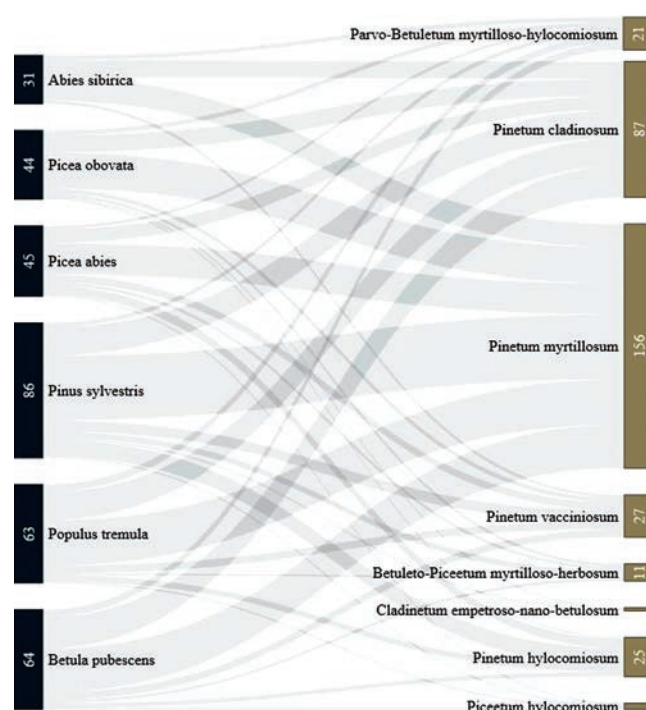


Fig. 10. Sankey diagram of relationships of the substrate (the main taiga stand-formers) and the coenotic preferences of juniper-associated basidiomycetes. In the left column is the number of species of basidiomycetes confined to tree species, in the right column – the number of fungi having a certain coenotic affinity for the above species of trees. For groupings containing one or two species, the numbers are not indicated.

role in the considered fungal list and that circumglobal species complexes have a significant presence as well. Basidiomycetes having more fine differentiation of their distribution areas within the Holarctic are also present in the composition of juniper-associated mycobiota. At the same time, there seems to be a natural representation of Eurasian species (3.1%), which optimum area is generally shifted to the cryo-xerophilic zones.

The ecological and phytocoenotic optimum of *J. communis* in the taiga belt is pine forests (at least this follows from the documented records of this species in GBIF database, 2022) in oligotrophic sandy soil conditions, having the dynamics after occasional fires, and lacked spruce renewal. This type corresponds to *Pinetum cladinosum* and pioneering communities preceding this type on the burnt areas. However, in the pine communities of *Pinetum myrtillosum* and *Pinetum hylociosum* types, which are the long-lived successive stages of *Piceetum myrtillosum*, *J. communis* plays a rather prominent role in the structure of the phytocenoses till the stage of spruce and pine trees crown closure. Most species of basidiomycetes (45) were noted on common juniper in *Pinetum myrtillosum*. These are sufficiently moist forests, the hydrothermal regime of which is suitable for the development of many fungal species. Together with *Pinetum hylociosum* (10 species), they give almost half of the species list of juniper-associated

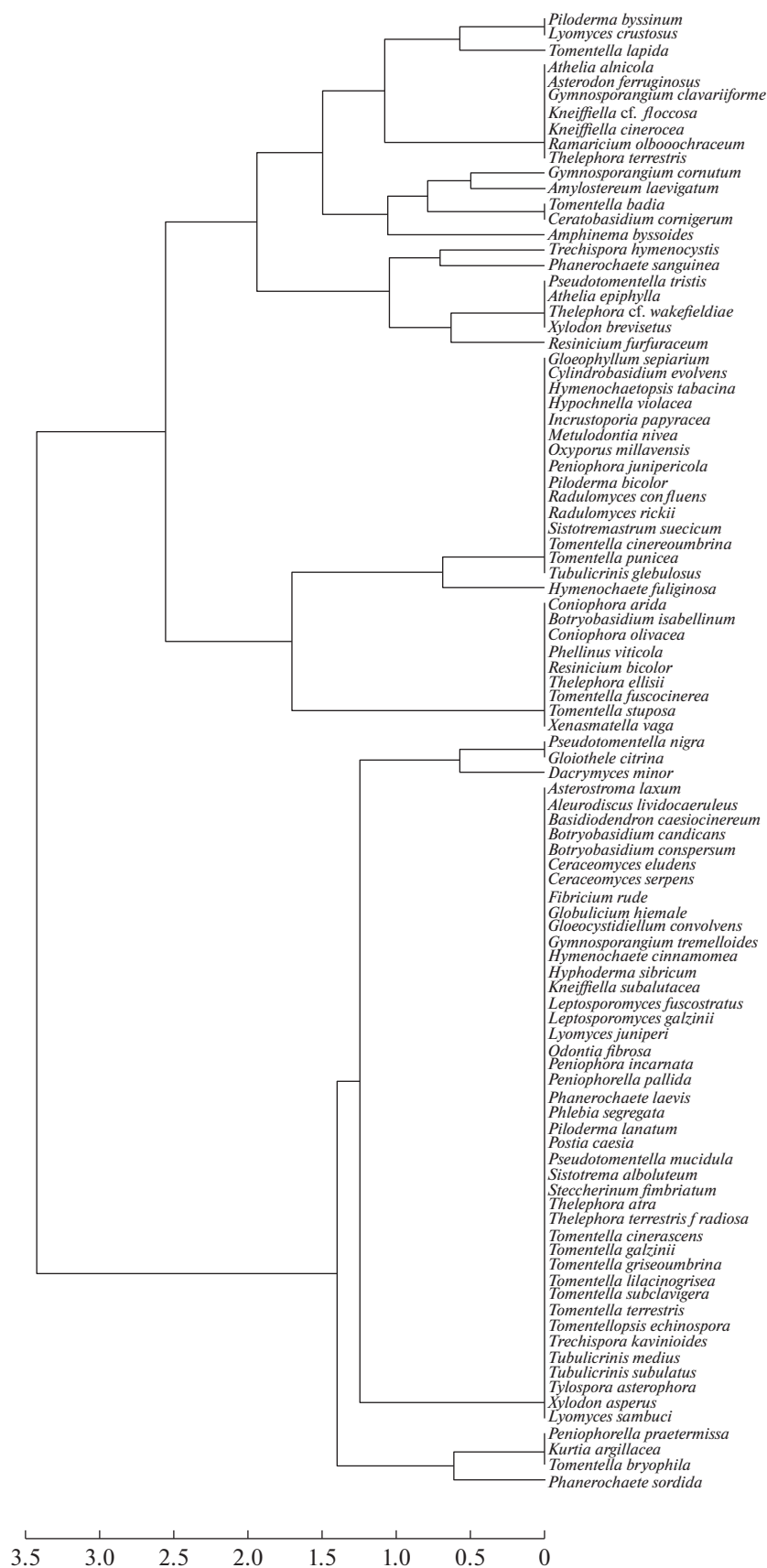


Fig. 11. Dendrogram of similarity of juniper-associated basidiomycete species by ecological-phytocoenotic preferences (scale bar shows Euclidean distance).

basidiomycetes identified in the taiga zone. The drier types are *Pinetum cladinosum* (31 species), *Pinetum vacciniosum* (6 species), *Parvo-Betuletum myrtilloso-herbosum* (5 species), *Betuleto-Piceetum myrtilloso-herbosum* (4 species), *Pinetum empetroso-cladinosum* (1 species), and *Cladinetum empetroso-nano-betulosum* (1 species), which add fewer species, but they are more characteristic of the portrait of the juniper-associated mycobiota, corresponding to fungal associations such as *Bankero-Amyloporietum* and *Suillo bovinis-Amylostereum laevigatidis* (Zmitrovich, 2011). Thus, *Peniophora junipericola* is found on juniper predominantly in open pine forests, and only on shores of sea or large lakes (Sell et al., 2011; Ezhov, Zmitrovich, 2017).

Correspondence between coenotic preferences of basidiomycete species and their general geographical distribution (Fig. 8) shows that the greatest number of Holarctic species is confined to *Pinetum myrtillosum*, circumglobal species are distributed uniformly in wet (*Pinetum myrtillosum*), dry (*Pinetum cladinosum*), and cryotic (*Parvo-Betuletum myrtilloso-hylocomiosum*) types, whereas bipolar, European, and Euro-American species have fairly diverse coenotic spectra. There is no doubt that dry and cryotic highland habitats involving pine and juniper are peculiar guides of taiga species complexes to warmer pine and juniper communities in the Southern Hemisphere.

The revealed relationships between a spectrum of substrata and a coenotic preferences of juniper-associated basidiomycetes show that most of the basidiomycetes can colonize the main stand-formers of the taiga zone in a wide range of ecological-coenotic conditions, that is, they have a wide environmental plasticity. At the same time, there are two main complexes among juniper-associated basidiomycetes (Fig. 10), according to their ecological-phytocoenotic preferences, corresponding to: 1) dry conditions (*Pinetum cladinosum*: *Gloeophyllum sepiarium* – *Tubulicrinis glebulosus*), which in terms of coenogeography represents the binding complex with those of the Southern Hemisphere pine forests, and 2) moderately humid conditions (*Pinetum myrtillosum*: *Asterostroma laxum* – *Lyomyces sambuci*), which in terms of coenogeography represents the core of the taiga juniper-associated mycobiota.

The similarity of phytocoenoses of Eastern European taiga forests in respect of species composition of juniper-associated basidiomycetes (Fig. 12) reflects a kind of “degenerate” species composition of open communities with the participation of juniper, the similarity of which is determined by few dominant basidiomycetes. The *Pinetum myrtillosum* – *Pinetum cladinosum* – *Pinetum hylocomiosum* – *Pinetum vacciniosum* series does not reflect any gradient of vegetation conditions, but rather the fact that most numerous groups of basidiomycetes are characteristic of *Pinetum myrtillosum* and *Pinetum cladinosum*, where the juniper is most abundant and its consortium is most developed.

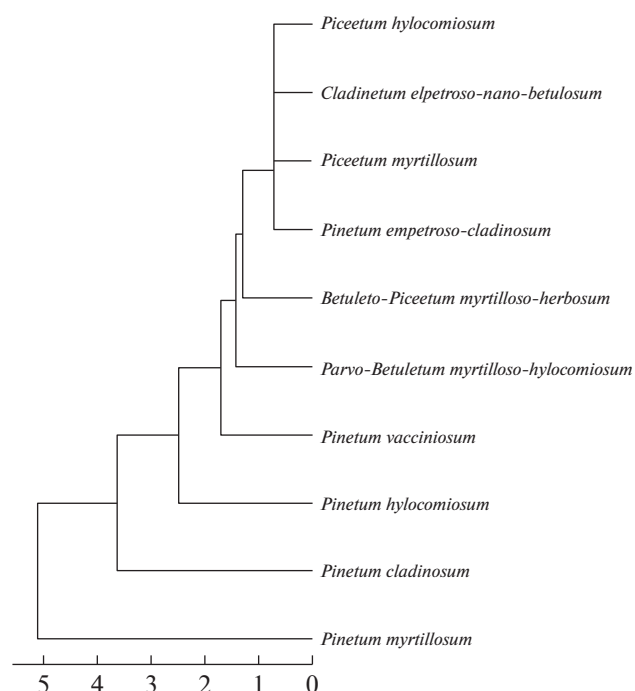


Fig. 12. Dendrogram of similarity of phytocoenoses types of Eastern European taiga forests by species composition of juniper-associated basidiomycetes (scale bar shows Euclidean distance).

It is necessary to note that our conclusions are based on boreal juniper-associated fungal diversity studies and in the case of addition of data from the Eastern Europe regions located to the center and east, where vast thickets of juniper develop on limestones in the south boreal and hemiboreal forests, then the results will change.

CONCLUSION

In general, we can conclude that the biota of basidiomycetes associated with juniper in Eastern European taiga forests is a heterogeneous and heterochronous formation, where it is possible to distinguish clearly a florogenetically ancient core of the species specialized on juniper, exhibiting in one way or other biotrophic properties, and several taiga sets of species (suites) connected with pine trees and their litter as well as with spruce-pine-leaved taiga mosaics and boreo-nemoral mosaics, typical to the Northern Hemisphere.

The work of O.N. Ezhov was carried out in framework of State Task “Study of patterns of space-time changes the forest ecosystems in the subarctic territories of the European North of Russia” (project no. 122011400384-2). The work of V.A. Dudka, S.V. Volobuev, E.F. Malysheva, and I.V. Zmitrovich was carried out within the framework of the State Task to the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (project no. 122011900033-4) and was partly supported by Russian Foundation for Basic Research (RFBR). The work of Yu.R. Khimich was carried out within the framework of the State Task (project no.

FMEZ-2022-0021) of the Institute of the Industrial Ecology Problems of the North of the Kola Science Center of RAS and partly within the project of RFBR (grant no. 18-05-00398 A). The work of A.V. Ruokolainen was carried out under state assignment to the Forest Research Institute of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences (FRI KARC RAS). The research of D.A. Kosolapov was carried out in accordance of the state assignment of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (project no. 122040600026-9).

REFERENCES

- Arefyev S.P. System analysis of biota of wood-destroying fungi. Nauka, Novosibirsk, 2010 (in Russ.).
- Arthur J.Ch. Manual of the rusts of United States and Canada. Purdue Research Foundation, Lafayette, 1934.
- Belomesyatseva D.B. The fungi in the consortium of common juniper in Belarus. Mycena. 2002. V. 2 (1). P. 4–16.
- Belomesyatseva D.B. Mycobiota of juniper consortium in Belarus. Pravo i ekonomika, Minsk, 2004 (in Russ.).
- Bernicchia A. Wood-inhabiting aphyllorphoraceous fungi on *Juniperus* spp. in Italy. Mycotaxon. 2000. V. 75. P. 241–256.
- Bourdot H., Galzin A. Hyménomycètes de France III. *Corticis: Corticium, Epithele, Asterostromella*. Bull. Trim. Soc. Mycol. France. 1911. V. 27 (2). P. 223–226.
- Bourdot H., Galzin A. Hyménomycètes de France IV. *Corticis: Vuilleminia, Aleurodiscus, Dendrothele, Gloeocystidium, Peniophora*. Bull. Trim. Soc. Mycol. France. 1913. V. 28. P. 349–409.
- Crowell I.H. The local distribution of the genus *Gymnosporangium*. Can. J. Res. 1940. V. 18. P. 469–488.
- Dietel P. Über einige auf Compositen vorkommende Rostpilze. Über das Vorkommen von zweierlei Teleutosporen bei der Gattung *Gymnosporangium*. Hedwigia. 1888. V. 27. P. 303–304.
- Eriksson J. *Peniophora* Cke sect. *Coloratae* Bourd. et Galz. A taxonomical study. Symb. Bot. Upsal. 1950. V. 10 (5). P. 1–76.
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe / With drawings by J. Eriksson. V. 5: *Mycoaciella* – *Phanerochaete*. Fungiflora, Oslo, 1978.
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe / With drawings by J. Eriksson. V. 6: *Phlebia*–*Sarcodontia*. Fungiflora, Oslo, 1981.
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe / With drawings by J. Eriksson. V. 7: *Schizopora*–*Suillosporium*. Fungiflora, Oslo, 1984.
- Eriksson J., Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe / With drawings by J. Eriksson. V. 2: *Aleurodiscus*–*Conferetobasidium*. Fungiflora, Oslo, 1973.
- Eriksson J., Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe / With drawings by J. Eriksson. V. 3: *Coronicium*–*Hypoderma*. Fungiflora, Oslo, 1975.
- Eriksson J., Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe / With drawings by J. Eriksson. V. 4: *Hyphodermella*–*Mycoacia*. Fungiflora, Oslo, 1976.
- Ezhov O.N., Zmitrovich I.V. Lignotrophic basidiomycetes of pioneering microsites of the taiga forests of the White Sea Region. Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Biologiya. 2017. V. 122 (6). P. 44–50.
- Fries E.M. Elenchus fungorum, sistens commentarium in Systema mycologicum V. 1. Mauritius, Gryphiswaldiae, 1828.
- GBIF. Global Biodiversity Information Facility. 2022. <https://www.gbif.org>. Accessed 22.06.2022.
- Hansen L., Knudsen H. (eds). Nordic macromycetes. V. 3: heterobasidioid, aphyllorphoroid and gastromycetoid basidiomycetes. Copenhagen, Nordsvamp, 1997.
- Hjortstam K., Larsson K.-H., Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe. V. 1: Introduction and keys. Fungiflora, Oslo, 1987.
- Hjortstam K., Larsson K.-H., Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe / With drawings by J. Eriksson. V. 8: *Phlebiella*; *Thanatephorus*–*Ypsilonidium*. Fungiflora, Oslo, 1988.
- Holm K., Holm L. Nordic junipericolous ascomycetes. Symb. Bot. Upsal. 1977. V. 21. P. 1–70.
- Index Fungorum. CABI Database. 2022. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 22.06.2022.
- Jülich W., Stalpers J.A. The resupinate non-poroid *Aphyllorphorales* of the temperate Northern Hemisphere. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford, N.Y., 1980.
- Karsten P.A. Mycologia Fennica. Pars tertia. *Basidiomycetes*. Bidr. Känned. Finl. Natur och Folk 1876. V. 25. P. 1–377.
- Karsten P.A. Enumeratio *Boletinearum*, *Polyporearum*, *Hydnearum*, *Thelephorearum* et *Clavariarum* Fennicarum systemate novo dispositarum. Rev. Mycol. 1881. V. 3 (9). P. 16–19.
- Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C. et al. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 9th edition. Oxford Univ. Press, N.Y. etc., 2001.
- Köljalg U. *Tomentella* (*Basidiomycota*) and related genera in temperate Eurasia. Fungiflora, Oslo, 1996.
- Kucherov I.B. Green-mosses (blueberry) pine forests of the middle and northern taiga of European Russia: a review of coenotic diversity. Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya Biogeografiya 2014. V. 2. P. 14–26 (in Russ.).
- Lammers H., van Hooff H., Boudewijns T. et al. Jeneverbes, een bikkel! Coolia. 2016. V. 59 (1). P. 1–10.
- Lashchenkova A.N. Pine forests. In: Productive forces of the Komi ASSR: 126–156. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 1954 (in Russ.).
- Leppik E. Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. 2. *Gymnosporangium*. Mycologia. 1956. V. 48 (5). P. 637–654.
- Linnaeus C. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. V. 2. Holmie, Laurentii. Salvil., 1753.
- Martsinkevich G.I., Klitsunova N.K., Schastnaya I.I. et al. Physiographic division of Belarus in European digital system of division. Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 2. 2001. V. 1. P. 85–90 (in Russ.).
- Nagy L.G., Riley R., Tritt A. et al. Comparative genomics of early-diverging mushroom-forming fungi provides insights into the origins of lignocellulose decay capabilities. Molec. Biol. Evol. 2015. V. 334. P. 959–970. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv337>
- Ogureeva G.N. (ed.) Zones and types of zonality of the vegetation of Russia and adjacent territories (Series of the maps of nature for high school). Ekor, Moscow, 1999 (in Russ.).
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M. et al. Vegan: community ecology package. R package version 2.5-1. 2018.

- <https://CRAN.R-project.org/package/vegan>. Accessed 09.09.2022.
- Paradis E., Claude J., Strimmer K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*. 2004. V. 20. 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Parmasto E. *Conspectus systematis Corticiacearum*. Institutum zoologicum et botanicum Academiae scientiarum R.P.S.S, Tartu, 1968.
- Persoon Ch.H. Neuer Versuch einer systematischen Eintheilung der Schwämme. *Neues Mag. Bot.* 1794. V. 1. P. 63–128.
- R Core. Team R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. 2022. <http://www.R-project.org>. Accessed 11.09.2022.
- R Packages. 2022. Available from <https://rpkgs.datanova.com>. Accessed 11.09.2022.
- RStudio Team. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston. 2022. Available from <http://www.rstudio.com/Saleh-Rastin>. Accessed 11.09.2022.
- Ryvarden L., Gilbertson R.L. European Polypores, Pt 1. *Abortiporus–Lindtneria*. *Synopsis Fung.* V. 6. Oslo, Fungiflora, 1993.
- Ryvarden L., Gilbertson R.L. European Polypores, Pt 2. *Meripilus–Tyromyces*. *Synopsis Fung.* V. 7. Oslo, Fungiflora, 1994.
- Ryvarden L., Melo I. Poroid fungi of Europe / with photos by T. Niemelä and drawings by I. Melo and T. Niemelä. *Synopsis Fung.* V. 31. Fungiflora, Oslo, 2014.
- Ryvarden L., Melo I. Poroid fungi of Europe / with photos by T. Niemelä and drawings by I. Melo and T. Niemelä. *Synopsis Fung.* V. 37. Fungiflora, Oslo, 2017.
- Sankey Diagram Generator. 2022. <http://sankey-diagram-generator.acquireprocure.com>. Accessed 11.09.2022.
- Sávulescu T. *Monografia Uredinalelor din Republica Populara Romana*. 2. Editura Academiei Republicii Populare Romane, Bucuresti, 1953.
- Scales 1.0.0. 2022. <https://scales.r-lib.org>. Accessed 11.09.2022.
- Sell I., Kotiranta H. Diversity and distribution of aphylloroid fungi growing on common juniper (*Juniperus communis* L.) in Estonia. *Folia Cryptogamica Estonica*. 2011. V. 48. P. 73–84.
- Sell I., Kotiranta H., Kaart T. Habitat requirements of *Peniophora junipericola* (Basidiomycota, Russulales). *Ann. Bot. Fennici*. 2011. V. 48. P. 232–236. <https://doi.org/10.5735/085.048.0303>
- Sokolov S.Ya., Svyazeva O.A. *Geography of trees of USSR*. Nauka, Moscow, Leningrad, 1965 (in Russ.).
- Sukachev V.N. *Guide to the study of forest types*. 3rd ed. Moscow, Selkhozgiz, 1931 (in Russ.).
- Sydow P., Sydow H. *Monographia Uredinearum*. I–IV. Leipzig, Borntraeger, 1902–1924.
- Tolmachev A.I. *Introductory plant geography*. Leningrad, 1974 (in Russ.).
- Transhel V.G. *Outline of rust fungi of USSR*. Acad. Sci. USSR publ. house, Moscow, Leningrad, 1939.
- Tsinzerling Yu.D. *Geography of the vegetation cover of the northwest of the European part of the USSR*. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Leningrad, 1932 (in Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. Lichen and lichen-green-moss pine forests of Eastern Europe. *Botanicheskiy zhurnal*. 2010. V. 95 (5). P. 601–617 (in Russ.).
- Volobuev S.V., Ivanushenko Yu.Yu. Aphylloroid fungi (Basidiomycota) on juniper on the Gunib Plateau, inner-mountain Dagestan. *Czech Mycology*. 2020. V. 72 (1). P. 83–93.
- Vries B.W.L. Some new corticioid fungi. *Mycotaxon*. 1987. V. 28 (1). P. 77–90.
- Wickham H. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, N.Y., 2009.
- Zmitrovich I.V. *Definitorium fungorum Rossicum. Aphylloroidales*. 3. *Atheliaceae* et *Amylocorticiaceae*. Nauka, St. Petersburg, 2008 (in Russ.).
- Zmitrovich I.V. The middle taiga of the Karelian Isthmus: zonal, intrazonal and extrazonal phenomena. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2011. № 12. P. 54–76 (in Russ.).
- Zmitrovich I.V., Psurtseva N.V., Belova N.V. Evolutionary-taxonomic aspects of the search and study of lignin-destrorying fungi – active producers of oxidative enzymes. *Mikologiya i fitopatologiya* 2007. V. 41 (1). P. 57–78 (in Russ.).
- Zmitrovich I.V., Shchepin O.N., Malysheva V.F. et al. Basidiome reduction in litter-inhabiting *Thelephorales* in boreal forest environments: morphological and molecular evidence. *Current Res. Environm. Appl. Mycol*. 2018. V. 8 (3). P. 360–371. <https://doi.org/10.5943/cream/8/3/7>
- Zmitrovich I.V., Wasser S.P., Tura D. Wood-inhabiting fungi. In: *Fungi from different substrates* / J.K. Misra etc. (eds). CRC Press, Taylor and Francis group, N.Y., 2015. P. 17–74.
- Арефьев С.П. (Arefyev) Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск: Наука, 2010. 407 с.
- Беломесяцева Д.Б. (Belomesyatseva) Микобиота в консорции можжевельника в Беларуси. Минск: Право и экономика, 2004. 235 с.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В. (Vasilevich, Bibikova) Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосняки Восточной Европы // *Ботанический журнал*. 2010. Т. 95. № 5. С. 601–617.
- Змитрович И.В. (Zmitrovich) Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые; Вып. 3. Семейства ателиевые и амилокортициевые. СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 278 с.
- Змитрович И.В. (Zmitrovich) Средняя тайга Карельского перешейка: зональные, интразональные и экстразональные явления // *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. 2011. № 12. С. 54–76.
- Змитрович И.В., Псурцева Н.В., Белова Н.В. (Zmitrovich et al.) Эволюционно-таксономические аспекты поиска и изучения лигнинаразрушающих грибов – активных продуцентов окислительных ферментов // *Микология и фитопатология*. 2007. Т. 41. № 1. С. 57–78.
- Кучеров И.Б. (Kuchеров) Зеленомошные (черничные) сосняки средней и северной тайги Европейской России: обзор ценоотического разнообразия // *Тр. Карельского научного центра РАН. Серия Биогеография* 2014. Т. 2. С. 14–26.
- Лашченкова А.Н. (Lashchenkova) Сосновые леса // *Производительные силы Коми АССР*. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 126–156.
- Марцинкевич Г.И., Клищанова Н.К., Счастливая И.И. и др. (Martsinkevich et al.) Физико-географическое районирование Беларуси в европейской десятичной си-

- стеме // Вестник Белорусского государственного университета. Серия 2. 2001. Т. 1. С. 85–90.
- Огуреева Г.Н. (ред.) (Ogureeva) Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Москва: Экор, 1999.
- Соколов С.Я., Связева О.А. (Sokolov, Svyazeva) География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 265 с.
- Сукачев В.Н. (Sukachev) Руководство к исследованию типов леса. 3-е изд. М.: Сельхозгиз, 1931. 328 с.
- Толмачев А.И. (Tolmachev) Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
- Траншель В.Г. Обзор ржавчинных грибов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 426 с.
- Цинзерлинг Ю.Д. (Tsinzerling) География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 328 с.

Деревообитающие базидиомицеты, ассоциированные с можжевельником в бореальных лесах Восточной Европы (Республика Беларусь, европейская часть России)

О. Н. Ежов^{a, #}, Д. Б. Беломесяцева^{b, ##}, В. А. Дудка^{c, ###}, Е. О. Юрченко^{d, ####}, Ю. Р. Химич^{e, #####},
С. В. Волобуев^{c, #####}, А. В. Руоколайнен^{f, #####}, Е. Ф. Малышева^{c, #####},
Д. А. Косолапов^{g, #####}, И. В. Змитрович^{c, #####}

^aФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лаверова УрО РАН,
Архангельск, Россия

^bИнститут экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь

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

^dБелостокский технологический университет, Белосток, Польша

^eИнститут проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН, Апатиты, Россия

^fИнститут леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

^gИнститут биологии Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар, Россия

[#]e-mail: olegezhik@gmail.com

^{##}e-mail: dasha_belom@yahoo.com

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

^{####}e-mail: eugene.o.yurchenko@gmail.com

^{#####}e-mail: ukhim@inbox.ru

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

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

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

^{#####}e-mail: kosolapov@ib.komisc.ru

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

Работа посвящена изучению экологии и биоразнообразия базидиомицетов, ассоциированных с можжевельником обыкновенным (*Juniperus communis*) в пределах подтаежной зоны Республики Беларусь, а также ряда таежных регионов европейской части России, а именно Ленинградской обл., Республики Карелия, Республики Коми, Архангельской обл., Мурманской обл. Таежная зона представляет эколого-ценотический оптимум можжевельника обыкновенного и здесь предполагается выявление наиболее широкого спектра его грибных консортов. Всего в ассоциации с *J. communis* в бореальных районах Республики Беларусь и европейской части России зарегистрировано 96 видов деревообитающих базидиомицетов, ассоциированных как с мертвой, так и с живой древесиной. Выявленные виды относятся к классам *Pucciniomycetes* (*Pucciniales*, три вида), *Dacrymycetes* (*Dacrymycetales*, один вид) и *Agaricomycetes* (*Agaricales*, *Atheliales*, *Auriculariales*, *Boletales*, *Cantharellales*, *Gloeophyllales*, *Gomphales*, *Hymenochaetales*, *Polyporales*, *Russulales*, *Thelephorales*, *Trechisporales*, 92 вида). Представлен аннотированный список, включающий информацию о субстратном спектре каждого выявленного на можжевельнике вида. Экологические и географические предпочтения базидиомицетов и сила их связи с можжевельником проанализированы методами тепловой карты, кластеризации и Sankey-диаграмм. Рассмотрены различные типы гнили, вызываемые базидиомицетами, ассоциированными с можжевельником. Проанализирована картина глобального распространения рассмотренных видов. Показано, что биота базидиомицетов, ассоциированных с можжевельником в таежных лесах Восточной Европы, представляет собой гетерогенное и гетерохронное образование, в котором можно отчетливо выделить флорогенетически древнее ядро специализированных на можжевельнике видов, проявляющих в той или иной мере биотрофные свойства, а также несколько комплексов (свит), связанных с сосной и сосновым детритом, елово-сосновыми таежными мозаиками и бореонеморальными лесными мозаиками, характерными для Северного полушария.

Ключевые слова: биоразнообразие, видовой состав деревообитающих грибов, субстратные спектры грибов, ценотические преферендумы, *Gymnosporangium*, *Pinetum*

***MORGANELLA FIMBRIATA* (LYCOPERDACEAE, AGARICOMYCETES), A NEW SPECIES FROM CAMEROON**

© 2023 Yu. A. Rebriev

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

e-mail: rebriev@yandex.ru

Received July 15, 2022; revised August 20, 2022; accepted November 4, 2022

Morganella fimbriata, a new puffball species, is described. The main diagnostic features are: cellular subgleba, exoperidium with spines which leave an areolate pattern on endoperidium after they fall off, and fimbriate stoma. Comparison with the morphologically closed species as well as ITS rDNA phylogenetic tree are presented.

Keywords: Agaricaceae, biodiversity, fungi, gasteromycetes, ITS nrDNA, *Lycoperdon*, molecular genetic identification, *Morganella*, puffballs

DOI: 10.31857/S0026364823010117, **EDN:** HRXMAN

INTRODUCTION

The genus *Morganella* was described by Zeller with the one species *Morganella mexicana* Zeller (1948). Later *Morganella* was amended by Kreisel and Dring (1967), with segregation several species from *Lycoperdon* Pers. The main distinguishing features are: small basidiomes with compact or chambered subgleba (perhaps lacking in some species), without a diaphragm; mature gleba without capillitium but with abundant paracapillitium; spores globose to broadly ovoid, verruculose to spinulose. The type species is *M. mexicana*, a synonym of *Lycoperdon fuligineum* Berk. et M.A. Curtis (Kreisel, Dring, 1967). Most of the species of *Morganella* are growing on dead wood, except *Morganella stercoraria* P. Ponce de León described as growing on cow dung and *M. arenicola* Alfredo et Baseia often found on sandy soil. The *Morganella* species are distributed mostly in tropical and subtropical regions. According to the Index Fungorum database (2022) there are approximately 20 species are known without synonyms.

Lycoperdon sulcatostomum (C.R. Alves et Cortez) Baseia, Alfredo et M.P. Martín described as *Morganella sulcatostoma* C.R. Alves et Cortez has strike features such as sulcate peristome, exoperidium detaching as large plates in maturity like in *Lycoperdon marginatum* Vittad. (Alves, Cortez, 2013). As pointed in Alfredo et al. (2017), the capillitium is present together with the paracapillitium. On the phylogenetic tree this species did not group in any of the subgenera of *Lycoperdon* s.l., described by Larsson and Jeppson (2008) and probably is a member of undescribed genus.

Using the morphological and molecular genetics methods new subgenus *Apioperdon* was described in *Morganella* (Krüger, Kreisel, 2003). *L. pyriforme* Schaeff. has been transferred from the genus *Lycoperdon* as a type species and new combination *Morganella*

pyriformis (Schaeff.) Kreisel et D. Krüger was proposed. But this species is characterized by the presence of non-pitted capillitium along with paracapillitium and a number of other morphological features that distinguish it from *Morganella*. It was shown that *Lycoperdon pyriforme* has isolated position in *Lycoperdon* on *Lycoperdaceae* phylogenetic tree (Larsson, Jeppson, 2008; Bates et al., 2009). Based on this facts *Apioperdon* delimited as independent genus (Vizzini, Ercole, 2017).

Phylogenetic analysis based on ITS and LSU nrDNA sequences showed that *Morganella* species are formed a weakly supported subclade in a *Lycoperdon* s.l. clade (Larsson, Jeppson, 2008; Bates et al., 2009; Alfredo et al., 2017). Taking a broad concept of the genus *Lycoperdon*, the *Morganella* (as well as *Apioperdon*, *Bovistella*, *Vascellum*) were accepted as subgenera in *Lycoperdon* s.l. (Larsson, Jeppson, 2008). According to modern views, it is possible to restore genus *Morganella* as independent genus (Wijayawardene et al., 2020).

In the course of the exchange of gasteroid basidiomycetes specimens between the Fungarium of the Royal Botanic Gardens Kew (K) and the Yu. Rebriev personal collection, several specimens were obtained. One of them was collected by P.J. Roberts in Korup National Park (Cameroon) and primarily labelled as *L. fuligineum* (cf.) Berk. et M.A. Curtis. On the basis of absence of the capillitium and lignicolous habitat this specimen was identified by me as *Morganella* sp. *L. fuligineum* is a synonym of *Morganella fuliginea* (Berk. et M.A. Curtis) Kreisel et Dring and characterized by very small or almost lacking compact subgleba and spinulose basidiospores (Kreisel, Dring, 1967) while our specimen has cellular subgleba and finely verruculose basidiospores. Using the phylogenetic analysis, it was shown that the ITS original sequence is quite far from those available in the GenBank database.

The combination of morphological and molecular data made it possible to conclude that the studied specimen belongs to a new to science species.

MATERIALS AND METHODS

Morphology. The type material is deposited in the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences herbarium (LE). The examination of microstructures under the light microscope Mikmed-6 was made after boiling for a short time in lactophenol cotton blue. Scanning electronic microphotographs were taken using the Carl Zeiss EVO-40 XVP in the South Science Center of the Russian Academy of Sciences Center of Collective Use (no. 501994). Microscopic measurements were made by means of the specialized program Scandium 5.0. Light microphotographs as well as fruitbody photographs were taken using equipment of the Core Facility Center "Cell and Molecular Technologies in Plant Science" at the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (BIN RAS).

Phylogenetic analysis. Genomic DNAs were isolated using CTAB method (Doyle, Doyle, 1987). ITS regions were PCR amplified and sequenced using primer pair ITS1F and ITS4 (White et al., 1990; Gardes, Bruns, 1993). The programs used for PCR amplifications are as following: pre-denaturation at 94°C for 5 min, then followed by 35 cycles of denaturation at 94°C for 30 s, annealing at 53°C for 50 s and elongation at 72°C for 50 s, followed by a final elongation at 72°C for 8 min. PCR products were cleaned and sequenced in the BIN RAS.

50 ITS sequences, including one newly generated from type specimen of *Morganella fimbriata*, were used (Table 1). *Disciseda* spp. were chosen as the outgroup taxa. All ITS sequences were aligned using the MAFFT on-line server, setting the Q-INS-i strategy (Katoh et al., 2019), and manually adjusted with MEGA 11 (Tamura et al., 2021). Phylogenetic differences were measured using BLAST (2022).

The ITS rDNA phylogenetic tree (Fig. 1) was obtained using MrBayes v. 3.2.1 (Ronquist et al., 2012) using the GTR + I + G model with 1.5 M. The best tree was visualized in FigTree v. 1.2.3 and edited in Adobe Illustrator CS5 (Fig. 1).

RESULTS

Our molecular data based on ITS sequences (Fig. 1) showed that the genus *Morganella* formed own clade (PP = 0.96). These data are inconsistent with previous phylogenetic reconstructions of the *Lycoperdaceae* (Larsson, Jeppson, 2008; Alfredo et al., 2017; Rebriev et al., 2020).

Taxonomy

Morganella fimbriata Rebriev sp. nov. (Fig. 2).

MycoBank no.: MB 844813

Diagnosis. Stoma dentate-fimbriate; exoperidium of slender spines up to 0.5–1.5 mm, clustered in stellate groups and leaving an inconspicuous reticulate pattern on the endoperidium when drop; subgleba cellular; basidiospores globose, 2.9–3.4 µm, punctate to almost smooth under the LM, often with a pedicel up to 5–7 µm.

Description. *Basidiomes* turbinate to pyriform, 10–15 mm high and 11–16 mm diam. *Stoma* wide, dentate-fimbriate, covered by a thin hyaline layer which can become detached in maturity. *Exoperidium* of dark-brown to cream-brown slender spines (up to 0.5–1.5 mm in upper part), clustering and joining at their tips forming stellate groups; finely granulose and echinulose in between; leaving at maturity an inconspicuous dark-brown reticulate pattern on the endoperidium when the spines drop. *Endoperidium* light greyish- to cream-brown. *Gleba* cream-brown. *Subgleba* white, prominent, cellular, occupying up to a third of the basidiome.

Basidiospores globose, pale brown, 2.9–3.4 µm, punctate to almost smooth under the LM and verruculose under the SEM, often with a pedicel up to 5–7 µm. *Capillitium* absent. *Paracapillitium* abundant, hyaline, incrustated, rarely bifurcated, 5–7 µm diam.

Holotype. Cameroon; South West Province, Korup National Park, trail from Mana Bridge to Transect P, N 5.20°, E 8.92°, on rotten wood, 05 04 1997, leg. P.J. Roberts (LE 253894; holotype). ITS sequence: GenBank MT250089.

Etymology. Name refers to the presence of a fimbriate stoma.

Habitat and distribution. The specimen was found on rotten wood in tropical forest, in a group of several basidiomes. Until now the known distribution is restricted to Central Africa, Cameroon.

DISCUSSION

On the basis of its small-size basidiomes, absence the capillitium and abundant the paracapillitium in combination with lignicolous habit the new species clearly refers to the genus *Morganella*.

Morphologically *M. fimbriata* is close to *M. compacta* (G. Cunn.) Kreisel et Dring, known from New Zealand (Cunningham, 1926), and *M. costaricensis* M.I. Morales, known from central and South America (Suárez, Wright, 1996), by showing a cellular subgleba and an areolate pattern on the endoperidium once the spines of the exoperidium have dropped in maturity. One else taxon from Africa named *Lycoperdon fuliginum* sensu Dring (Dring, Rayner, 1967) and described later as *Morganella afra* Kreisel et Dring (Kreisel, Dring, 1967) has minutely chambered subgleba, minutely granular exoperidium and minutely asperulate to short-spined basidiospores. However, *M. fimbriata* is distinct from all known species of *Morganella* in having a fimbriate stoma. The comparison of discussed species is presented in Table 2.

Based on ITS nrDNA phylogenetic analyses, *M. fimbriata* is far from all sequenced taxa. The sequence of the new species differed from nearest *M. puiggarii* KX064241 by 11%, where 46 substitutions, four 1 bp insertions and 4 deletions (two 1bp, one 2bp and one 3bp).

Morganella clade has a good support in a *Lycoperdon* s.l. clade (PP = 0.96) (Fig. 1). This contradicts

Table 1. Taxa, vouchers, locations, and GenBank accession numbers of DNA sequences used in the study

Taxon	ID (Specimen)	Country	GB no. ITS	Reference
<i>Apioperdon pyriforme</i> (Schaeff.) Vizzini	YuR1858	Russia	MH628571	GenBank
<i>Bovista aestivalis</i> (Bonord.) Demoulin	YuR1600	Russia	MH628569	Rebriev et al. (2020)
<i>B. acuminata</i> (Bosc) Kreisel	YuR0946	" "	MH628567	" "
" "	YuR1993	" "	MH628573	" "
<i>B. furfuracea</i> Pers.	MJ5435	Sweden	DQ112622	Larsson, Jeppson (2008)
<i>B. nigrescens</i> Pers.	S&JJ980905	" "	DQ112612	" "
<i>B. plumbea</i> Pers.	NYGD01	Pakistan	JX183694	Yousaf et al. (2013)
<i>Calvatia candida</i> (Rostk.) Hollós	MJ3514	Hungary	DQ112624	Larsson, Jeppson (2008)
<i>Disciseda candida</i> (Schwein.) Lloyd	STB304	USA	EU833654	Bates et al. (2009)
<i>D. hyalothrix</i> (Cooke et Masee) Hollós	NSK1014099	Russia	MN151399	Vlasenko et al. (2020)
<i>Lycoperdon allostipitatum</i> (Baseia et Alfredo) Baseia, Alfredo et M.P. Martín	UFRN-Fungos2249	Brazil	KU958361	Alfredo et al. (2017)
<i>L. allostipitatum</i> *	INPA239563	" "	KU958363	" "
<i>L. arenicola</i> (Alfredo et Baseia) Baseia, Alfredo et M.P. Martín*	UFRN-Fungos1006	" "	KU958303	" "
" "	UFRN-Fungos655	" "	KU958307	" "
<i>L. echinatum</i> Pers.	MJ6498	Sweden	DQ112578	Larsson, Jeppson (2008)
<i>L. fuligineum</i> Berk. et M.A. Curtis	UFRN-Fungos371	Brazil	KU958353	Alfredo et al. (2017)
" "	UFRN-Fungos1971	" "	KU958321	" "
" "	UFRN-Fungos1972	" "	KU958323	" "
" "	UFRN-Fungos2575	" "	KU958325	" "
" "	UFRN-Fungos2562	" "	KU958337	" "
<i>L. molle</i> Pers.	YuR2024	Russia	MH628574	Rebriev et al. (2020)
<i>L. nigrescens</i> Pers.	MJ5376	Sweden	DQ112577	Larsson, Jeppson (2008)
<i>L. nudum</i> (Alfredo et Baseia) Baseia, Alfredo et M.P. Martín	UFRN-Fungos1766	Brazil	KU958315	Alfredo et al. (2017)
<i>L. nudum</i> *	UFRN-Fungos1765	" "	KU958319	" "
<i>L. oblongatum</i> Accioly, Baseia et M.P. Martín *	UFRN-Fungos2570	" "	KU958355	" "
<i>L. perlatum</i> Pers.	YuR597	Russia	MH445551	Crous et al. (2019)
" "	MJ4684	Sweden	DQ112630	Larsson, Jeppson (2008)
<i>L. pratense</i> Pers.	YuR0554	Russia	MH445550	Crous et al. (2019)
" "	YuR1788	" "	MH445554	" "
<i>L. sulcatostomum</i> (C.R. Alves et Cortez) Baseia, Alfredo et M.P. Martín	ICN177032	Brazil	KU958373	Alfredo et al. (2017)
" "	ICN177033	" "	KU958369	" "
<i>Lycoperdon</i> sp. 1	CMU55-Ly1	Thailand	KC414581	GenBank
<i>Lycoperdon</i> sp. 2	HKAS 88251	China	MH311863	" "
<i>Morganella fimbriata</i>*	LE 253894	Cameroon	MT250089	Current study
<i>M. fuliginea</i> (Berk. et M.A. Curtis) Kreisel et Dring	TFB11275	Argentina	KY352656	GenBank
" "	TENN59070	Paraguay	AF485065	Krüger, Kreisel (2003)
" "	AMP051	Malaysia	KY777487	GenBank
<i>M. puiggarii</i> (Speg.) Kreisel et Dring	CMU-Mor3	Thailand	KX064241	Kumla et al. (2017)
<i>M. sosinii</i> Rebriev et Bulakh*	YR-2013	Russia	KC591769	Rebriev, Bulakh (2015)

Table 1. (Contd.)

Taxon	ID (Specimen)	Country	GB no. ITS	Reference
“ ”	YuR3730	“ ”	OP161223	Current study
“ ”	VLA19 09 97	“ ”	OP161221	“ ”
<i>M. subincarnata</i> (Peck) Kreisel et Dring	414	Germany	AJ237626	Krüger et al. (2001)
“ ”		USA	MN964264	GenBank
“ ”	TNS Kasuya B286	Japan	KF551244	Kasuya et al. (2013)
“ ”	R-83	Mexico	KR135347	GenBank
<i>Morganella</i> sp.	LE287320	Vietnam	OP161220	Current study
“ ”	YuR3049	“ ”	OP161222	“ ”
“ ”	YuR3054	Russia	OP161224	“ ”
<i>Vascellum curtisii</i> (Berk.) Kreisel	HIP1	USA	HQ235043	Miller et al. (2011)
<i>V. intermedium</i> A.H. Sm.	STB091	“ ”	EU833667	Bates et al. (2009)

Note. The new sequences are given in bold. Type specimens are marked with asterisk.

Table 2. The comparison of morphological characters used for the delimitation of *Morganella fimbriata* from similar species

Species	<i>Morganella fimbriata</i>	<i>M. afra</i>	<i>M. compacta</i>	<i>M. costaricensis</i>
Basidiome size	10–15 × 11–16 mm	10–25 mm	up to 4 mm	up to 12 mm
Stoma	dentate-fimbriate	torn	plane, torn, small	irregular
Exoperidium	slender spines up to 0.5–1.5 mm, clustered in stellate groups; leaving an inconspicuous reticulate pattern on the endoperidium when drop	minutely granular	spines 3–4 mm, surrounded by a ring of minute brown granules; leaving an conspicuous reticulate pattern on the endoperidium when spines drop	simple pyramidal or groups of spines up to 1 mm long
Basidiospores	globose, 2.9–3.4 µm diam., punctate to almost smooth, with pedicels up to 5–7 µm	globose, 3.5–4.5 µm, minutely asperulate to short-spined (to strongly echinulate in Dring, Rayner, 1967), with the stump of a pedicel	globose, 3.5–4.5 µm diam., asperulate, with caducous pedicels up to 5 µm	slightly ovate, 3.6–4.0 × 3.2–3.6 µm, smooth, with pedicels 5.4–12.6 µm
Paracapillitium	rarely bifurcated	undescribed	sparsely branched or simple	distinctly branched

other publications, where *Morganella* has a weak support (Larsson, Jeppson, 2008; Bates et al., 2009; Alfredo et al., 2017). However, *M. fimbriata* take a separate position on the tree. If we consider this taxon as a sister group, then the rest of the *Morganella* clade has very weak support (PP = 0.64).

It is highly probably that there are several genera mentioned as *Morganella* s.l. on the basis of morphology. The *Morganella* s.l. is divided into the few groups (Fig. 1). The subclade A has high support (PP = 0.99) and consist of type species *M. fuliginea* as well as *Lycoperdon nudum* (Alfredo et Baseia) Baseia, Alfredo et M.P. Martín, *L. allostipitatum* (Baseia et Alfredo) Baseia, Alfredo et M.P. Martín and one non-identified sequence KR135347. All these species are character-

ised by compact subgleba and respond to the sect. *Morganella* Ponce de León (1971). Another species are distributed among weakly supported subclades B (PP = 0.88), C (PP = 0.65) and singleton with the new species *Morganella fimbriata*. All of them are characterised by chambered subgleba and respond to the sect. *Subincarnata* Ponce de León (1971). However *Lycoperdon arenicola* (Alfredo et Baseia) Baseia, Alfredo et M.P. Martín characterized by growing on soil basidiomes with the capillitium what does not correspond to the classical understanding of *Morganella*.

Subclade B has many unidentified sequences named as “*Morganella* sp.” or “*Lycoperdon* sp.”. Some of them are undescribed taxa probably.

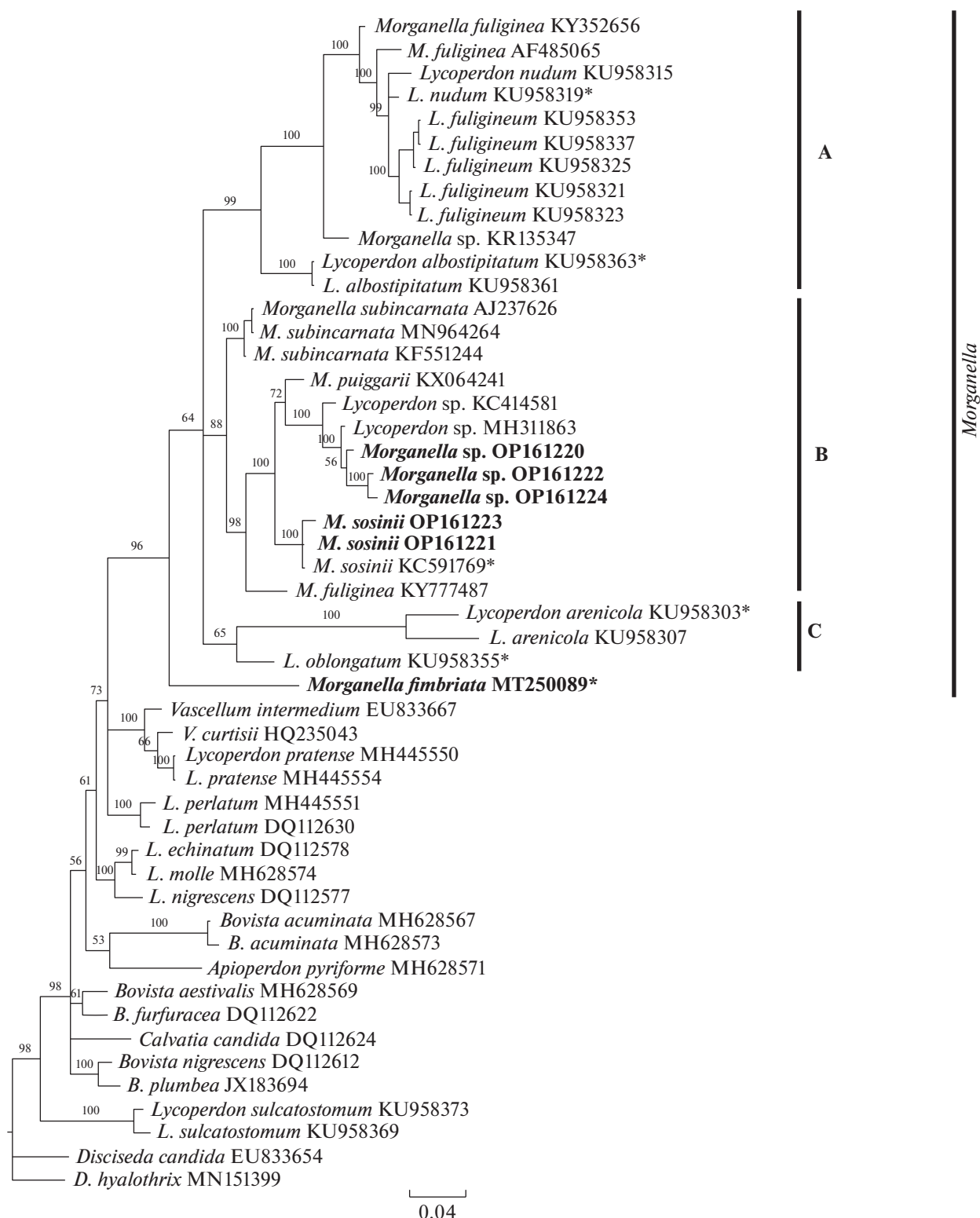


Fig. 1. ITS phylogenetic tree generated using MrBayes v. 3.2.6 under GTR + I + G model for 1.5 M generations. The GenBank accession numbers are indicated after each species name. Support values are indicated on the branches (posterior probabilities). The novel sequences is shown in bold text. Type specimens are pointed with asterisk.

It is notable that the sequences named as *Morganella fuliginea* are placed in two subclades of *Morganella* clade. In additional, type examination of *M. puiggarii*

clearly establishes its synonymy with *M. fuliginea* (Suárez, Wright, 1996). Sequence KX064241 named *M. puiggarii* is grouped with unidentified sequences.

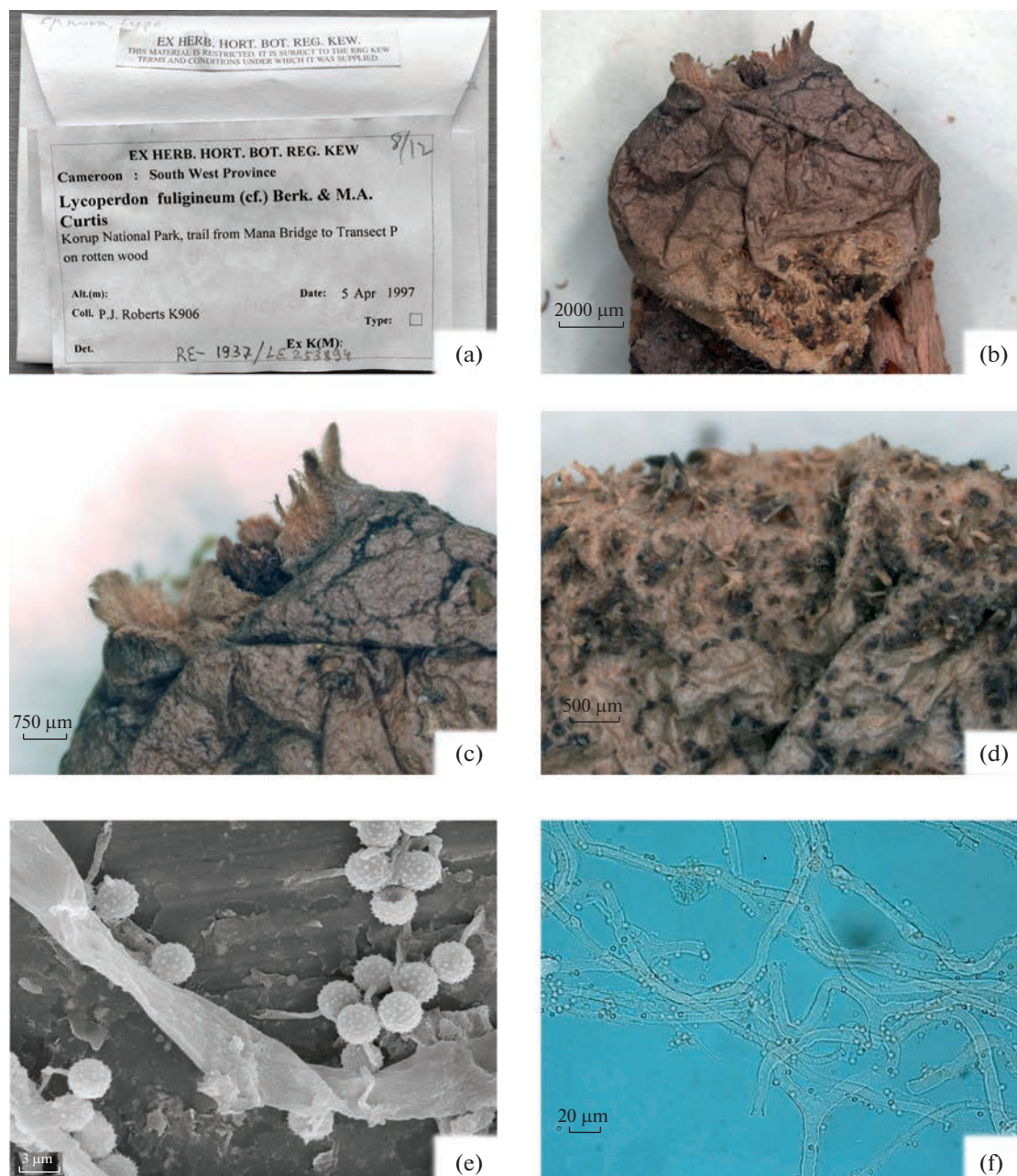


Fig. 2. *Morganella fimbriata*, holotype: a – the original envelope with the specimen received from the exchange fund of the Kew herbarium; b – matured basidiome; c – fimbriate stoma; d – spines of exoperidium and endoperidium with areolate pattern after spines falling, upper part of basidiome; e – pedicellate basidiospores and paracapillitium under SEM; f – basidiospores and paracapillitium under LM.

The vouchers sequences of the *M. fuliginea* KY777487 and *M. puiggarii* KX064241 origin is Malaysia and Thailand respectively. *M. fuliginea* areal is in the tropics and subtropics of North and South America (Ponce de León, 1971). So it is highly probably that vouchers discussed was misidentified. This confirms the importance of molecular genetic studies in clarifying the identification of doubtful specimens (Brock et al., 2009).

The study was carried out within the frame of government assignments for the South Science Center RAS (project no. 122020100332-8). We are very grateful to Dr.A. Nazarenko for preparing SEM photo. Thanks to Begoña Aguirre-Hudson, the Curator – Mycologist of the Royal Botanic Gardens Kew (UK), for scientific discussions and observations on related material housed in the Kew Fungarium. We thank the two reviewers for their constructive criticism and suggestions to improve our work.

REFERENCES

- Alfredo D.S., Baseia I.G., Accioly T. et al. Revision of species previously reported from Brazil under *Morganella*. Mycol. Progress. 2017. V. 16. P. 965–985. <https://doi.org/10.1007/s11557-017-1332-y>
- Alves C.R., Cortez V.G. *Morganella sulcatostoma* sp. nov. (Agaricales, Basidiomycota) from Paraná State, Brazil. Nova Hedwigia. 2013. V. 96 (3–4). P. 409–417.
- Bates S.T., Roberson R.W., Desjardin D.E. Arizona gasteroid fungi I: *Lycoperdaceae* (Agaricales, Basidiomycota). Fungal Diversity. 2009. V. 37. P. 153–207.
- BLAST. 2022. <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>. Accessed 21.05.2022.
- Brock P.M., Döring H., Bidartondo M.I. How to know unknown fungi: the role of a herbarium. New Phytologist. 2009. V. 181. P. 719–724. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02703.x>
- Crous P.W., Carnegie A.J., Wingfield M.J. et al. Fungal Planet description sheets: 868–950. Persoonia. 2019. V. 42. P. 868–950. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.42.11>
- Cunningham G.H. *Lycoperdaceae* of New Zealand. Trans. And Proc. New Zealand Inst. 1926. V. 57. P. 187–217.
- Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochemical Bulletin. 1987. V. 19. P. 11–15.
- Dring D.M., Rayner R.W. Some Gasteromycetes from eastern Africa. J. East. Africa Nat. Hist. Society and Natnl Museum. 1967. V. 36 (2). P. 4–46.
- Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with the enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rust. Molec. Ecol. 1993. V. 2. P. 113–118.
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2022. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 31.03.2022.
- Kasuya T., Uno K., Hosaka K. Additional records of *Lycoperdon ericaeum* (Basidiomycota, Agaricaceae) from Ibaraki Prefecture, Japan, with notes on its phylogenetic placement. Bulletin of the Ibaraki Nature Museum. 2013. V. 16. P. 43–49.
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. Briefings in Bioinformatics. 2019. V. 20. P. 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- Kreisel H., Dring D.M. An emendation of the genus *Morganella* Zeller (*Lycoperdaceae*). Feddes Repertorium. 1967. V. 74 (1–2). P. 109–122.
- Krüger D., Binder M., Fischer M. et al. The *Lycoperdales*. A molecular approach to the systematics of some gasteroid mushrooms. Mycologia. 2001. V. 93 (5). P. 947–957.
- Krüger D., Kreisel H. Proposing *Morganella* subgen. *Apioperdon* subgen. nov. for the puffball *Lycoperdon pyriforme*. Mycotaxon. 2003. V. 86. P. 169–177.
- Kumla J., Suwannarach N., Lumyong S. Two new records of puffballs in Thailand. Mycotaxon. 2017. V. 132 (1). P. 99–106. <https://doi.org/10.5248/132.99>
- Larsson E., Jeppson M. Phylogenetic relationships among species and genera of *Lycoperdaceae* based on ITS and LSU sequence data from north European taxa. Mycol. Res. 2008. V. 112. P. 4–22.
- Miller G.L., Grand L.F., Tredway L.P. Identification and distribution of fungi associated with fairy rings on golf putting greens. Plant Diseases. 2011. V. 95 (9). P. 1131–1138.
- Ponce de León P. Revision of the genus *Morganella* (*Lycoperdaceae*). Fieldiana Bot. 1971. V. 349 (3). P. 27–44.
- Rebriev Yu.A., Bulakh E.M. *Morganella sosinii* sp. nov. from the Russian Far East. Mikologiya i fitopatologiya. 2015. V. 49 (5). P. 293–296.
- Rebriev Yu.A., Ge Zai-Wei, Voronina E.Yu. et al. An annotated key to the *Bovista* (*Lycoperdaceae*, *Basidiomycota*) species in Russia. Phytotaxa. 2020. V. 464 (1). P. 1–28. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.464.1.1>
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Systematic Biology. 2012. V. 61. P. 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Suárez V.L., Wright J.E. South American *Gasteromycetes* V: the genus *Morganella*. Mycologia. 1996. V. 88 (4). P. 655–661.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. Molecular Biology and Evolution. 2021. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Yousaf N., Kreisel H.L., Khalid A.N. *Bovista himalaica* sp. nov. (Gasteroid fungi; *Basidiomycota*) from Pakistan. Mycological Progress. 2013. V. 12. P. 569–574.
- Vizzini A., Ercole E. Detecting the phylogenetic position of *Bovista acuminata* (Agaricales, *Basidiomycota*) by an ITS-LSU combined analysis: the new genus *Bryoperdon* and revisitation of *Lycoperdon* subgen. *Apioperdon*. Phytotaxa. 2017. V. 299 (1). P. 77–86. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.299.1.5>
- Vlasenko V.A., Rebriev Yu.A., Asbaganov S.V. et al. Morphological and molecular characteristics of *Disciseda hyalothrix* (*Gasteromycetes*) from Altai Mountains. Current Res. Environmental and Applied Mycology. 2020. V. 10 (1). P. 34–41. <https://doi.org/10.5943/cream/10/1/4>
- White T.J., Bruns T., Lee S.J.W.T. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR Protocols: A guide to methods and applications*. Academic Press, N.Y., 1990, pp. 315–322.
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T. et al. Outline of *Fungi* and fungus-like taxa. Mycosphere. 2020. V. 11 (1). P. 1060–1456. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8>
- Zeller S.M. Notes on certain *Gasteromycetes*, including two new orders. Mycologia. 1948. V. 40 (6). P. 639–668.

Morganella fimbriata* (Lycoperdaceae, Agaricomycetes) — новый вид из Камеруна*Ю. А. Ребриев^{а, #}**^аЮжный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия[#]e-mail: rebriev@yandex.ru

Публикуется описание нового вида дождевика *Morganella fimbriata*. Главными диагностическими признаками являются ячеистое стерильное основание (субглеба), экзоперидий с тонкими шипами до 0.5–1.5 мм в верхней части плодового тела, после опадения которых на поверхности эндоперидия остается сетчатый рисунок, и бахромчатое устье. Проведено сравнение нового вида с морфологически близкими таксонами, а также с использованием нуклеотидных последовательностей ITS рДНК построено филогенетическое древо.

Ключевые слова: биоразнообразие, грибы, гастеромицеты, ДНК, дождевики, молекулярно-генетические методы идентификации, *Agaricaceae*, ITS, *Lycoperdon*, *Morganella*

ПОТЕНЦИАЛ ПОЧВЕННЫХ АСКОМИЦЕТОВ К БИОДЕГРАДАЦИИ ДЛИННОЦЕПОЧЕЧНЫХ АЛКИЛФЕНОЛОВ

© 2023 г. И. Л. Кузикова^{1,*}, Н. Г. Медведева^{1,**}

¹“Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук” (СПб ФИЦ РАН), Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук, 197110 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: ilkuzikova@ya.ru

**e-mail: ngmedvedeva@gmail.com

Поступила в редакцию 17.04.2022 г.

После доработки 05.10.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

Из дерново-подзолистой суглинистой почвы (Ленинградская обл., Россия), контаминированной нонилфенолом, выделены 11 штаммов аскомицетов — деструкторов технического нонилфенола (НФ) и 4-трет-октилфенола (4-т-ОФ). Изоляты грибов способны осуществлять деструкцию НФ и 4-т-ОФ при высокой нагрузке (300 мг/л). Наиболее активный штамм *Fusarium solani* 8F обладает способностью деструктировать алкилфенолы (АФ) как в условиях кометаболизма, так и без дополнительных источников углерода и энергии. Убыль АФ осуществляется за счет процессов биодеструкции и/или биотрансформации исследуемым штаммом и в малой степени за счет сорбции клетками грибов. Период полураспада НФ и 4-т-ОФ в условиях кометаболизма составляет 3.5 и 6.4 ч, соответственно, а без дополнительных источников углерода и энергии 9 и 19.7 ч соответственно. Количество продукта перекисного окисления липидов — малонового диальдегида, равно как и содержание восстановленного глутатиона в процессе биодеструкции НФ и 4-т-ОФ в условиях кометаболизма возрастает в 1.7 и 2 раза, соответственно, по сравнению с контролем. Высокий уровень восстановленного глутатиона в клетках *F. solani* 8F может свидетельствовать об участии этого метаболита как в процессах биодеструкции АФ, так и в обеспечении устойчивости штамма к окислительному стрессу. Способность аскомицетного гриба *Fusarium solani* к биодеструкции НФ и 4-т-ОФ как в условиях кометаболизма, так и без дополнительных источников углерода и энергии показана впервые. Выявленный высокий потенциал почвенных аскомицетов к деструкции алкилфенолов может быть основой новых экологически безопасных биоремедиационных технологий очистки почв, природных и сточных вод, загрязненных гормоноподобными ксенобиотиками.

Ключевые слова: аскомицеты, восстановленный глутатион, деструкция, малоновый диальдегид, нонилфенол, окислительный стресс, октилфенол, *Fusarium solani*

DOI: 10.31857/S0026364823010087, **EDN:** HRHLUT

ВВЕДЕНИЕ

Длинноцепочечные алкилфенолы, такие как октил- и нонилфенолы, относятся к наиболее распространенным персистентным эндокринным деструкторам, обладающим эстрогенной активностью (Gingrich et al., 2020). Алкилфенолы образуются вследствие неполной биологической и абиотической трансформации соответствующих полиэтоксилатов — неионогенных поверхностно-активных веществ, широко применяемых в различных отраслях деятельности человека (Graca et al., 2016). Основным источником загрязнения окружающей среды алкилфенолами являются недостаточно очищенные промышленные и муниципальные сточные воды (Barber et al., 2015). Кроме того, использование сточных вод, регенерированных для вторичного использования в системах орошения

сельскохозяйственных угодий, а также применение осадков сточных вод в качестве нетрадиционных органоминеральных удобрений для сельского хозяйства (FAO, 2012; Jiang et al., 2019) усугубляют эту проблему. Благодаря высокой биоаккумуляционной способности, алкилфенолы накапливаются в живых организмах, оказывая негативное влияние, в первую очередь, на их эндокринную систему, вызывая канцерогенные, тератогенные, и мутагенные эффекты (Tabassum et al., 2017; Wang et al., 2018). Для устранения негативных последствий от загрязнения алкилфенолами чрезвычайно важна разработка высокоэффективных методов очистки окружающей среды от токсичных ксенобиотиков. Микробная деградация алкилфенолов как чистыми культурами бактерий (Watanabe et al., 2012; Kolvenbach, Corvini, 2012; Ma et al.,

2018; Bhandari et al., 2021) и грибов (Moon, Song, 2012; Catapane et al., 2013; Rajendran et al., 2016, 2017a, 2017b, 2020), так и микробными консорциумами донных осадков (Wang et al., 2014) и почвы (Liu et al., 2014) является наиболее эффективным, экологически безопасным подходом по их удалению по сравнению с известными физико-химическими методами утилизации алкилфенолов (фильтры с активированным углем, нанофильтрация, фотокаталитическое окисление, озонирование, обратный осмос) (Priac et al., 2017), которые обладают рядом недостатков, связанных в большинстве случаев с их высокой себестоимостью, низкой эффективностью удаления ксенобиотиков, а также с образованием более стойких и токсичных продуктов их распада. Большинство известных микроорганизмов-деструкторов алкилфенолов относится к бактериям (Watanabe et al., 2012; Kolvenbach, Corvini, 2012; Ma et al., 2018) и базидиальным грибам, продуцирующим лакказу и лигнин-пероксидазу, которые играют ключевую роль в биотрансформации ароматических ксенобиотиков (Wang et al., 2012; Catapane et al., 2013).

В последнее время наблюдается все возрастающий интерес к деградации алкилфенолов аскомицетными грибами (*Ascomycota*) в силу их доминирования в загрязненных объектах окружающей среды, высокой устойчивости к токсикантам и эффективности процессов их утилизации. Известные аскомицеты – деструкторы алкилфенолов родов *Aspergillus*, *Candida*, *Fusarium*, *Penicilium*, *Thielavia* и др. способны деструктировать нонил- и октилфенолы в концентрациях, не превышающих 100 мг/л (Krupiński et al., 2014; Rajendran et al., 2016, 2017a, 2017b, 2020; Kuzikova et al., 2018, 2020; Mtibaa et al., 2020). Большая часть изученных штаммов грибов осуществляет биодеструкцию в условиях кометаболизма и только для ограниченной части продемонстрирована способность утилизировать нонил- и октилфенолы как единственные источники углерода и энергии (Krupiński et al., 2014; Rajendran et al., 2016, 2017a, 2017b). Объем научных данных о возможности аскомицетных грибов, выделенных из загрязненных объектов окружающей среды, деструктировать нонил- и октилфенолы при высоких нагрузках как в условиях кометаболизма, так и без дополнительных источников углерода и энергии в настоящее время все еще остается фрагментарным.

Цель настоящего исследования состояла в выделении из контаминированной нонилфенолом дерново-подзолистой почвы (Ленинградская обл.), аскомицетов, способных к биодеструкции нонил- и 4-трет-октилфенола, а также в оценке эффективности биодегradации алкилфенолов штаммом *Fusarium solani* 8F.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Микромицеты выделяли из дерново-подзолистой суглинистой почвы [Eutric Albic Retisol (Abruptic, Loamic, Agric, Ochric)], отобранной с опытного поля Санкт-Петербургского государственного аграрного университета (СПбГАУ). В лабораторных условиях почву контаминировали нонилфенолом в дозе 300 мг/кг а.с.п. и инкубировали в течение трех месяцев при температуре $22 \pm 2^\circ\text{C}$. Выделение культур грибов из почвы осуществляли традиционным методом почвенных разведений с высевом на плотную питательную среду Чапека с 2% глюкозы, содержащую стрептомицин в дозе 100 мкг/мл для подавления роста бактериальных культур.

Идентификацию микромицетов проводили по культурально-морфологическим признакам с применением стандартных методов и определителей (Domsch, Gams, 1980; Samson, Reenen-Hoekstra, 1988) и с использованием молекулярных методов по секвенированию ITS региона ДНК. Выделение, амплификацию и секвенирование геномной ДНК грибов осуществляли в соответствии с ранее описанной процедурой (Kuzikova et al., 2017). Для амплификации ITS-региона грибов использовали праймеры: ITS1 – 5'TCCGTAAGGTGAACCTGCGG и ITS4 – 5'TCCTCCGCTTATTGATATGC. Определение нуклеотидной последовательности ПЦР-продуктов проводили на генетическом анализаторе ABI 3500xl (Applied Biosystems, США) в Вedomственной коллекции полезных микроорганизмов сельскохозяйственного назначения (ВКСМ, Санкт-Петербург). Поиск гомологичных последовательностей и идентификацию проводили с помощью базы данных GenBank (программа BLAST) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

В работе использовали технический нонилфенол (НФ) CAS: 84852-15-3 и 4-трет-октилфенол (4-т-ОФ) CAS: 140-66-9 производства Sigma-Aldrich, США.

Для получения посевного материала споровые суспензии с титром $1-2 \times 10^7$ кл./мл вносили в колбы объемом 250 мл с 50 мл жидкой среды Чапека с 2% глюкозы и инкубировали на инкубационном шейкере Certomat BS-1 при 230 об./мин при температуре $25 \pm 1^\circ\text{C}$ в течение двух суток. Для оценки способности штаммов к утилизации алкилфенолов посевной материал грибов в соотношении 1:9 вносили в колбы объемом 250 мл с 50 мл жидкой среды Чапека с 2% глюкозы (условия кометаболизма) и в колбы объемом 250 мл с 50 мл жидкой минеральной среды Чапека (без дополнительных источников углерода). Алкилфенолы вносили в питательную среду в виде растворов в этиловом спирте в концентрации 300 мг/л. Содержание этанола в контрольных вариантах (без содержания алкилфенолов) также, как и в опытных составляло 0.02% об. Абиотический контроль (без внесения культур) использовали для оценки убыли алкил-

фенолов в абиотических условиях. Культивирование штаммов осуществляли на инкубационном шейкере Certomat BS-1 в темноте при 230 об./мин и температуре $25 \pm 1^\circ\text{C}$. Время культивирования в зависимости от цели эксперимента составляло до 96 ч. Прирост биомассы грибов определяли весовым методом.

Экстракцию НФ и 4-т-ОФ из культуральных жидкостей и биомассы грибов и количественный анализ АФ проводили в соответствии с ранее описанной методикой (Kuzikova et al., 2017, 2018). АФ определяли методом ВЭЖХ на приборе “Hewlett-Packard” H 1090 с диодно-матричным детектором при длине волны 278 нм с разрешением 1.2 нм. Степень извлечения АФ составляла $98 \pm 1\%$, лимит детекции — 5 мкг/л.

Биодеградацию (БД) алкилфенолов рассчитывали как: $\text{БД}_{\text{АФ}} = 100 \times (C_{\text{исх.}} - C_t)/C_t$, где $C_{\text{исх.}}$ — исходное содержание АФ в культуральной жидкости, C_t — содержание АФ в культуральной жидкости через определенный промежуток времени.

Для оценки эффективности удаления АФ использовали кинетическую модель первого порядка (Rajendran et al., 2017a), которая представлена уравнением: $\ln(C_{\text{исх.}}/C_t) = kt$, где C_t — концентрация алкилфенола в момент времени t ; $C_{\text{исх.}}$ — исходная концентрация алкилфенола, мг/л; t — период деградации, сутки; k — константа скорости деградации, сут $^{-1}$. Период полураспада ($t_{1/2}$) АФ вычисляли в соответствии с уравнением: $t_{1/2} = 0.693/k$.

Общую активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия по методу Beyer, Fridovich (1987) с небольшой модификацией, как описано ранее (Kuzikova et al., 2017). Поглощение измеряли при 560 нм на УФ сканирующем спектрофотометре Genesys 10 (Thermo Spectronic, США). Результаты выражали в Е/г а.с.б.

Для определения содержания восстановленного глутатиона (ГЛУ) использовали модифицированный метод Gao и Tam (2011). Влажную биомассу грибов в количестве 200 мг растирали в 2 мл сульфосалициловой кислоты (5%) на ледяной бане, центрифугировали 10 мин при 6000 об./мин. К 0.5 мл супернатанта добавляли 0.6 мл реакционного буфера [2 мл Na-фосфатного буфера (0.1 М, рН 7.0), 0.1 мл ЭДТА (1 мМ), 0.04 мл 0.15%-й 5.5-дифенил-2-нитробензойной кислоты]. Продолжительность реакции — 2 мин, далее измеряли оптическую плотность при 412 нм на спектрофотометре Genesys 10 uv scanning (Thermo Spectronic, США). Концентрацию глутатиона определяли по калибровочной кривой и выражали в нмоль/г а.с.б.

При определении содержания малонового диальдегида (МДА) использовали метод, представленный Dhindsa et al. (1981), с небольшими модификациями (Kuzikova et al., 2017).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием пакета компьютерных программ Statistica 10.0 (Stat Soft) и Past 4.x software (<http://folk.vio.no/ohammer/past>). Статистическую значимость различий между вариантами оценивали с помощью one-way Anova и Tukey's post hoc тест для данных с нормальным распределением, в противном случае с помощью U-критерия Манна–Уитни, различия считались значимыми при $p < 0.05$. Для оценки нормальности данных и равенства дисперсий использовали Shapiro-Wilk и Levene-тесты. В таблицах и на графиках полученные данные представлены как среднее значение ($\pm$ стандартное отклонение) ($M \pm SD$) трех независимых повторов каждого варианта с тремя параллельными повторностями в каждом ($n = 3$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Контаминация дерново-подзолистой почвы гормоноподобным ксенобиотиком нонилфенолом приводит к изменению численности основных физиологических групп почвенных микроорганизмов и снижению видового разнообразия почвенного микробиома (Kuzikova et al., 2019). Кроме того, при загрязнении почвы нонилфенолом наблюдаются сдвиги в активности пула ферментов азотного, углеводного циклов и окислительно-восстановительных ферментов. Так, целлюлазная активность почвы повышалась более чем на 30% по сравнению с неконтаминированной почвой, что коррелировало с увеличением численности целлюлозоразрушающих бактерий и микромицетов (Zaytseva et al., 2020). В контаминированных нонилфенолом почвенных образцах зафиксирована убыль ксенобиотика, главным образом, за счет его биодеградации почвенной микробиотой (Kuzikova et al., 2019).

С целью оценки потенциала деструкции алкилфенолов мицелиальными грибами из образцов дерново-подзолистой сулинистой почвы, контаминированной в лабораторных условиях нонилфенолом в дозе 300 мг/г а.с.п., выделены 11 изолятов микромицетов. В ходе предварительной идентификации культур по морфологическим признакам среди выделенных штаммов были выявлены грибы рода *Fusarium* (штаммы — 1F, 3F, 7F, 8F, 9F, 10F), *Penicillium* (штаммы 2F, 4-2F, 5-2F) и *Trichoderma* (штаммы 4-1F, 5-1F). Аскомицеты выделенных родов являются типичными представителями почвенных местообитаний, распространены повсеместно. Скрининг активности выделенных штаммов в отношении биодеградации АФ показал, что все штаммы в условиях кометаболизма проявили способность к деструкции как НФ, так и 4-т-ОФ. Через 72 ч культивирования степень биодеградации нонилфенола составила от 69 до 95.1%, а 4-т-ОФ — от 52.3 до 88.1% в зависимости от штаммовой принадлежности грибов (табл. 1).

Из 11 изолятов-деструкторов АФ для последующих исследований был отобран штамм 8F с наи-

Таблица 1. Биодеструкция нонил- и 4-трет-октилфенола (300 мг/л) выделенными штаммами грибов

Тест-штаммы грибов	БД _{НФ} (на 72 ч культивирования), %	БД _{4-т-ОФ} (на 72 ч культивирования), %
1F	76.5	62.5
2F	73.2	60.3
3F	80.3	57.4
4-1F	88.0	77.4
4-2F	89.1	68.2
5-1F	69.4	52.3
5-2F	79.9	59.8
7F	72.1	63.2
8F	95.1	88.1
9F	77.2	54.5
10F	69.0	61.2

большей степенью биодеградации НФ на 72 часа — 95.1% и 4-т-ОФ — 88.1% (табл. 1). Идентификация штамма методом секвенирования фрагмента последовательности 18S–5.8S–28SpДНК показала, что генный кластер 18S–5.8S–28S рДНК штамма 8F проявляет высокую степень идентичности со штаммами *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. strain PSC(R)T (96.68%), *F. solani* strain YIMPH300045 (99.76%), *F. solani* isolate F41 (100%) и *F. solani* isolate F61 (100%). На основании морфологических исследований и данных, полученных при секвенировании фрагмента последовательности кластера 18S–5.8S–28S рДНК, штамм 8F идентифицирован как *F. solani*.

Изучение кинетики деструкции алкилфенолов штаммом *F. solani* 8F проводили как в условиях кометаболизма, так и без дополнительных источников углерода и энергии при содержании токсикантов в среде 300 мг/л. Установлено, что в условиях кометаболизма при использовании глюкозы как ростового субстрата, наблюдается эффективная убыль ксенобиотиков из среды, несмотря на то, что АФ оказывают ингибирующее действие на рост исследуемого штамма. Наряду со способно-

стью деструктировать НФ и 4-т-ОФ в условиях кометаболизма штамм *F. solani* 8F обладает метаболитическим свойством деградировать алкилфенолы и без дополнительных источников углерода и энергии (рис. 1, а, б).

Анализ данных по удалению алкилфенолов из культуральной жидкости гриба показал, что убыль НФ, равно как и 4-т-ОФ как в условиях кометаболизма, так и без дополнительных источников углерода и энергии происходит, главным образом, за счет процессов биодеструкции и/или биотрансформации исследуемым штаммом и в малой степени за счет клеточной сорбции. Количество связанного с клетками гриба нонилфенола на протяжении всего процесса культивирования составляет от 2.5 до 6.5%. Степень сорбции октилфенола исследуемым штаммом несколько выше — от 3.4 до 18.2%.

Следует отметить, что в абиотическом контроле (без содержания культуры) убыли алкилфенолов не наблюдается, что согласуется с данными других исследователей (Rozalska et al., 2015; Janicki et al., 2016). Так в течение всего периода культивирования штамма — 96 ч — содержание нонил- и октилфенола в абиотическом контроле составляло от 95 до 98% от исходного значения.

Для оценки эффективности удаления алкилфенолов из среды использовали кинетическую модель первого порядка (Rajendran et al., 2017a). Полученные данные по кинетике деградации НФ и 4-т-ОФ штаммом *F. solani* 8F показали, что процесс деградации соответствует этой модели, значения коэффициентов корреляции (R^2) находятся в диапазоне от 0.943 до 0.995 (табл. 2).

При сравнительном анализе эффективности убыли АФ в культуральной жидкости гриба в условиях кометаболизма и без дополнительных источников углерода и энергии выявлено, что в условиях кометаболизма процесс убыли АФ протекает быстрее — периоды полураспада для НФ и 4-т-ОФ сокращаются в 2.6 и 3.1 раза ($p < 0.05$) и составляют 3.5 и 6.4 ч при соответствующих возрастающих скоростях убыли АФ (табл. 2). При этом в условиях кометаболизма наблюдается практически полная утилизация — до 95% НФ и до 89% 4-т-ОФ, в то время как максимальное удаление НФ и

Таблица 2. Кинетические параметры убыли нонил- и 4-трет-октилфенола штаммом *Fusarium solani* 8F

Концентрации алкилфенолов, мг/л	Кинетическое уравнение	Константа скорости убыли, К (ч ⁻¹)	Период полураспада, $t_{1/2}$ (ч)	Коэффициент корреляции R^2
¹ НФ 300	$\ln C = -0.077t + 4.605$	0.077	9.0 ± 0.6	0.943
² НФ 300	$\ln C = -0.201t + 4.605$	0.201	3.5 ± 0.4	0.989
¹ 4-т-ОФ 300	$\ln C = -0.035t + 4.605$	0.035	19.7 ± 1.0	0.995
² 4-т-ОФ 300	$\ln C = -0.109t + 4.605$	0.109	6.4 ± 0.7	0.979

Примечание. ¹Утилизация АФ без дополнительных источников углерода и энергии.

²Утилизация АФ в условиях кометаболизма (2% глюкозы).

4-т-ОФ из культуральной среды без дополнительных источников углерода, составляет 70 и 52%, соответственно (рис. 1). Полученные данные о более быстрой утилизации нонил- и октилфенолов в условиях кометаболизма согласуются с опубликованными результатами зарубежных исследователей (Krupinski et al., 2014; Rajendran et al., 2020).

Анализ кинетики деструкции НФ и 4-т-ОФ выделенными штаммами почвенных аскомицетов, в том числе наиболее эффективным деструктором *F. solani* 8F показал, что исследуемые штаммы по эффективности утилизации ксенобиотиков превосходят ранее известные грибы-деструкторы. Ранее сообщалось, что грибы *Candida aquatextoris* и *Aspergillus versicolor* в отсутствии иных источников углерода и энергии полностью деградировали линейный 4-п-НФ, менее токсичный, чем технический НФ, в концентрации 100 мг/л в течение 14- и 3-суточного инкубирования, соответственно (Valini et al., 2001; Krupinski et al., 2014). *Candida rugopelliculosa* RRKY5 и *Galactomyces candidum* RRK17 и RRK22, выделенные из сточных вод, способны в течение 24 сут разлагать 4-т-ОФ как единственный источник углерода и энергии в концентрации 10 мг/л, при этом эффективность утилизации 4-т-ОФ была сопоставима с условиями кометаболизма (Rajendran et al., 2016, 2017a). Эффективность деградации 4-т-ОФ как единственного источника углерода в концентрации 30 мг/л изолятами мицелиальных аскомицетов родов *Fusarium falciforme*, *F. oxysporum*, *Aspergillus fumigatus*, *Trichoderma longibrachiatum*, *T. asperellum*, выделенными из сточных вод, составила от 52 до 73% через 15 сут культивирования (Rajendran et al., 2017b).

Известно, что биодеструкция АФ мицелиальными грибами осуществляется непосредственно при участии различных ферментативных систем — медьсодержащих лакказ, цитохром P450 монооксигеназ, супероксиддисмутаза и др. (Krupinski et al., 2013; Szweczyk et al., 2014; Cajthaml, 2015; Mtibaa et al., 2020). Из числа неферментативных метаболитов особый интерес вызывают небелковые пептиды, а именно восстановленный глутатион. Наряду с ферментативными метаболитами, восстановленный глутатион является важным внутриклеточным антиоксидантом, играет особую роль в поддержании клеточного редокс-статуса за счет участия в тиол/дисульфидном обмене, что обеспечивает регуляцию целого ряда функций клетки, в том числе регуляцию генной экспрессии, активности отдельных ферментов и ферментных систем. Одной из главных функций внутриклеточного глутатиона является детоксикация загрязняющих веществ и/или их метаболитов, как при непосредственном участии, так и в качестве субстрата для целого ряда ферментов биотрансформации (Smirnov, Sukhovskaya, 2014; Esterhuizen-Londt et al., 2017). При изучении биодеструктирующего потенциала штамма *Fusarium solani* 8F был

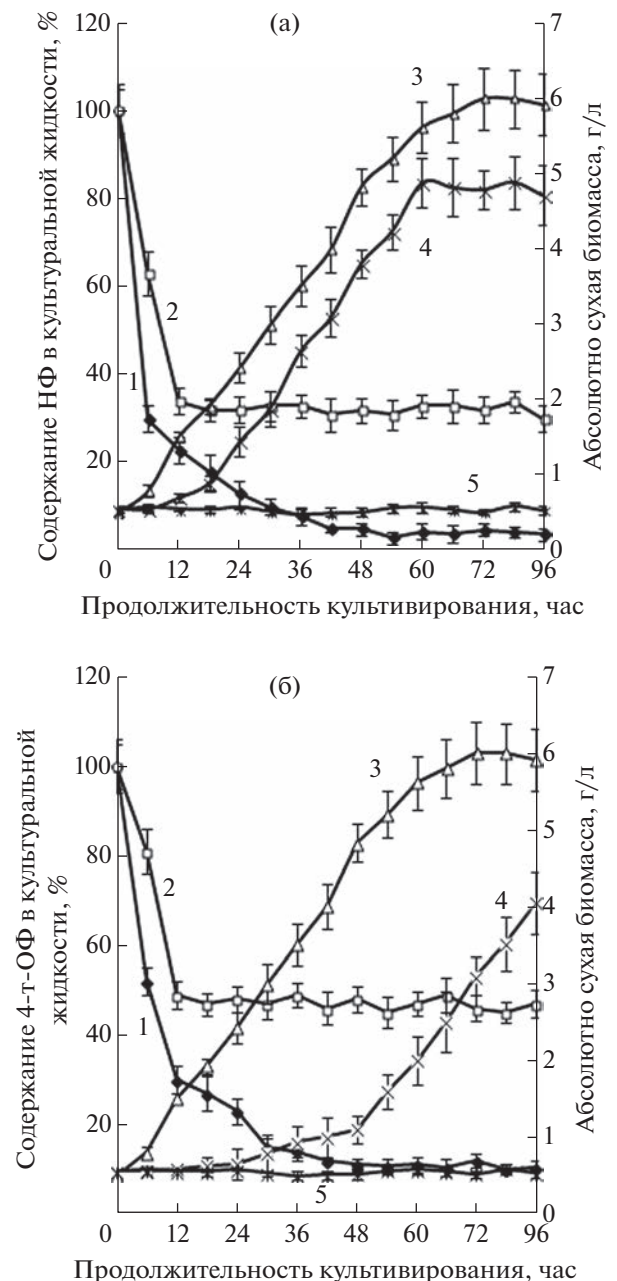


Рис. 1. Удаление алкилфенолов (АФ) — нонилфенола (а) и 4-трет-октилфенола (б) штаммом *Fusarium solani* 8F: 1 — убывь АФ (300 мг/л) в условиях кометаболизма; 2 — убывь АФ (300 мг/л) без дополнительных источников углерода и энергии; 3 — абсолютно сухая биомасса в контроле на среде Чапека с 2% глюкозы (без АФ); 4 — абсолютно сухая биомасса на среде Чапека с 2% глюкозы + 300 мг/л АФ; 5 — абсолютно сухая биомасса на среде Чапека без глюкозы + 300 мг/л АФ.

проведен анализ изменения протекторных метаболитов — активности супероксиддисмутаза и содержания восстановленного глутатиона. Установлено, что активность СОД в процессе деструкции НФ и 4-т-ОФ у штамма *F. solani* 8F статистически значимо ($p > 0.05$) не отличается от контрольного уровня (рис. 2, а), в то время как содержание внут-

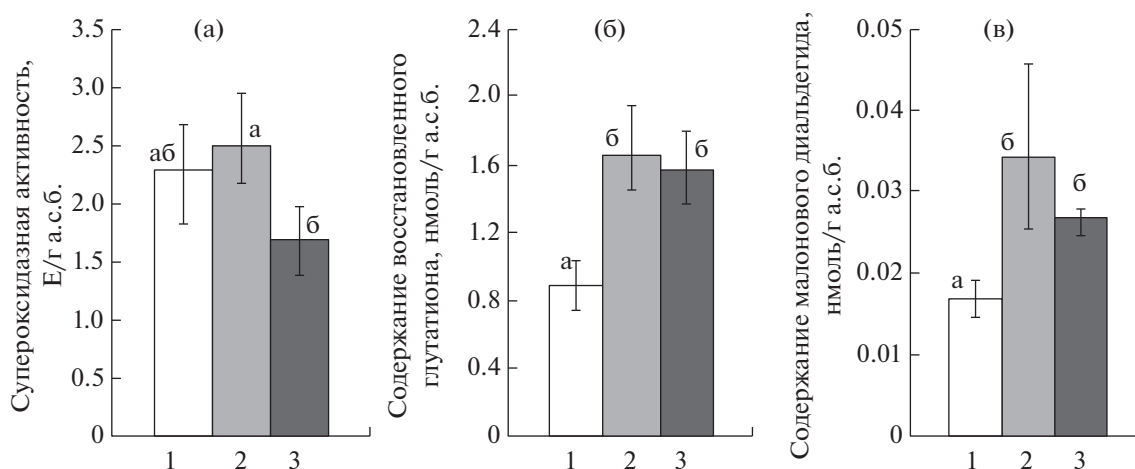


Рис. 2. Активность супероксиддисмутазы (а), содержание восстановленного глутатиона (б) и малонового диальдегида (в) в клетках *Fusarium solani* 8F в условиях биодеструкции НФ и 4-т-ОФ: 1 — контроль (без содержания АФ); 2 — 300 мг/л НФ; 3 — 300 мг/л 4-т-ОФ.

риклеточного ГЛУ значительно возрастает в 1.7 и 2 раза ($p < 0.05$) (рис. 2, б) в зависимости от вида АФ.

Повышенный уровень содержания ГЛУ у *F. solani* 8F может свидетельствовать об участии этого метаболита в процессах деструкции НФ и 4-т-ОФ, равно как и в обеспечении толерантности штамма к высоким концентрациям алкилфенолов. Известно, что НФ и 4-т-ОФ индуцируют окислительный стресс у эукариотных клеток посредством накопления в них активных форм кислорода (Chen et al., 2013; Cahyanurani 2017). Одним из возможных компонентов быстрой реакции на стресс является активация перекисного окисления липидов (ПОЛ). Малоновый диальдегид является основным продуктом ПОЛ и часто используется как биологический индикатор развития окислительного стресса различных организмов (Gu et al. 2015). В процессе биодеструкции НФ и 4-т-ОФ штаммом *F. solani* 8F содержание малонового диальдегида в клетках гриба значительно возрастает в 1.7 и 2 раза ($p < 0.05$), соответственно по сравнению с контролем (рис. 2, в). В этом случае глутатион, обладая антиоксидантными свойствами, может обеспечивать устойчивость штамма к окислительному стрессу, вызванному алкилфенолами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из дерново-подзолистой суглинистой почвы, загрязненной НФ, выделены штаммы грибов — деструкторов технического нонилфенола и 4-трет-октилфенола родов *Fusarium*, *Penicillium* и *Trichoderma*. Изоляты грибов способны осуществлять деструкцию НФ и 4-т-ОФ при высокой нагрузке (300 мг/л). Наиболее активный штамм *F. solani* 8F обладает способностью к деградации АФ как в условиях кометаболизма, так и без дополнительных источников углерода и энергии. Убыль

АФ осуществляется за счет процессов биодеструкции и/или биотрансформации исследуемым штаммом и в малой степени за счет сорбции клетками грибов. Повышенное содержание восстановленного глутатиона в клетках гриба-деструктора может свидетельствовать об участии этого метаболита в процессах детоксикации ксенобиотиков и обеспечении устойчивости штамма к окислительному стрессу. Выявленный высокий потенциал почвенных аскомицетов к деградации алкилфенолов может быть основой новых экологически безопасных биоремедиационных технологий очистки почв, природных и сточных вод, загрязненных гормоноподобными ксенобиотиками.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№ 122041100086-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barber L.B., Loyo-Rosales J.E., Rice C.P. et al. Endocrine disrupting alkylphenolic chemicals and other contaminants in wastewater treatment plant effluents, urban streams, and fish in the Great Lakes and Upper Mississippi River Regions. *Science of the Total Environment*. 2015. V. 517. P. 195–206.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.02.035>
- Beyer W.F., Fridovich I. Assaying for superoxide dismutase activity: some large consequences of minor changes in conditions. *Anal. Biochem.* 1987. V. 161 (2). P. 559–566.
[https://doi.org/10.1016/0003-2697\(87\)90489-1](https://doi.org/10.1016/0003-2697(87)90489-1)
- Bhandari G., Bagheri A.R., Bhatt P. et al. Occurrence, potential ecological risks, and degradation of endocrine disrupter, nonylphenol, from the aqueous environment. *Chemosphere*. 2021. V. 275. 130013.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130013>
- Cahyanurani A.B., Chiu K.H., Wu T.M. Glutathione biosynthesis plays an important role against 4-tert-octylphe-

- nol-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum*. Chemosphere. 2017. V. 183. P. 56–573.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.05.150>
- Cajthaml T. Biodegradation of endocrine-disrupting compounds by ligninolytic fungi: mechanisms involved in the degradation. Envir. Microbiol. 2015. V. 17. P. 4822–4834.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.12460>
- Catapano M., Nicolucci C., Menale C. et al. Enzymatic removal of estrogenic activity of nonylphenol and octylphenol aqueous solutions by immobilized laccase from *Trametes versicolor*. J. Hazardous Materials. 2013. V. 248–249. P. 337–346.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2013.01.031>
- Chen B.S., Hsiao Y.L., Yen J.H. Effect of octylphenol on physiologic features during growth in *Arabidopsis thaliana*. Chemosphere. 2013. V. 93. P. 2264–2268.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.08.002>
- Dhindsa R.S., Plumb-Dhindsa P., Thorpe T.A. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. J. Experim. Bot. 1981. V. 32 (1). P. 93–101.
<https://doi.org/10.1093/jxb/32.1.93>
- Domsch K., Gams W. Compendium of soil fungi. Academic Press, London, 1980.
- Esterhuizen-Londt M., Hertel S., Pflugmacher S. Uptake and biotransformation of pure commercial microcystin-LR versus microcystin-LR from a natural cyanobacterial bloom extract in the aquatic fungus *Mucor hiemalis*. Biotechnol. Lett. 2017. V. 39. P. 1537–1545.
<https://doi.org/10.1007/s10529-017-2378-2>
- FAO Water Reports 38, Coping with water scarcity: an action framework for agriculture and food security. Rome, 2012.
- Gao Q.T., Tam N.F.Y. Growth, photosynthesis and antioxidant responses of two microalgal species, *Chlorella vulgaris* and *Selenastrum capricornutum*, to nonylphenol stress. Chemosphere. 2011. V. 82 (3). P. 346–354.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.10.010>
- Gingrich J., Ticiani E., Veiga-Lopez A. Placenta disrupted: endocrine disrupting chemicals and pregnancy. Trends Endocrinol. Metabol. 2020. V. 31 (7). P. 508–524.
<https://doi.org/10.1016/j.tem.2020.03.003>
- Graca B., Staniszewska M., Zakrzewska D. et al. Reconstruction of the pollution history of alkylphenols (4-tert-octylphenol, 4-nonylphenol) in the Baltic Sea. Environ. Sci. Pollut. Res. 2016. V. 23. P. 11598–11610.
<https://doi.org/10.1007/s11356-016-6262-8>
- Gu Y.L., Xu W.H., Liu Y.G. et al. Mechanism of Cr(VI) reduction by *Aspergillus niger*: enzymatic characteristic, oxidative stress response, and reduction product. Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. P. 6271–6279.
<https://doi.org/10.1007/s11356-014-3856-x>
- Janicki T., Krupinski M., Dlugonski J. Degradation and toxicity reduction of the endocrine disruptors nonylphenol, 4-tert-octylphenol and 4-cumylphenol by the non-ligninolytic fungus *Umbelopsis isabellina*. Bioresource Technol. 2016. V. 200. P. 223–229.
<https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.10.034>
- Jiang L., Yang Y., Zhang Y. et al. Accumulation and toxicological effects of nonylphenol in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. Scientific Reports. 2019. V. 9 (1).
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-43550-7>
- Kolvenbach B.A., Corvini P.F.X. The degradation of alkylphenols by *Sphingomonas* sp. TTNP3 – a review on seven years of research. New Biotechnology. 2012. V. 30 (1). P. 88–95.
<https://doi.org/10.1016/j.nbt.2012.07.008>
- Krupinski M., Janicki T., Palecz B. et al. Biodegradation and utilization of 4-n-nonylphenol by *Aspergillus versicolor* as a sole carbon and energy source. J. Hazardous Materials. 2014. V. 280. P. 678–684.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2014.08.060>
- Krupinski M., Szewczyk R., Dlugonski J. Detoxification of xenoestrogen nonylphenol by the filamentous fungus *Aspergillus versicolor*. Int. Biodeterior. Biodegrad. 2013. V. 82. P. 59–66.
<https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2013.03.011>
- Kuzikova I., Rybalchenko O., Kurashov E. et al. Defense responses of the marine-derived fungus *Aspergillus tubingenensis* to alkylphenols stress. Water, Air, and Soil Pollution. 2020. P. 231.
<https://doi.org/10.1007/s11270-020-04639-2>
- Kuzikova I., Safronova V., Zaytseva T. et al. Fate and effects of nonylphenol in the filamentous fungus *Penicillium expansum* isolated from the bottom sediments of the Gulf of Finland. J. Marine Systems. 2017. V. 171. P. 111–119.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.06.003>
- Kuzikova I.L., Russu A.D., Medvedeva N.G. Biodegradation of nonylphenol and 4-tert-octylphenol by fungi of genera *Penicillium* derived from bottom sediments of Gulf of Finland. Mikologiya i fitopatologiya_2018. V. 52 (2). P. 134–143 (in Russ.).
- Kuzikova I.L., Zaytseva T.B., Kichko A.A. et al. Effect of nonylphenols on the abundance and taxonomic structure of the soil microbial community. Eurasian Soil Science. 2019. V. 52 (6). P. 671–681.
<https://doi.org/10.1134/S1064229319060073>
- Liu J., Shan J., Jiang B. et al. Degradation and bound-residue formation of nonylphenol in red soil and effects of ammonium. Envir. Pollution. 2014. V. 186. P. 83–89.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.11.017>
- Ma J., Chen F., Tang Y. et al. Research on degradation characteristics of nonylphenol in water by highly effective complex microorganisms. E3S Web of Conferences. 2018. V. 53. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1051/e3sconf/20185304016>
- Moon D.S., Song H.G. Degradation of alkylphenols by white rot fungus *Irpex lacteus* and its manganese peroxidase. Appl. Biochem. Biotechnol. 2012. V. 168 (3). P. 542–549.
<https://doi.org/10.1007/s12010-012-9795-4>
- Mtibaa R., Ezzanad A., Aranda E. et al. Biodegradation and toxicity reduction of nonylphenol, 4-tert-octylphenol and 2,4-dichlorophenol by the ascomycetous fungus *Thielavia* sp. HJ22: Identification of fungal metabolites and proposal of a putative pathway. Science of the Total Environment. 2020. V. 708. P. 135129.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135129>

- Priac A., Morin-Crini N., Druart C. et al. Alkylphenol and alkylphenol polyethoxylates in water and wastewater: A review of options for their elimination. *Arabian J. Chemistry*. 2017. V. 10. P. 3749–3773. <https://doi.org/10.1016/j.arabjc.2014.05.011>
- Rajendran R.K., Huang S.L., Lin C.C. et al. Aerobic degradation of estrogenic alkylphenols by yeasts isolated from a sewage treatment plant. *RSC Adv.* 2016. V. 6. P. 82862–82871. <https://doi.org/10.1039/C6RA08839B>
- Rajendran R.K., Huang S.L., Lin C.C. et al. Biodegradation of the endocrine disrupter 4-tert-octylphenol by the yeast strain *Candida rugopelliculosa* RRY5 via phenolic ring hydroxylation and alkyl chain oxidation pathways. *Bioresource Technol.* 2017a. V. 226. P. 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.11.129>
- Rajendran R.K., Lin C.C., Huang S.L. et al. Enrichment, isolation, and biodegradation potential of long-branched chain alkylphenol degrading non-ligninolytic fungi from wastewater. *Marine Pollut. Bull.* 2017b. V. 125 (1–2). P. 416–425. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.04>
- Rajendran R.K., Lee Y.W., Chou P.H. et al. Biodegradation of the endocrine disrupter 4-t-octylphenol by the non-ligninolytic fungus *Fusarium falciforme* RRY20: Process optimization, estrogenicity assessment, metabolite identification and proposed pathways. *Chemosphere*. 2020. V. 240. 124876. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.124876>
- Rozalska S., Sobon A., Pawlowska J. et al. Biodegradation of nonylphenol by a novel entomopathogenic *Metarhizium robertsii* strain. *Bioresource Technol.* 2015. V. 191. P. 166–172. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.05.011>
- Samson R.A., Reenen-Hoekstra E.S. Introduction to food-borne fungi. 3rd ed. Baarn, 1988.
- Smirnov L.P., Suhovskaya I.V. The role of glutathione in the functioning of antioxidant defense systems and biotransformation (Review). *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2014. V. 6. P. 34–40 (in Russ.).
- Szewczyk R., Sobon A., Rozalska S. et al. Intracellular proteome expression during 4-n-nonylphenol biodegradation by the filamentous fungus *Metarhizium robertsii*. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 2014. V. 93. P. 44–53. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2014.04.026>
- Tabassum H., Ashfaq M., Parvez S. et al. Role of melatonin in mitigating nonylphenol-induced toxicity in frontal cortex and hippocampus of rat brain. *Neurochem. Int.* 2017. V. 104. P. 11–26. <https://doi.org/10.1016/j.neuint.2016.12.010>
- Vallini G., Frassinetti S., Andrea F. et al. Biodegradation of 4-(1-nonyl) phenol by axenic cultures of the yeast *Candida aquatextoris*: identification of microbial breakdown products and proposal of a possible metabolic pathway. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 2001. V. 47. P. 133–140. [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(01\)00040-3](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(01)00040-3)
- Wang J., Majima N., Hirai H. et al. Effective removal of endocrine disrupting compounds by lignin peroxidase from the white-rot fungus *Phanerochaete sordida* YK-624. *Current Microbiol.* 2012. V. 64. P. 300–303. <https://doi.org/10.1007/s00284-011-0067-2>
- Wang S., Liu F., Wu W. et al. Migration and health risks of nonylphenol and bisphenol A in soil-winter wheat systems with long-term reclaimed water irrigation. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2018. V. 158. P. 28–36. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.03.082>
- Wang Z., Yang Y., Sun W. et al. Nonylphenol biodegradation in river sediment and associated shifts in community structures of bacteria and ammonia-oxidizing microorganisms. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2014. V. 106. P. 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.04.019>
- Watanabe W., Hori Y., Nishimura S., Takagi A., Kikuchi M., Sawai J. Bacterial degradation and reduction in the estrogen activity of 4-nonylphenol. *Biocontrol Sci.* 2012. V. 17 (3). P. 143–147. <https://doi.org/10.4265/bio.17.143>
- Zaytseva T.B., Zinoveva S.V., Kuzikova I.L. et al. Impact of nonylphenols on biological activity of loamy soddy-podzolic soil. *Eurasian Soil Science*. 2020. V. 53. P. 661–667. <https://doi.org/10.1134/S1064229320050178>
- Кузикова И.Л., Руссу А.Д., Медведева Н.Г. (Kuzikova et al.) Биодegradация нонилфенола и 4-трет-октилфенола грибами родов *Penicillium*, выделенными из донных осадков Финского залива // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 2. С. 134–143.
- Смирнов Л.П., Суховская И.В. (Smirnov, Sukhovskaya) Роль глутатиона в функционировании систем антиоксидантной защиты и биотрансформации (обзор) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. Т. 6. С. 34–40.

Long-Chain Alkylphenols Biodegradation Potential of the Soil *Ascomycota*

I. L. Kuzikova^{a, #} and N.G. Medvedeva^{a, ##}

^aSt. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (SPC RAS),
Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: ilkuzikova@ya.ru

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

A total of 11 strains ascomycetes-destructors of technical nonylphenol (NP) and 4-tert-octylphenol (4-t-OP) were isolated from nonylphenol-contaminated soddy-podzolic loamy soil (Leningrad Region, Russia). Fungal

isolates are able to degrade NP and 4-t-OP at a high load (300 mg/L). The most effective *Fusarium solani* 8F strain has the ability to degrade alkylphenols (AP) both under cometabolic conditions and without additional carbon and energy sources. The decrease in AP is due to the processes of biodegradation and/or biotransformation by the studied strain and, to a small extent, due to sorption by fungal cells. The NP and 4-t-OP half-life under cometabolic conditions is 3.5 and 6.4 hours, respectively, and without additional carbon and energy sources, 9 and 19.7 hours, respectively. The amount of the lipid peroxidation product, malondialdehyde, as well as the reduced glutathione content in the process of NP and 4-t-OP biodegradation under cometabolic conditions increases by 1.7 and 2 times, respectively, compared with the control. The high level of reduced glutathione in *F. solani* 8F cells may indicate the participation of this metabolite both in the processes of AP biodegradation and in providing strain resistance to oxidative stress. To our knowledge, this is the first report on the degradation of NP and 4-t-OP by ascomycetous fungus *F. solani* both under cometabolic conditions and without additional carbon and energy sources. The revealed high potential of soil ascomycetes to degrade alkylphenols can be the basis for new environmentally safe bioremediation technologies for the purification of endocrine-disruptors contaminated soils, natural and waste waters.

Keywords: *Ascomycota*, degradation, *Fusarium solani*, malondialdehyde, nonylphenol, octylphenol, oxidative stress, reduced glutathione

ТЕМПЕРАТУРНАЯ ДИНАМИКА РОСТА, ГАЗООБМЕНА CO₂ И КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТИ *DAEDALEOPSIS CONFRAGOSA* И *D. TRICOLOR*

© 2023 г. В. А. Мухин^{1,2,*}, В. Д. Владыкина^{2,**}, Д. К. Диярова^{1,***}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, Россия

²Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, 620002 Екатеринбург, Россия

*e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru

**e-mail: viktoria.yambusheva@urfu.ru

***e-mail: dasha_d@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.06.2022 г.

После доработки 05.09.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

Проанализирована температурная динамика роста, газообмена CO₂ и конкурентоспособности *Daedaleopsis confragosa* и *D. tricolor*. Показано, что на сусло-агаре (MEA) рост мицелия ограничен 5–35°C, а его максимум наблюдается при 30°C (*D. confragosa*) – 35°C (*D. tricolor*). Температурная динамика CO₂ газообмена мицелия на MEA регистрируется в диапазоне 5–50°C, с максимумом у *D. confragosa* при 35°C, у *D. tricolor* – 45°C. Температурная динамика газообмена CO₂ древесины, разрушаемой *D. confragosa* и *D. tricolor*, принципиально не отличается от таковой дикариотического мицелия на сусло-агаре: регистрируется в том же интервале температур (5–50°C), температурный максимум у *D. tricolor* выше (40°C), чем у *D. confragosa* (30°C). По температурным характеристикам роста и газообмена CO₂ *D. confragosa* и *D. tricolor* относятся к одной группе мезофильных грибов, но имеют выраженную экологическую индивидуальность по отношению к низким и высоким температурам. *D. confragosa* отличается более интенсивным ростом и газообменом CO₂ мицелия при 5–10°C, а *D. tricolor* – при 35–50°C и это определяет температурную динамику их относительной конкурентоспособности: она более высокая у *D. confragosa* при низких, а у *D. tricolor* – высоких температурах. Это коррелирует с их географическим распространением: первый встречается во всех широтных частях лесной зоны, а второй отсутствует в ее северной части, но обычен в южной. По совокупности географических и эколого-физиологических признаков *D. tricolor*, по-видимому, следует рассматривать как южный подвид *D. confragosa* s.l.

Ключевые слова: ксилотрофные грибы, температурный фактор, экофизиология, *Basidiomycota*

DOI: 10.31857/S0026364823010105, **EDN:** HRVLIW

ВВЕДЕНИЕ

Daedaleopsis confragosa (Bolton) J. Schröt. и *D. tricolor* (Bull.) Bondartsev et Singer – два широко распространенных вида трутовых грибов, ареал первого охватывает Евразию и Северную Америку, а второго – Евразию (Gilbertson, Ryvarden, 1986; Farr et al., 1989; Ryvarden, Gilbertson, 1993). Данные о наличии последнего в Северной Америке (GBIF, 2021), на наш взгляд, нуждаются в уточнении. На европейском субконтиненте *D. confragosa* встречается в Северной, Центральной и Южной Европе, а область распространения *D. tricolor* ограничена Центральной и Южной Европой (Ryvarden, Gilbertson, 1993; Piątek, 2001). Такие же паттерны географического распространения *D. confragosa* и *D. tricolor* демонстрируют и в России: первый встречается во всех широтных частях лесной зоны, а второй отсутствует в ее северной части, но обычен в южной (Vladykina et al., 2020).

В настоящее время в соответствии с данными молекулярно-генетических работ, показывающих отсутствие между *D. confragosa* и *D. tricolor* генетических различий видового уровня, их рассматривают как две разновидности *D. confragosa* s.l. (Koukol et al., 2014; Mentrída et al., 2015; Galović et al., 2018; Mukhin et al., 2020). Для решения вопросов таксономического ранга *D. confragosa* и *D. tricolor* большое значение имеют данные, раскрывающие их эколого-физиологические особенности и, прежде всего, по отношению к климатическим факторам. Немногие имеющиеся публикации по физиологии *D. confragosa* и *D. tricolor* (Vidović et al., 2011; Marković et al., 2015; Stajić et al., 2017; Chandrawanshi et al., 2018; Čilerdžić et al., 2019; Zhao et al., 2020; Lebedev et al., 2019) посвящены вопросам, представляющим, прежде всего, интерес для биотехнологии и биомедицины. И это не случайно, поскольку базидиокарпы и мицелий этих грибов со-

держат большой спектр соединений антибактериального, антивирусного действия, перспективных для лечения онкологических заболеваний (Mukhin et al., 2020). Собственно эколого-физиологические характеристики *D. confragosa* и *D. tricolor* по отношению к природным факторам остаются практически неизученными, лишь в одной известной нам работе (Marković et al., 2013) охарактеризована температурная динамика роста *D. confragosa* на агаровых средах.

Цель настоящей работы — анализ температурной зависимости роста, газообмена и конкурентоспособности *D. confragosa* и *D. tricolor* и ее связи с их географическим распространением.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выделение в культуру. Изучение эколого-физиологических особенностей — температурной динамики роста, газообмена CO_2 и конкурентоспособности *D. confragosa* и *D. tricolor* — проведено на их дикариотических культурах и образцах разрушаемой ими в предлесостепных сосново-березовых лесах (Сысертский р-н Свердловской обл., 56°36'5" с.ш., 61°3'24" в.д.) древесины *Betula pendula* Roth (*Daedaleopsis tricolor*) и *Salix* sp. (*D. confragosa*). Видовая диагностика грибов выполнена по морфологическим признакам базидиокарпов (Ryvarden, Gilbertson, 1993), названия таксонов сверены с базой данных Index Fungorum (2022).

Дикариотические культуры *D. confragosa* и *D. tricolor* выделяли из базидиокарпов по стандартной методике (Dudka et al., 1982). В качестве питательной среды для выделения и сохранения культур, а также при проведении работ по изучению температурной динамики роста, газообмена CO_2 и конкурентоспособности использовали 4%-е сусло и 2%-й агар.

Оценка температурной зависимости газообмена микродревесины. Фрагменты ветвей, стволов до 6 см в диаметре с базидиокарпами исследуемых грибов очищали от посторонних растительных остатков, отделяли от них базидиокарпы, разрезали на образцы 2–3 см толщиной, измеряли их размеры и влажную массу. Абсолютно-сухую массу образцов определяли по завершению экспериментального цикла работ, высушивая их при температуре 105°C в течение 72 ч.

Подготовленные образцы помещали в открытые экспозиционные камеры объемом 0.27 л и помещали в термостат с температурой 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50°C на 60 мин для достижения ими соответствующей температуры. Затем камеры закрывали и измеряли в них исходное содержание CO_2 помощью ИК-Фурье спектрометра Gasmeter DX-4030 ("Gasmeter Technologies Oy", Финляндия) с точностью ± 5 ppm. После этого камеры помещали в термостат на 60 мин при той же температуре, при которой они находились до этого. По завер-

шении экспозиции вновь измеряли содержание CO_2 в камерах.

Интенсивность газообмена оценивали по разности концентраций CO_2 в начале и в конце экспозиции в мкг С- CO_2 /г/ч по формуле: $\text{ECO}_2 = \Delta \text{CO}_2 \times (V_1 - V_2) / V_m \times M_1 / M_2 \times 0.27 \times 273 / T$, где ECO_2 — эмиссионная активность мкг С- CO_2 /г/ч, ΔCO_2 — количество CO_2 , выделенное древесиной за час (ppm/ч), V_1 — объем экспозиционной камеры (л), V_2 — объем образца (л), V_m — молярный объем (22.4 л/моль), M_1 — молярная масса CO_2 (44 г/моль), M_2 — абсолютно-сухая масса образца (г), 0.27 — массовая доля углерода в CO_2 , T — температура воздуха (К).

Оценка интенсивности роста и конкурентоспособности мицелия. В стерильные чашки Петри диаметром 10 см вносили по 30–40 мл свежеприготовленного стерильного сусло-агара. После застывания среды в центр чашки помещали инокулюм (кусочек сусло-агара 5 × 5 мм с мицелием гриба) и оставляли на 1–2 сут в ламинарном боксе при комнатной температуре. Когда мицелий начинал переходить с инокулюма на питательную среду, чашки помещали в термостат с температурой 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 и 40°C. В зависимости от температуры (реже при низкой и чаще при высокой) измеряли радиальный прирост мицелия и рассчитывали интенсивность его роста в мм/сут. Опыты проводили в трехкратной повторности.

Для изучения температурной динамики конкурентоспособности в чашки Петри диаметром 10 см на сусло-агар помещали друг напротив друга в 1 см от края чашки инокулюм с мицелием *D. confragosa* и *D. tricolor*. Чашки выдерживали 1–2 сут при комнатной температуре и, когда мицелий начинал переходить с инокулюма на питательную среду, помещали в термостат с температурой 5–10, 20 и 35°C. Периодически, в зависимости от скорости роста мицелия при данной температуре, измеряли его радиус в направлении гриба-конкурента и рассчитывали интенсивность роста в мм/сут. Опыты проводили в трехкратной повторности.

Оценка температурной зависимости газообмена мицелия. Чашки Петри диаметром 5 см, на 2/3 заполненные мицелием *D. confragosa* и *D. tricolor*, помещали в экспозиционные камеры (0.27 л) и ставили в термостат с температурой 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 и 50°C на 30 мин для достижения требуемой температуры. Затем чашки открывали, а камеры герметично закрывали и измеряли в них исходное содержание CO_2 с помощью ИК-Фурье спектрометра и помещали в термостат на 2 ч с той же температурой, при которой они находились в предшествующие 30 мин. По окончании экспозиции вновь измеряли содержание CO_2 в камерах и по разнице между конечной и исходной концентрацией оценивали интенсивность газообмена в мкг

$C-CO_2/см^2/ч$ по формуле: $ECO_2 = \Delta CO_2 \times (V_1 - V_2)/V_m \times M/S \times 0.27 \times 273/T$, где ECO_2 – эмиссионная активность $мкг\ C-CO_2/см^2/ч$, ΔCO_2 – количество CO_2 , выделенное мицелием за ч (ppm/ч), V_1 – объем камеры (л), V_2 – объем чашки (л), V_m – молярный объем (22.4 л/моль), M – молярная масса CO_2 (44 г/моль), S – площадь мицелия ($см^2$), 0.27 – массовая доля углерода в CO_2 , T – температура (К). Опыты проводили в трехкратной повторности.

Статистический анализ. Статистический анализ выполнен с использованием программы Statistica 8.0. Средние арифметические значения (m) приведены со стандартными ошибками (SE), для множественных сравнений использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Для характеристики связей между переменными использовали коэффициент корреляции Пирсона (r). При описании результатов статистического оценивания приведены значения соответствующего критерия и уровни его значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температурная динамика роста мицелия

На сусло-агаре рост мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* наблюдается в диапазоне 5–35°C, с максимумом при 30°C (*D. confragosa*) – 35°C (*D. tricolor*). В интервале 10–30°C интенсивность роста мицелия тесно и положительно связана ($p = 0.001$, $n = 20$) с температурой: $r = 0.94$ (*D. confragosa*) – 0.97 (*D. tricolor*). Температурный коэффициент роста (Q_{10}) *D. confragosa* в данном диапазоне температур 1.9, а у *D. tricolor* – 2.7. Мицелий *D. confragosa* в 1.7 раза более активно, чем мицелий *D. tricolor*, растет при 5–10°C [$F(1, 14) = 5.5854$, $p = 0.03$], а при 35°C, наоборот, в 2.6 раза более активно [$F(1, 6) = 2668.5$, $p = 0.0001$] растет мицелий *D. tricolor* (рис. 1).

Температурная динамика газообмена CO_2 мицелия

Газообмен мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* на сусло-агаре регистрируется в диапазоне 5–50°C, с максимумом при 35°C у *D. confragosa* и 45°C – у *D. tricolor* (рис. 1). При 5–35°C газообмен мицелия *D. confragosa* тесно и положительно связан с температурой ($r = 0.98$, $p = 0.001$, $n = 21$), однако при 40–50°C эта связь утрачивается ($r = -0.63$, $p = 0.06$, $n = 9$). Газообмен мицелия *D. tricolor* также обнаруживает тесную положительную связь с температурой при 5–45°C ($r = 0.96$, $p = 0.001$, $n = 27$). При 5–10°C интенсивность газообмена *D. confragosa* в 1.6 раза выше, чем у *D. tricolor* [$F(1, 10) = 5.3356$, $p = 0.043$]. Кроме того, CO_2 газообмен *D. confragosa* более энергично, чем *D. tricolor* реагирует и на повышение температуры с 5 до 15°C: температурный коэффициент (Q_{10}) 2.8 и 1.6 соот-

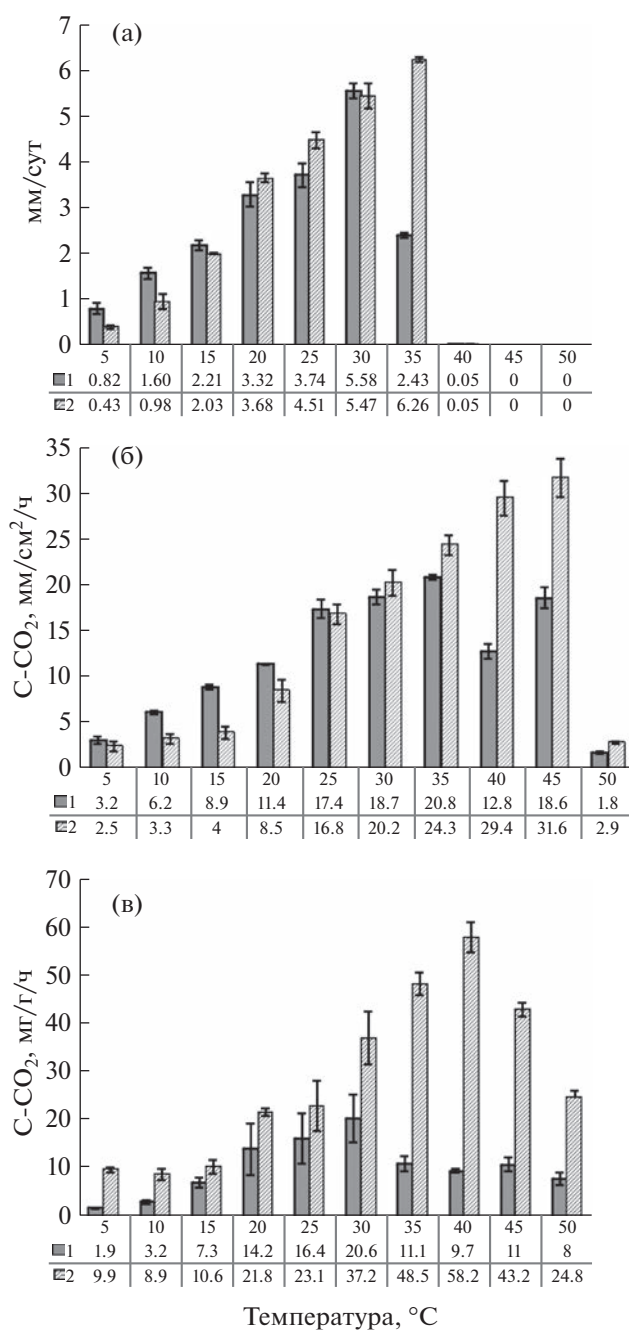


Рис. 1. Температурная динамика роста (а), газообмена CO_2 (б), мицелия на сусло-агаре и газообмена CO_2 древесины, разрушаемой *Daedaleopsis confragosa* и *D. tricolor* (в). Темные колонки – *D. confragosa* (1), светлые колонки – *D. tricolor* (2); $m \pm SE$.

ветственно. При высоких температурах (35–45°C), наоборот, интенсивность газообмена мицелия *D. tricolor* в 1.7 раза выше, чем у *D. confragosa* [$F(1, 16) = 34.774$, $p = 0.001$] и более сильно, чем у *D. confragosa* реагирует на изменение температуры в интервале 10–30°C: Q_{10} 2.5 и 1.7 соответственно.

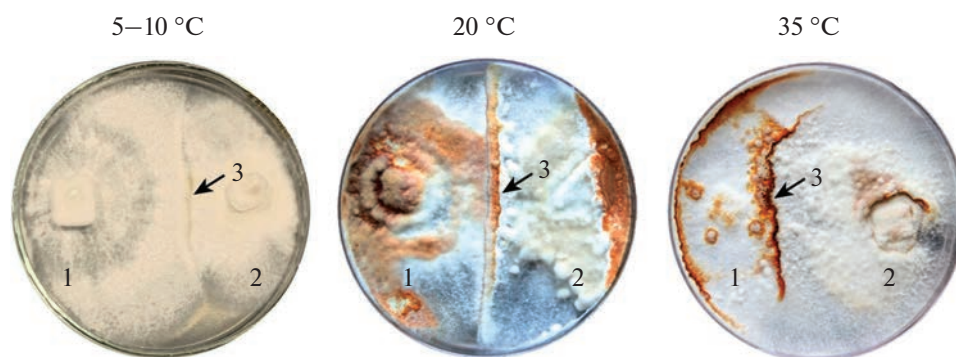


Рис. 2. Температурная динамика конкурентоспособности (barrage test) *Daedaleopsis confragosa* (1) и *D. tricolor* (2).

Температурная динамика газообмена CO₂ древесины, разрушаемой *D. confragosa* и *D. tricolor*

Газообмен CO₂ древесины, разрушаемой *D. confragosa* и *D. tricolor*, наблюдается в том же, что и у дикариотического мицелия на сусло-агаре, интервале температур (5–50°C), но у первого гриба его максимальная интенсивность регистрируется при 30°C, а у второго – при 40°C (рис. 1, В). При 10–30°C газообмен *D. confragosa* тесно и положительно связан с температурой ($r = 0.73$, $p = 0.002$, $n = 15$) и при ее повышении на каждые 10°C усиливается в 2.9 раза, но при 35–50°C эта связь утрачивается ($r = -0.41$, $p = 0.18$, $n = 12$). В случае газообмена древесины, разрушаемой *D. tricolor*, его тесная и положительная связь с температурой регистрируется в интервале 15–40°C ($r = 0.94$, $p = 0.01$, $n = 18$) и отсутствует при 5–15°C ($r = 0.03$, $p = 0.93$, $n = 9$). При 35–50°C газообмен древесины, разрушаемой *D. tricolor*, в 3–6 раза выше, чем древесины, разрушаемой *D. confragosa*.

Температурная динамика конкурентоспособности *D. confragosa* и *D. tricolor*

Результаты теста на конкурентоспособность (barrage test) показывают, что при 5–10°C интенсивность роста мицелия *D. confragosa* значимо ($p = 0.004$) выше (2.4 ± 0.14 мм), чем у *D. tricolor* (1.3 ± 0.18 мм). При 35°C, наоборот, она также значимо ($p = 0.02$) ниже (5.3 ± 0.33 мм/сут), чем у *D. tricolor* (10.1 ± 1.15 мм/сут). При 20°C интенсивность роста мицелия обоих грибов выравнивается ($p = 0.5$) и составляет 7.0 ± 0.2 мм/сут (*D. confragosa*) и 5.9 ± 0.44 мм/сут (*D. tricolor*). В соответствии с этим, *D. tricolor* более конкурентоспособен при 35°C и занимает большую часть питательной среды, при 5–10°C “территориальное” преимущество получает *D. confragosa*, а при 20°C их конкурентоспособность равная и они занимают равные участки питательной среды (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

По температурным характеристикам роста мицелия (диапазон 5–35°C, оптимум при 30–35°C) *D. confragosa* и *D. tricolor* относятся к мезофильным грибам, температурный диапазон роста которых 10–40°C, а температурный оптимум находится при 20–35°C (Kirk et al., 2008). Вместе с тем, у *D. confragosa* и *D. tricolor* есть выраженные особенности по температурной динамике роста дикариотического мицелия. У *D. confragosa* он более интенсивно растет при низких температурах (5–10°C) и его температурный оптимум роста более низкий (30°C), чем у мицелия *D. tricolor*, растущего более активно при температурах выше 30°C и имеющего температурный оптимум при 35°C. Это согласуется с данными Markovik et al. (2013), показавших, что температурный оптимум роста дикариотического мицелия *D. confragosa* на сусло-агаре наблюдается при 30–35°C. *D. tricolor* отличается и более резкая реакция его мицелия на повышение температуры: в диапазоне 10–30°C при каждом ее повышении на 10°C интенсивность роста возрастает в 3 раза, тогда как у *D. confragosa* – в 2 раза.

Температурная динамика газообмена CO₂ мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* подтверждает наличие у них экологической индивидуальности по отношению к низким и высоким температурам. На сусло-агаре активный газообмен мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* регистрируется в одном и том же диапазоне (5–50°C), но с более низким температурным оптимумом (35°C) у *D. confragosa* и более высоким (45°C) у *D. tricolor*. Как и в случае роста, мицелий *D. confragosa* демонстрирует более интенсивный газообмен при низких, а *D. tricolor* – при высоких температурах. Соответствие температурной динамики роста мицелия и его CO₂ газообмена вполне объяснимо, так как рост и дыхание, показателем интенсивности которого является газообмен CO₂, – это два тесно связанных процесса (Tselniker et al., 1993).

Температурная динамика газообмена CO₂ древесины, разрушаемой у *D. confragosa* и *D. tricolor*, принципиально не отличается от таковой дикари-

отического мицелия на сусло-агаре: 1) регистрируется в том же температурном диапазоне; 2) температурный максимум у *D. tricolor* на 10°C выше, чем у *D. confragosa*; 3) при 35–50°C интенсивность CO₂ газообмена древесины, разрушаемой *D. tricolor*, выше, чем у древесины, разрушаемой *D. confragosa*. Это говорит о том, что регистрируемый CO₂ газообмен древесины определяется дыхательной активностью субстратного мицелия соответствующих видов ксилотрофных грибов.

Температурные особенности роста и газообмена CO₂ *D. confragosa* и *D. tricolor* определяют температурную динамику их конкурентоспособности — *D. confragosa* имеет конкурентные преимущества при колонизации древесины при низких, а *D. tricolor* — при высоких температурах. Это в целом соответствует их географическому распространению, в частности, *D. tricolor*, который рассматривают как гриб субсредиземноморского типа распространения (Piątek, 2001) или южный экотип *D. confragosa* (Ryvarden, Gilbertson, 1993; Galović et al., 2018). М.А. Бондарцева (Bondartseva, 1998) также указывает, что в России *D. tricolor* встречается преимущественно в относительно мягких климатических условиях.

Koukol et al. (2014) со ссылкой на работу Kotlaba et al. (2010), отмечают, что если в прошлом *D. tricolor* очень редко встречался в Богемии, то в настоящее время это уже обычный здесь гриб. Об увеличении в Польше числа известных местонахождений *D. tricolor* сообщает и Piątek (2001). Возможно, это связано с потеплением климата, способствующим расселению грибов с такими температурными характеристиками, как у *D. tricolor*. Учитывая эколого-физиологические особенности *D. tricolor*, морфологическую и географическую обособленность и отсутствие генетических отличий от *D. confragosa* (Koukol et al., 2014; Mentrída et al., 2015; Galović et al., 2018; Mukhin et al., 2020) его, скорее всего, следует рассматривать как южную географическую расу *D. confragosa*. В таксономии последняя соответствует подвиду: совокупность фенотипически сходных популяций, населяющих определенную часть видового ареала (Mayr, 1974).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По температурной динамике роста и газообмена CO₂ *D. confragosa* и *D. tricolor* относятся к мезофильным грибам, но отличаются выраженной экологической индивидуальностью по отношению к низким и высоким температурам. Это определяет температурную динамику их относительной конкурентоспособности. У *D. confragosa* она более высокая при низких, а у *D. tricolor* — при высоких температурах и это коррелирует с их географическим распространением, в частности, *D. tricolor*, который по совокупности географических и эколого-физиологических признаков, по-видимому, сле-

дует рассматривать как южный подвид *D. confragosa* s.l.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ и Правительства Свердловской обл. (проект № 20-44-660012), а также Государственного соглашения Института экологии растений и животных УрО РАН (№ АААА-А19-119031890084-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bondartseva M.A. Definitorium fungorum Rossiae. Ordo Aphyllophorales. Fasc. 2. Familiae Albatrellaceae, Aporpiaceae, Boletopsidaceae, Bondarzewiaceae, Corticiaceae (genera tubuliferae), Fistulinaceae, Ganodermataceae, Lachnocladiaceae (genus tubiliferus), Phaeolaceae, Polyporaceae (genera tubuliferae), Poriaceae, Rigidoporaceae. Nauka, SPb., 1998 (in Russ.).
- Chandrawanshi N.K., Tandia D.K., Jadhav S.K. Determination of antioxidant and antidiabetic activities of polar solvent extracts of *Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J. Schröt. Res. J. Pharmacy Technol. 2018. V. 11 (12). P. 5623–5630.
<https://doi.org/10.5958/0974-360X.2018.01020.X>
- Čilerdžić J., Galić M., Ivanović Ž. et al. Stimulation of wood degradation by *Daedaleopsis confragosa* and *D. tricolor*. Appl. Biochem. Biotechnol. 2019. V. 187. P. 1371–1383.
<https://doi.org/10.1007/s12010-018-2884-2>
- Dudka I.A., Wasser S.P., Ellanskaya I.A. et al. Methods of experimental mycology. Naukova dumka, Kiev, 1982 (in Russ.).
- Farr D.F., Bills G.F., Chamuris G.P. et al. Fungi on plants and plant products in the United States. The American Phytopathological Society (APS) Press, St. Paul, Minnesota, 1989.
- Galović V., Marković M., Pap P. et al. Molecular taxonomy and phylogenetics of *Daedaleopsis confragosa*. Genetika. 2018. V 50 (2). P. 519–532.
<https://doi.org/10.2298/GENSR1802519G>
- GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset, 2021.
<https://doi.org/10.15468/39omei>. Accessed 25.07.2021.
- Gilbertson R.L., Ryvarden L. North American polypores, V. 1: *Abortiporus* — *Lindtneria*. Fungiflora, Oslo, 1986.
- Index Fungorum. CABI database, 2022. <http://www.index-fungorum.org>. Accessed 25.07.2022.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W. et al. Dictionary of Fungi. Tenth edition. CABI, 2008.
- Kotlaba F., Pouzar Z., Kout J. Locations of the very rare tricolor reticulate — *Daedaleopsis tricolor* in the Czech Republic. Mykologické Listy. 2010. № 113. P. 20–22.
- Koukol O., Kotlaba F., Pouzar Z. Taxonomic evaluation of the polypore *Daedaleopsis tricolor* based on morphology and molecular data. Czech Mycol. 2014. V. 66. P. 107–119.
<https://doi.org/10.33585/cmy.66201>
- Lebedev L.R., Teplyakova T.V., Vyazovaya E.A. et al. Method for Obtaining *Daedaleopsis confragosa* K-1326 Extracts with Antitumor Activity. Biotechnology. 2019. V. 35 (1). P. 68–72 (in Russ.).
- Markovič M., Orlovič S., Pap P. et al. Influence of temperature on the mycelium growth of *Daedaleopsis confragosa* (Bolt.: Fr.) J. Schröt. Topola. 2013. № 191/192. P. 31–41.

- Markovič M., Pap P., Drekić M. et al. Ferment activity of *Daedaleopsis confragosa* (Bolt.: Fr.) J. Schröt. fungus. Topola. 2015. № 195/196. P. 107–115.
- Mayr E. Populations, species and evolution. Mir, Moscow, 1974 (in Russ.).
- Mentrida S., Krisai-Greilhuber I., Voglmayr H. Molecular evaluation of species delimitation and barcoding of *Daedaleopsis confragosa* specimens in Austria. Österreichische Zeitschr. Pilzkund. 2015. V. 24. P. 173–179.
- Mukhin V.A., Zhuykova E.V., Vladykina V.D. et al. Notes on medicinal polypore species from the genus *Daedaleopsis* (*Agaricomycetes*), distributed in the Asian part of Russia. Int. J. Medicinal Mushrooms. 2020. V. 22 (8). P. 775–780. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2020035417>
- Piątek M. New discovery of *Daedaleopsis tricolor* (*Fungi, Poriales*) and a review of its distribution in Poland. Polish Bot. J. 2001. V. 46 (2). P. 277–279.
- Ryvarden L., Gilbertson R.L. European polypores. V. 6. P. 1: *Abortiporus* – *Lindneria*. Fungiflora, Oslo, 1993.
- Stajić M., Čilerdžić J., Galić M. et al. Lignocellulose degradation by *Daedaleopsis confragosa* and *D. tricolor*. BioResources. 2017. V. 12 (4). P. 7195–7204. <https://doi.org/10.15376/biores.12.4.7195-7204>
- Tselniker Yu.L., Malkina I.S., Kovalev A.G. et al. The growth and CO₂ gaseous exchange in forest trees. Nauka, Ekaterinburg, 1993 (in Russ.).
- Vidović S., Zeković Z., Mujić I. et al. The antioxidant properties of polypore mushroom *Daedaleopsis confragosa*. Cent. Eur. J. Biol. 2011. V. 6 (4). P. 575–582. <https://doi.org/10.2478/s11535-011-0029-5>
- Vladykina V.D., Mukhin V.A., Badalyan S.M. *Daedaleopsis* genus in Siberia and the Far East of Russia. In: Information technology in biodiversity research: Proceedings of III Russian National conference. Ekaterinburg, 2020, pp. 17–26.
- Zhao J.-Y., Ding J.-H., Li Z.-H. et al. Two new compounds from cultures of the basidiomycete *Daedaleopsis tricolor*. J. Asian Natural Products Res. 2020. V. 22 (10). P. 941–946. <https://doi.org/10.1080/10286020.2019.1668377>
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Дудка И.А., Вассер С.П., Элланская И.А. и др. (Dudka et al.) Методы экспериментальной микологии. Киев: Наукова думка, 1982. 552 с.
- Майр Э. (Mayr) Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 464 с.
- Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г. и др. (Tselniker et al.) Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.

Temperature Dynamics of Growth, CO₂ Gas Exchange and Competitiveness of *Daedaleopsis confragosa* and *D. tricolor*

V. A. Mukhin^{a,b,#}, V. D. Vladykina^{b,##}, and D. K. Diyarova^{a,###}

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

^bUral Federal University named after the first President of Russia B.N. Eltsin, Ekaterinburg, Russia

[#]e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru

^{##}e-mail: viktoria.yambusheva@urfu.ru

^{###}e-mail: dasha_d@ipae.uran.ru

The temperature dynamics of mycelium growth, CO₂ gas exchange and competitiveness of *Daedaleopsis confragosa* and *D. tricolor* were analyzed. It has been shown that on agar (MEA) mycelium growth is limited to 5–35°C, and its maximum is observed at 30°C (*D. confragosa*) – 35°C (*D. tricolor*). The mycelium CO₂ gas exchange at MEA is recorded in the range of 5–50°C, with a maximum for *D. confragosa* at 35°C and 45°C for *D. tricolor*. The temperature dynamics of CO₂ gas exchange in wood destroyed by *D. confragosa* and *D. tricolor* does not fundamentally differ from that of dikaryotic mycelium on MEA: recorded in the same temperature range (5–50°C), the temperature maximum is higher in *D. tricolor* (40)°C than in *D. confragosa* (30°C). According to the temperature characteristics of mycelium growth and CO₂ gas exchange *D. confragosa* and *D. tricolor* can be characterized as mesophilic fungi, but differ in pronounced ecological individuality in relation to low and high temperatures. *D. confragosa* is characterized by more intensive growth and CO₂ gas exchange of mycelium at 5–10°C, and *D. tricolor* at 35–50°C, which determines the temperature dynamics of their competitiveness: higher in *D. confragosa* at low, and in *D. tricolor* – at high temperatures. This corresponds to their geographical distribution: the first one is found in all latitudinal parts of the forest zone, and the second one is absent in its northern part, but common in the southern. According to the geographical and ecological-physiological features, *D. tricolor* can apparently be considered as the southern subspecies of *D. confragosa* s.l.

Keywords: Basidiomycota, ecophysiology, temperature factor, xylotrophic fungi

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4 : 633.1

ЮВЕНИЛЬНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ И ОБРАЗЦОВ ЯЧМЕНЯ К NET-, SPOT- И ГИБРИДНОЙ (NET × SPOT) ФОРМАМ *PYRENOPHORA TERES*

© 2023 г. Н. М. Лашина^{1,*}, Н. В. Мироненко^{1,**}, А. А. Зубкович^{2,***}, О. С. Афанасенко^{1,****}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Санкт-Петербург, Россия

²Научно-практический центр НАН РБ по земледелию, 222160 Жодино, Республика Беларусь

*e-mail: nlashina@mail.ru

**e-mail: nina2601mir@mail.ru

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

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

Поступила в редакцию 17.08.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

Сетчатая пятнистость — экономически важная болезнь ячменя. Возбудителем является аскомицет *Pyrenophora teres*, который существует в двух формах — *f. teres* (*Ptt*) и *f. maculata* (*Ptm*), отличающихся по симптомам на растениях ячменя. Эти две формы легко скрещиваются в лабораторных условиях с образованием фертильного потомства, однако доказать гибридную природу изолятов гриба, иногда встречающихся в природных популяциях возбудителя и несущих признаки обеих форм, крайне сложно. В 2020 г. нами впервые выявлены межвидовые гибриды *Ptt* × *Ptm* в природных популяциях *P. teres* Краснодарского края, собранных в 2016 г. Целью исследований являлось сравнительное изучение вирулентности двух изолятов *Ptt*, двух — *Ptm* различного происхождения и гибридного изолята *Ptt* × *Ptm* к широкому набору генотипов ячменя из коллекции ВИР, предварительно отобранных по устойчивости к *Ptt*, для определения изменчивости признака вирулентности у гибридного изолята и характеристики устойчивости к обеим формам гриба и гибриду. В зависимости от генотипа ячменя проявлялись 3 типа симптомов болезни при инокуляции гибридным изолятом *Ptt* × *Ptm*: 1) характерных для *Ptt*, 2) характерных для *Ptm* и 3) смешанного типа. По-видимому, проявление симптомов после инокуляции гибридным изолятом зависит от генотипа ячменя, влияющего на экспрессию определенных генов эффекторов патогена. Показано, что в большинстве случаев изоляты *Ptm* отличаются по вирулентности от изолятов *Ptt* к одним и тем же образцам ячменя, а гибридный изолят *Ptt* × *Ptm* как от *Ptt*, так и от *Ptm*. В среднем гибридный изолят *Ptt* × *Ptm* был менее агрессивным по сравнению с изолятами *Ptt* и *Ptm*. При сравнении типов реакций образцов ячменя ко всем изученным изолятам *Ptt* и *Ptm* выявлено 8.8% образцов устойчивых к обеим формам *P. teres* и 5.6% — к *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*. Изучение вирулентности природного гибрида *Ptt* × *Ptm* проведено впервые, выявленные устойчивые к двум формам возбудителя сетчатой пятнистости образцы ячменя являются ценным исходным материалом для селекции.

Ключевые слова: вирулентность, гибридная форма (net × spot), сетчатая пятнистость, устойчивость, ячмень, net-форма, spot-форма, *Pyrenophora teres*

DOI: 10.31857/S0026364823010099, **EDN:** HRRZNH

ВВЕДЕНИЕ

Сетчатая пятнистость наносит значительный ущерб урожаю ячменя во всем мире, и поэтому является экономически важной болезнью. Возбудителем болезни является аскомицет *Pyrenophora teres* Drechsler, который существует в двух формах — net-форма (*f. teres*, *Ptt*) и spot-форма (*f. maculata*, *Ptm*). Эти формы различаются по симптомам на растении хозяине. В регионах, где наблюдается высокая влажность и прохладная температура воздуха, создаются условия, благоприятные для частых эпидемий сетчатой пятнистости (Ma et al.,

2004; Liu et al., 2011). Потери урожая могут составлять от 10 до 50%, вплоть до полной гибели сильно восприимчивых сортов при благоприятных для развития болезней условиях (Mathre, 1997; Murray, Brennan, 2010; Galano et al., 2011; McLean et al., 2014). Поражение болезнью приводит к уменьшению размера, плотности зерна и отрицательно сказывается на соложении у пивоваренного и качестве зерна у кормового ячменя (Mathre, 1997; Grewal et al., 2008; Liu et al., 2011; Wang et al., 2015; Backes et al., 2021).

Снижение уровня агротехники, а также нулевая обработка почвы способствовали широкому

распространению болезни (Shipton et al., 1973; Mathre, 1997; McLean et al., 2009). К факторам, способствующим повышению экономической значимости болезни, относятся также восприимчивость современных сортов ячменя и изменения климатических условий (Lashina, Afanasenko, 2019).

Впервые Smedegård-Petersen (1971) обнаружил существование двух форм *P. teres* отличающихся по вызываемым симптомам. При заражении ячменя грибом *P. teres* f. *teres* (*Ptt*) можно наблюдать поражения сетчатого типа в виде узких, темно-коричневых, продольных и поперечных полосок, окруженных хлорозом, создающих рисунок сетки на листьях ячменя, из-за которого болезнь получила свое название (Shipton et al., 1973). Симптомы сетчатой пятнистости были впервые описаны в 1920 г. (Atanasoff, Johnson, 1920). Spot-форма проявляется на листьях ячменя в виде темно-коричневых округлых или эллиптических пятен, окруженных хлоротичными ореолами различной ширины.

Как и в случае с другими заболеваниями растений, проявление симптомов, таких как размер поражения и наличие хлороза, зависит от генотипа хозяина, вирулентности патогена и условий окружающей среды. Симптомы, вызываемые *P. teres*, индуцируются различными токсинами (Smedegård-Petersen, 1977; Weiergang et al., 2002). Вырабатываемые фитотоксичные соединения включают пиренолиды, пиренолины и три пептидных алкалоида, аспергилмарасмин А и его производные (Muria-Gonzalez et al., 2020).

Возбудитель проникает через устьица, и при искусственной инокуляции уже через 24 ч на месте проникновения видны небольшие круглые или эллиптические точечные поражения, которые разрастаются и превращаются либо в темно-коричневые пятна с продольными и поперечными полосками, образующими сетчатый рисунок (*Ptt*), либо округлые и продолговатые пятна, окруженные хлорозом (*Ptm*). На высокоустойчивых генотипах ячменя образовавшиеся точечные некрозы не разрастаются, на восприимчивых — сильное заражение проростков может привести к полной гибели листьев.

Net-форма может быть легко идентифицирована на растениях ячменя на основе симптоматики, а spot-форму можно принять за симптомы, вызываемые *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker (McLean et al., 2009; Marshall et al., 2015; Burlakoti et al., 2017; Rehman et al., 2020).

В 1985 г. было обнаружено, что *P. teres* f. *teres* распространен по всей территории прерийных провинций Канады, в то время как *P. teres* f. *maculata* был наиболее распространен в Саскачеване. Также при исследовании 224 изолятов в Западной Канаде подтверждено, что 82% были *Ptt* и только 18% оказались *Ptm* (Tekauz, 1990).

Распространение spot-формы расширилось в основных регионах-производителях ячменя,

включая США, Австралию, Канаду, Данию, Южную Африку и Норвегию (Liu et al., 2011; Turkington et al., 2011; Lartey et al., 2013), а также в Северной Африке (Lammari et al., 2019). Эпифитотии были отмечены в некоторых районах Канады, Австралии, США (Liu, Friesen, 2010; McLean et al., 2009, 2010; Fowler et al., 2017). Широкое возделывание устойчивых к *Ptt* сортов ячменя, которые оказались восприимчивыми к *Ptm* в условиях Австралии и Южной Африки привело к эпифитотийному развитию spot-формы сетчатой пятнистости (Louw et al., 1996; McLean et al., 2010a; Lehmsiek et al., 2010).

Spot-форма возбудителя сетчатой пятнистости ячменя была впервые обнаружена в России в 2011 в Краснодарском крае (Anisimova et al., 2011) и в 2014 г. в Беларуси (Mironenko et al., 2016). В России отсутствуют сведения об эффективности доноров устойчивости к этой форме патогена и, соответственно, целенаправленная селекция на устойчивость. При этом, например, в условиях Австралии эта форма является более агрессивной, чем net-форма и преобладает на посевах ячменя (Jayasena et al., 2007; Murray, Brennan, 2010; McLean et al., 2016).

Впервые Smedegård-Petersen (1971) показал, что эти две формы могут скрещиваться с образованием фертильного потомства, однако доказать гибридную природу изолятов гриба, иногда встречающихся в природных популяциях возбудителя и несущих признаки обеих форм, крайне сложно. Campbell et al. (1999) еще раз продемонстрировали успешное скрещивание этих двух форм *in vitro* и показали, что большинство полученных потомков вызывают симптомы в виде пятен с сетчатым рисунком на листьях ячменя. В дальнейшем исследовании было показано, что гибридное потомство net × spot генетически стабильно (Campbell, Crous, 2003). Сведения о возможной естественной гибридизации между этими двумя формами в природных популяциях *P. teres* в литературе отсутствуют, однако исследования, проведенные в Южной Африке и в Чешской Республике, показали, что она возможна, так как были обнаружены изоляты с аллелями *Ptt* и *Ptm* (Campbell et al., 2002; Leisova et al., 2005; Leisova-Svobodova et al., 2014). В исследовании, проведенном в Австралии, один гибрид *Ptt* × *Ptm* (WAC10721) был идентифицирован среди 60 изолятов *Ptm* (McLean et al., 2014). В 2020 г. нами впервые выявлены межвидовые гибриды *Ptt* × *Ptm* в природных популяциях *P. teres* в Краснодарском крае (Mironenko et al., 2021).

На филогенетическом древе формы *P. teres* — f. *teres* и f. *maculata* — образуют отдельные кластеры и должны рассматриваться отдельно при изучении вирулентности патогенов и устойчивости растения-хозяина (Rau et al., 2007; Jalli, 2011; Ellwood et al., 2012; Syme et al., 2018). Известно, что различные гены и QTL контролируют устойчивость яч-

Таблица 1. Происхождение моноконидиальных изолятов *Ptt*, *Ptm* и гибрида *Ptt* × *Ptm*

Форма	Название изолята	Происхождение	Сорт ячменя
<i>Ptt</i>	F18	Беларусь (Минская обл.)	Фэст
<i>Ptt</i>	S18	Россия (Краснодар)	Спринтер
<i>Ptm</i>	11.3	Беларусь (Брестская обл.)	Kangoos
<i>Ptm</i>	f.m. 48.2	Россия (Краснодар)	Escape
Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	Kp-2016-15	“ ”	Спринтер

меня к этим формам (Manninen et al., 2006; Grewal et al., 2008, 2012).

Целью исследований являлось сравнительное изучение вирулентности двух изолятов *Ptt*, двух — *Ptm* различного происхождения и гибридного изолята *Ptt* × *Ptm* к набору из 86 сортов и образцов ячменя из коллекции ВИР, предварительно отобранных по устойчивости к *Ptt*, для определения изменчивости признака вирулентности у гибридного изолята и характеристики устойчивости к обоим формам гриба и гибриду.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Изучали устойчивость 86 сортов и образцов ячменя из коллекции ВИР, которые по предварительным оценкам отличались различным уровнем устойчивости к изолятам *Ptt*. Растения ячменя высевали в контейнеры размером 18 × 13 × 6 см с почвогрунтом “Terra Vita®” по 12 образцов (по 3 зерна каждый) в 1 контейнер в трех повторностях. Всего оценивали девять растений каждого образца к каждому изоляту.

Культивировали растения в контролируемых условиях климатической комнаты Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений в течение 10–12 дней при температуре 20–22°C с фотопериодом 16 ч (интенсивность освещения 5000 люкс)/8 ч ночь.

Изоляты *Pyrenophora teres*. Для инокуляции использовали по два моноконидиальных изолята *Ptt* и *Ptm* разного географического происхождения (табл. 1), а также гибридный изолят *Ptt* × *Ptm* (Кр-2016-15), обнаруженный в краснодарской популяции патогена в 2016 г. и выделенный из листьев сорта Спринтер. Доказательство гибридной природы изолята Кр-2016-15 было получено методом ПЦР со специально разработанными праймерами (Poudel et al., 2017). Гибридный изолят Кр-2016-15 имел четыре маркера, специфичных для *Ptt* и три — для *Ptm* формы патогена, полученных с праймерами Q2, Q3, Q4, Q5 и Q7, Q9, Q12, соответственно (Mironenko et al., 2021). В ПЦР с видоспецифичными праймерами для *Ptt* и *Ptm*, разработанными Williams et al. (2001), гибридный изолят Кр-2016-15 давал оба диагностических фрагмента — 378 п.н. для *Ptt* и 411 п.н. для *Ptm*.

Выделение из пораженных листьев и размножение изолятов проводили на модифицированной среде Чапека (ЧЛМ), содержащей KCL — 0.5 г, K₂HPO₄ — 0.5 г, MgSO₄ — 0.5 г, мочевины — 1.2 г, лактозу — 20 г и агар-агар Kobe I (ROTH) — 17 г на 1 л дистиллированной воды. Гриб выращивали в стеклянных чашках под УФ-лампами с 14-часовым фотопериодом при температуре 18–20°C в течение 10–14 дней. Моноконидиальные изоляты получали путем переноса отдельных конидий на питательную среду.

Подготовка инокулюма и инокуляция. Для приготовления суспензии конидии изолятов гриба собирали с поверхности агаровой среды шпателем, добавляя в чашку Петри р-р Твин 20 (0.1 мл/л) в дистиллированной воде. Суспензию фильтровали через два слоя марли для удаления фрагментов мицелия. Концентрацию суспензии доводили до 5000 конидий на 1 мл.

Инокуляцию растений проводили в фазе двух-трех листьев путем опрыскивания суспензией моноконидиальных изолятов с помощью пульверизатора из расчета примерно 0.2 мл на растение.

После инокуляции растения накрывали полиэтиленовыми пакетами и оставляли на 48 ч при температуре 20–22°C без света. Через 2 дня инокулированные растения помещали под светоустановки с 16 ч фотопериодом и влажностью воздуха 60–70%.

Оценка устойчивости. Типы реакций проростков оценивали на втором листе через 10–12 дней после инокуляции изолятами *Ptt* по 10-балльной шкале Текауза (рис. 1) и по девятибалльной шкале (рис. 2) после заражения изолятами *Ptm*. Тип реакции проростков на заражение гибридным изолятом *Ptt* × *Ptm* определяли с использованием обеих шкал, руководствуясь типом проявления болезни на листьях ячменя: (1) характерных для *Ptt*, (2) для *Ptm* и (3) смешанный тип (табл. 2).

Типы реакции устойчивости (R) как к *Ptt*, так и к *Ptm* характеризовались появлением мелких не увеличивающихся пятен без хлороза (баллы 1–5), баллы от 1 до 3.5 характеризуют образцы ячменя как высокоустойчивые (HR). Поражения, классифицированные как умеренно восприимчивые (MR) к обоим формам гриба, имели небольшие хлорозы, окружающие пятна (балл 5.1–6.9). На

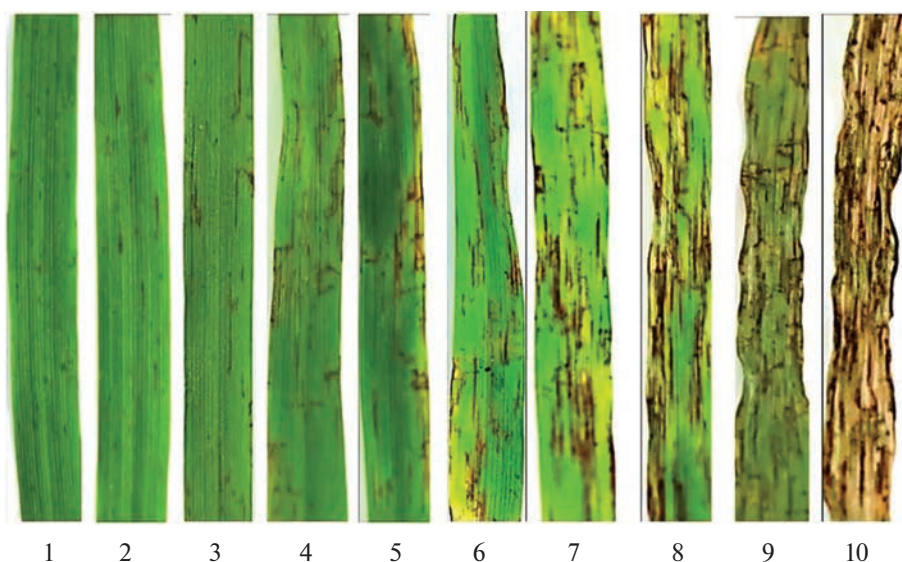


Рис. 1. Шкала для учета типа реакции на заражение возбудителем *Pyrenophora teres* f. *teres* (Tekauz, 1985).



Рис. 2. Шкала для учета типа реакции на заражение возбудителем *Pyrenophora teres* f. *maculata* (<https://www.hutton.ac.uk/sites/default/files/files/events/IWBLB/Poster-Tekauz.pdf>, дата обращения — 11.05.2022).

восприимчивых (S) образцах пятна увеличиваются и сливаются, хлороз может покрывать всю листовую пластинку и приводить к гибели листьев (баллы 7–10 для *Ptt* и 7–9 для *Ptm*) (Tekauz, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типы реакции образцов ячменя к изолятам *Ptt* и *Ptm* представлены в табл. 2. При определении соответствия типов реакций к разным изолятам

классы MR и S были объединены в класс восприимчивых (баллы 5.1–10).

Распределение по устойчивости к изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm* представлено на рис. 3. Небольшое количество образцов ячменя были устойчивы как к гибриднему изоляту, так и ко всем изолятам *Ptt* и *Ptm* (5.6%) (рис. 3). Только четыре образца (1%) устойчивы к изолятам *Ptt* и *Ptm*, оказались восприимчивыми к гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*, при этом симптомы на двух об-

Таблица 2. Оценка устойчивости генотипов ячменя к изолятам *Ptt*, *Ptm* и *Ptt* × *Ptm*

№ каталога ВИР	Происхождение	Рядность	Моноконициальные изоляты					
			<i>Ptm</i>		<i>Ptt</i>		Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	
			f.m. 48.2	11.3	S18	F18	Кр-2016-15	проявление признака
			Тип реакции (балл)/категория устойчивости					
2589	Узбекистан	6	3.3/HR	2.3/HR	1.5/HR	2.3/HR	1/HR	(1) <i>teres</i>
2710	Казахстан	6	н/д	2/HR	3.8/R	6/MR	4/R	(1) <i>teres</i>
2893	Туркменистан	6	2/HR	1/HR	2.5/HR	н/д	3/HR	(1) <i>teres</i>
2946	Россия (Красноярск)	2	2.7/HR	3.3/HR	7/S	5/R	1.3/HR	(1) <i>teres</i>
3114	Таджикистан	6	н/д	2.8/HR	6.8/MR	6.7/MR	3/HR	(2) <i>mac</i>
3267	Северная Америка	6	н/д	3.3/HR	6/MR	6.3/MR	5/R	(2) <i>mac</i>
4071	Монголия	6	н/д	1.5/HR	8.5/S	3.5/HR	4.8/R	(2) <i>mac</i>
5059	Туркменистан	2	3.5/HR	2.3/HR	2/HR	н/д	2/HR	(1) <i>teres</i>
5208	Австралия	2	3/HR	1.7/HR	2.8/HR	2/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
5900	Туркменистан	6	2.5/HR	1/HR	1.8/HR	3/HR	1/HR	(1) <i>teres</i>
5909	“ ”	6	2.5/HR	2/HR	5/R	4.7/R	1.5/HR	(2) <i>mac</i>
6889	Турция	2	4/R	2.3/HR	6/MR	6.7/MR	1.5/HR	(2) <i>mac</i>
6891	“ ”	2	7/S	2.8/HR	5/R	7/S	6/MR	(1) <i>teres</i>
6909	“ ”	6	7/S	2.5/HR	5.3/MR	6.7/MR	4.5/R	(3) <i>mac/t</i>
7471	Мексика	6	6.7/MR	2.5/HR	3/HR	2.7/HR	5.3/MR	(3) <i>mac/t</i>
7623	Сирия	6	2/HR	1.7/HR	9/S	6.3/MR	5.7/MR	(3) <i>mac/t</i>
8376	Кипр	6	5.3/MR	2.3/HR	6.5/MR	6/MR	5.7/MR	(3) <i>mac/t</i>
8723	Эфиопия	6	7/S	1.5/HR	9/S	6/MR	3.3/HR	(3) <i>mac/t</i>
8780	Италия	6	7/S	3.3/HR	7.5/S	3.3/HR	2.3/HR	(3) <i>mac/t</i>
8787	“ ”	6	7/S	3/HR	7.8/S	4.3/R	3/HR	(1) <i>teres</i>
8812	“ ”	6	4/R	2.3/HR	4.3/R	2/HR	2/HR	(1) <i>teres</i>
8835	“ ”	6	4/R	2/HR	3/HR	6/MR	5.5/MR	(3) <i>mac/t</i>
8852	Египет	6	4/R	3/HR	6.8/MR	7/S	4/R	(1) <i>teres</i>
8877	Испания	6	2.3/HR	4/R	6.5/MR	4.3/R	3/HR	(1) <i>teres</i>
8953	Турция	2	6/MR	2/HR	3/HR	6/MR	2.3/HR	(3) <i>mac/t</i>
8977	“ ”	2	5/R	2.5/HR	2.3/HR	5.3/MR	5.3/MR	(3) <i>mac/t</i>
9004	“ ”	2	5/R	3/HR	1.3/HR	4.3/R	5.5/MR	(3) <i>mac/t</i>
9254	Таджикистан	6	3/HR	3.3/HR	4/R	5/R	н/д	н/д
9264	Узбекистан	6	н/д	6.7/MR	1.3/HR	1.3/HR	4.5/R	(2) <i>mac</i>
9308	Туркменистан	6	3/HR	1.3/HR	2/HR	3.3/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
10095	“ ”	6	н/д	2/HR	5.5/MR	1.3/HR	4/R	(2) <i>mac</i>
10106	“ ”	6	5/R	2.7/HR	1.8/HR	2.3/HR	4.3/R	(2) <i>mac</i>
11011	Япония	6	2/HR	3/HR	2/HR	3/HR	н/д	н/д
11031	“ ”	6	2.3/HR	2.7/HR	1.3/HR	5.3/MR	2.3/HR	(3) <i>mac/t</i>
11777	Кыргызстан	2	2/HR	3/HR	1.3/HR	3.7/R	1.3/HR	(2) <i>mac</i>

Таблица 2. Продолжение

№ каталога ВИР	Происхождение	Рядность	Моноконициальные изоляты					
			<i>Ptm</i>		<i>Ptt</i>		Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	
			f.m. 48.2	11.3	S18	F18	Kp-2016-15	проявление признака
11993	“ ”	6	6.3/MR	4/R	6/MR	4/R	5/R	(2) <i>mac</i>
12023	“ ”	6	7.7/S	3.5/HR	3.5/HR	3.7/R	2.7/HR	(2) <i>mac</i>
14679	Россия (Тува)	6	6.3/MR	2.5/HR	2.3/HR	6/MR	3/HR	(2) <i>mac</i>
14931	Таджикистан	6	6.5/MR	4.5/R	7.8/S	6/MR	2/HR	(1) <i>teres</i>
14936	“ ”	6	8/S	3.5/HR	2.3/HR	6/MR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
14959	“ ”	6	7.5/S	2.7/HR	2.3/HR	5.7/MR	4.7/R	(2) <i>mac</i>
15355	Австралия	6	8.7/S	3.3/HR	3.5/HR	4.3/R	6/MR	(2) <i>mac</i>
15811	Китай	6	7/S	6/MR	5.8/MR	2.3/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
15812	“ ”	6	3/HR	6/MR	5/R	2.5/HR	2/HR	(2) <i>mac</i>
15864	“ ”	6	2/HR	3/HR	4.8/R	6/MR	4.3/R	(2) <i>mac</i>
16468	Туркменистан	6	7.5/S	4/R	6.3/MR	3.3/HR	3/HR	(2) <i>mac</i>
17939	Узбекистан	6	7/S	6.5/MR	5.3/MR	6.3/MR	3/HR	(2) <i>mac</i>
18677	Канада	6	6/MR	1.5/HR	4.3/R	3.3/HR	6/MR	(2) <i>mac</i>
18716	“ ”	6	3/HR	2.8/HR	5/R	3.7/R	5.3/MR	(2) <i>mac</i>
18728	“ ”	6	2/HR	3.7/R	4.5/R	1.3/HR	5.7/MR	(2) <i>mac</i>
18755	“ ”	6	3.7/R	3.7/R	4.5/R	4.3/R	2.7/HR	(2) <i>mac</i>
18760 a	США	6	2/HR	2/HR	2/HR	1.5/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
19182	“ ”	6	3.7/R	4/R	2/HR	1.3/HR	1.3/HR	(1) <i>teres</i>
19282	“ ”	6	7/S	4/R	5.3/MR	4/R	3.3/HR	(2) <i>mac</i>
19393	Австралия	2	2.3/HR	2/HR	2/HR	3/HR	4.7/R	(2) <i>mac</i>
19395	“ ”	6	7/S	2/HR	3/HR	5/R	2.3/HR	(1) <i>teres</i>
19934	Украина	2	7/S	3.3/HR	5.5/MR	8.3/S	6/MR	(2) <i>mac</i>
19979	Эфиопия	2	3/HR	3.3/HR	2.3/HR	2/HR	1/HR	(1) <i>teres</i>
20001	“ ”	6	7/S	2.3/HR	6/MR	4.3/R	4.7/R	(3) <i>mac/t</i>
20127	“ ”	6	5.5/MR	2.5/HR	3/HR	3.3/HR	4/R	(2) <i>mac</i>
20165	“ ”	2	5/R	6/MR	3/HR	6/MR	1.3/HR	(1) <i>teres</i>
20179	“ ”	2	2/HR	3.3/HR	2/HR	5/HR	2/HR	(2) <i>mac</i>
20249	Япония	6	2.3/HR	2/HR	2.5/HR	3.5/HR	4/R	(2) <i>mac</i>
20497	“ ”	6	1.7/HR	2/HR	3.3/HR	3/HR	5/R	(2) <i>mac</i>
21472	“ ”	6	4.7/R	1.5/HR	3.5/HR	2.3/HR	3.3/HR	(2) <i>mac</i>
21538	Боливия	6	1.3/HR	3.3/HR	3/HR	н/д	2/HR	(1) <i>teres</i>
21576	Эквадор	6	6.3/MR	3.7/R	3.3/HR	7.7/S	2.7/HR	(1) <i>teres</i>
21850	Эфиопия	6	7/S	5.8/MR	4.8/R	5/R	2/HR	(1) <i>teres</i>
22836	Австралия	2	6.3/MR	3.3/HR	4.3/R	н/д	4.7/R	(1) <i>teres</i>
23874	Эфиопия	6	4/R	7.5/S	2/HR	5/R	4.5/R	(1) <i>teres</i>
25274	“ ”	2	5/R	3.5/HR	2.3/HR	2.5/HR	3.8/R	(2) <i>mac</i>

Таблица 2. Окончание

№ каталога ВИР	Происхождение	Рядность	Моноконициальные изоляты					
			<i>Ptm</i>		<i>Ptt</i>		Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	
			f.m. 48.2	11.3	S18	F18	Kp-2016-15	проявление признака
25283	США	6	5.7/MR	5.3/MR	3.3/HR	2.3/HR	2/HR	(1) <i>teres</i>
26110	Узбекистан	6	н/д	3/HR	2/HR	3.5/HR	4/R	(2) <i>mac</i>
26180	Россия (Ставрополь)	2	н/д	1.3/HR	6.3/MR	5.5/MR	6.7/MR	(2) <i>mac</i>
26338	Украина	2	6.7/MR	1.8/HR	6.7/MR	8/S	4/R	(3) <i>mac/t</i>
29268	Россия (Бурятия)	2	2.5/HR	9/S	3.3/HR	7.7/S	4.3/R	(2) <i>mac</i>
29334	Россия (Новосибирск)	2	н/д	5/R	2.5/HR	6.7/MR	2.3/HR	(1) <i>teres</i>
29700	США	6	н/д	4/R	8.3/S	6.3/MR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
29720	Эфиопия	2	6/MR	3/HR	4.3/R	7/S	5.7/MR	(2) <i>mac</i>
30311	Россия (Самара)	2	4.3/R	3.5/HR	1.5/HR	8.8/S	5.3/MR	(3) <i>mac/t</i>
30408	Канада	6	4/R	5/R	2.8/HR	3/HR	4.3/R	(2) <i>mac</i>
30616	Чехия	2	3/HR	3/HR	8.8/S	8.7/S	5.8/MR	(2) <i>mac</i>
30617	“ ”	2	5.7/MR	1/R	8.5/S	7/S	2.7/HR	(2) <i>mac</i>
NDB 112	США	6	5/R	5/R	3/HR	3.7/R	6/MR	(3) <i>mac/t</i>
26959	“ ”	6	5/R	5.3/MR	3.8/R	2/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
C.I 9214	Корея	6	2/HR	3/HR	5.5/MR	1.3/HR	4/R	(3) <i>mac/t</i>

Примечание. Баллы 1–3.5 соответствуют высокой устойчивости (HR) к изолятам *Ptt* и *Ptm*; 3.6–5.0 – устойчивости (R), 5.1–6.9 – средней устойчивости (MR), 7–10 – восприимчивости (S); н/д – нет данных; (1) *teres* – на листьях признаки net-формы; (2) *mac* – на листьях признаки spot-формы; (3) *mac/t* – на листьях признаки двух форм гриба.

разцах к-18728 и к-18716 проявились в виде spot-формы, а на двух других к-9004 и NDB-112 смешанного типа, как net-, так и spot-формы (табл. 2).

Среди высокоустойчивых к изолятам *Ptt* и *Ptm* и гибриднему изоляту (HR, типы реакции 1–3.5 балла) выделились сорта: Tifang (к-18760a), Fox (к-19182), Kaikei 22 (к-20249), Cowra 37 (к-5208) и образцы к-2589, к-5059, к-5900, к-9308, к-11777, к-19979 и к-21538 (табл. 2). Эти генотипы ячменя представляют ценный исходный материал для селекции на устойчивость к двум формам возбудителя сетчатой пятнистости.

Примерно одинаковое количество образцов оказалось устойчивым к изолятам *Ptt* и *Ptm* (22.6 и 24.7%), также как к изолятам *Ptt*, гибриднему изоляту (16.9%), *Ptm* и гибриднему изоляту (18.1%) (рис. 3). При этом высокой устойчивостью (HR) к изолятам *Ptm* характеризовалось почти в два раза большее количество изученных генотипов ячменя, чем к изолятам *Ptt*. При сравнении типов реакций образцов ячменя к изолятам *Ptt* и *Ptm* независимо от их происхождения только 8.8% образцов были устойчивы к обеим формам *P. teres* (рис. 3), из них равное количество 33.9% – шестирядных и 33.3% двурядных (табл. 2). В представленной вы-

борке изолятов *Ptt*, *Ptm* и *Ptt* × *Ptm* отсутствовали вирулентные к одним и тем же сортам. Невысокие значения совпадающих типов реакции восприимчивости к *Ptt* и *Ptm* (0.3%) объясняется изначальной подборкой генотипов ячменя с устойчивостью к *Ptt*. Этим же объясняется и небольшое количество генотипов, восприимчивых к изолятам *Ptt* и устойчивых к *Ptm* – 1.2% (рис. 3).

Изучение вирулентности гибридного изолята к набору из 86 сортов и образцов ячменя показало, что гибрид *Ptt* × *Ptm* отличался меньшей агрессивностью: средний балл поражения составлял 3.6, тогда как средний для *Ptt* – 4.4 и 3.9 для *Ptm*. В зависимости от генотипа ячменя проявлялись три типа симптомов болезни при инокуляции гибридным изолятом *Ptt* × *Ptm*: на 25 генотипах ячменя симптомы болезни были типичными для изолятов *Ptt*, на 45 образцах – для *Ptm*, а на 16 образцах встречались смешанные симптомы, имеющие признаки как spot- так и net-формы (табл. 2).

В табл. 3 приведены коэффициенты корреляции между изолятами *Ptt*, *Ptm* и гибридом *Ptt* × *Ptm* по их вирулентности к исследуемому набору генотипов ячменя. Слабая корреляция выявлена при сравнении типов реакций к изолятам *Ptt* и *Ptm*, со-

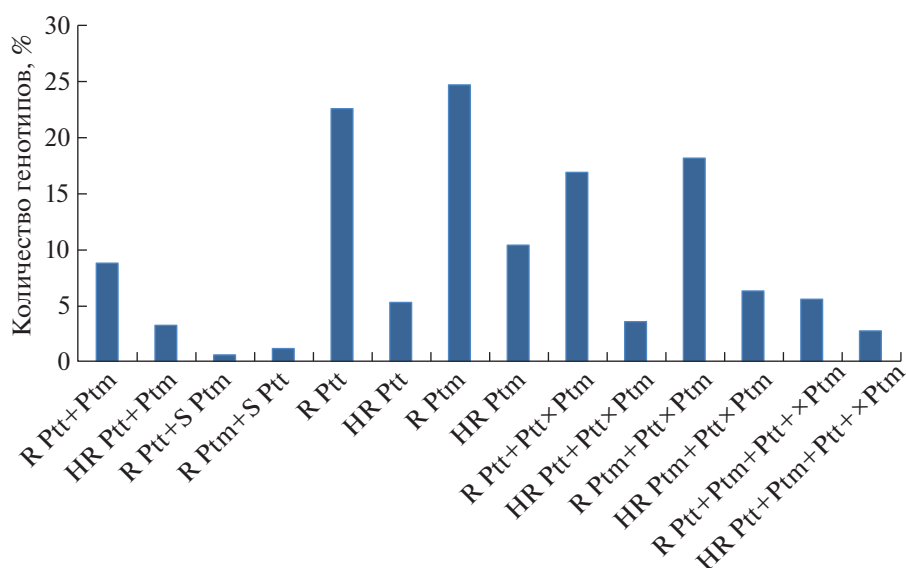


Рис. 3. Распределение по устойчивости к изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm* в коллекции из 86 генотипов ячменя: R *Ptt* + *Ptm* – устойчивые генотипы ко всем изолятам *Ptt* и *Ptm*; HR *Ptt* + *Ptm* – высокоустойчивые генотипы ко всем изолятам *Ptt* и *Ptm*; R *Ptt* + S *Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptt* и восприимчивые к изолятам *Ptm*; R *Ptm* + S *Ptt* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptm* и восприимчивые к изолятам *Ptt*; R *Ptt* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptt*; HR *Ptt* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptt*; R *Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptm*; HR *Ptm* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptm*; R *Ptt* + *Ptt* × *Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptt* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; HR *Ptt* + *Ptt* × *Ptm* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptt* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; R *Ptm* + *Ptt* × *Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; HR *Ptm* + *Ptt* × *Ptm* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; R *Ptt* + *Ptm* + *Ptt* × *Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; HR *Ptt* + *Ptm* + *Ptt* × *Ptm* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*.

бранных на одном поле в Краснодарском крае (0.36), изолятов *Ptt* из Краснодара и Республики Беларусь (0.27), а также изолятов *Ptt* из Республики Беларусь и *Ptm* из г. Краснодара (0.24). Остальные значения коэффициентов корреляции демонстрировали очень слабую положительную или отрицательную корреляцию (табл. 3).

В литературе имеется большой объем информации по результатам изучения изменчивости популяций возбудителя *P. teres* f. *teres* (Gupta, Loughman, 2001; Serenius, 2006; Serenius et al., 2007; Afanasenko et al., 2009; Koladia et al., 2016; Richards et al., 2016; Wallwork et al., 2016; Akhavan et al., 2016) и выявления источников и доноров устойчивости к бо-

лезни (Jalli et al., 2000; Novokazi et al., 2019; Daba et al., 2019; Rozanova et al., 2019). В отношении *P. teres* f. *maculata* в последние годы также появились сведения об устойчивости сортов и линий ячменя к этой форме гриба (Williams et al., 2003; Neupane et al., 2015; Tamang et al., 2015; Wang et al., 2015; Çelik Oğuz et al., 2017; Gyawali et al., 2019). Устойчивость к *Ptt* и *Ptm* находится под разным генетическим контролем (Manninen et al., 2006; Grewal et al., 2008, 2012; Burlacoti et al., 2017). В работе Manninen et al. (2006), ген *Rpt5*, контролирующей высокую устойчивость к *Ptt*, у образца из Эфиопии CI 9819 (к-25274) был локализован на хромосоме 6Н, а ген *Rpt6*, детерминирующий устойчи-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между изолятами *Ptt*, *Ptm* и гибридом *Ptt* × *Ptm* по их вирулентности к исследуемому набору генотипов ячменя

Изоляты	11.3 <i>Ptm</i> Беларусь	F.m. 48.2 <i>Ptm</i> Краснодар	F18 <i>Ptt</i> Беларусь	S18 <i>Ptt</i> Краснодар
F.m. 48.2 <i>Ptm</i> Краснодар	0.0272			
F18 <i>Ptt</i> Беларусь	−0.0689	0.2443		
S18 <i>Ptt</i> Краснодар	−0.0972	0.3557	0.2674	
Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	−0.1851	0.0197	0.1995	−0.0419

Примечание. Значение до 0.2 соответствует очень слабой, до 0.5 – слабой корреляции.

вость к *Ptm* на хромосоме 5Н. В наших исследованиях этот образец также проявил устойчивость ко всем изученным изолятам *Ptt*, *Ptm* и *Ptt* × *Ptm*. При этом симптомы при инокуляции гибридным изолятом проявились как характерные для *Ptm*.

Наиболее вероятной гипотезой существования изолятов *P. teres*, сочетающих в своем геноме маркеры *Ptt* и *Ptm*, является половая или соматическая гибридизация между двумя формами гриба при их совместном существовании на посевах ячменя, либо существование третьей (возможно, предковой) формы, сочетающей генетический материал *P. teres* f. *teres* и *P. teres* f. *maculata* (Mironenko et al., 2021).

Пока мы можем только предположить, что проявление симптомов при инокуляции гибридным изолятом зависит от генотипа ячменя, влияющего на экспрессию определенных генов-эффекторов патогена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые на большой выборке сортов и образцов ячменя проведено сравнительное изучение вирулентности изолятов двух форм возбудителя сетчатой пятнистости и гибридного изолята. Полученные данные свидетельствуют, что в большинстве случаев изоляты *Ptm* отличаются по вирулентности от изолятов *Ptt*, а гибридный изолят *Ptt* × *Ptm* — и от *Ptt*, и от *Ptm*. Впервые выявлены устойчивые и высокоустойчивые одновременно ко всем изученным изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm* генотипы ячменя, которые представляют ценный исходный материал для селекции на устойчивость к двум формам возбудителя сетчатой пятнистости.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 20-516-00007 Бел_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Afanasenko O.S., Jalli M., Pinnschmidt H.O. et al. Development of an international standard set of barley differential genotypes for *Pyrenophora teres* f. *teres*. Plant Pathol. 2009. V. 58 (4). P. 665–676. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02062.x>
- Akhavan A., Turkington T.K., Kebede B. et al. Genetic structure of *Pyrenophora teres* f. *teres* and *P. teres* f. *maculata* populations from western Canada. European J. Plant Pathol. 2016. V. 146 (2). P. 325–335. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-0919-5>
- Anisimova A.V., Mironenko N.V., Levshitanov S.A. The first find of *Pyrenophora teres* f. *maculata* in Krasnodar Territory. Plant Protection News. 2011. V. 3. P. 53–56 (in Russ.).
- Atanasoff D., Johnson A.G. Treatment of cereal seeds by dry heat. J. Agric. Res. 1920. V. 18. P. 379–390.
- Backes A., Guerriero G., Barka E.A. et al. *Pyrenophora teres*: Taxonomy, morphology, interaction with barley, and mode of control. Front. Plant Sci. 2021. V. 12. P. 614951. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.614951>
- Burlakoti R.R., Gyawali S., Chao S. et al. Genome-wide association study of spot form of net blotch resistance in the upper Midwest barley breeding programs. Phytopathology. 2017. V. 107 (1). P. 100–108. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-03-16-0136-R>
- Campbell G.F., Crous P.W., Lucas J.A. *Pyrenophora teres* f. *maculata*, the cause of *Pyrenophora* leaf spot of barley in South Africa. Mycol. Res. 1999. V. 103 (3). P. 257–267. <https://doi.org/10.1017/S0953756298007114>
- Campbell G.F., Lucas J.A., Crous P.W. Evidence of recombination between net- and spot-type populations of *Pyrenophora teres* as determined by RAPD analysis. Mycol. Res. 2002. V. 106 (5). P. 602–608. <https://doi.org/10.1017/S0953756202005853>
- Campbell G.F., Crous P.W. Genetic stability of net × spot hybrid progeny of the barley pathogen *Pyrenophora teres*. Australas. Plant Pathol. 2003. V. 32 (2). P. 283–287. <https://doi.org/10.1071/AP03016>
- Çelik Oğuz A., Karakaya A., Ergün N. et al. Turkish barley landraces resistant to net and spot forms of *Pyrenophora teres*. Phytopathol. Mediterr. 2017. V. 56 (2). P. 217–223. https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-19659
- Daba S.D., Horsley R., Brueggeman R. et al. Genome-wide association studies and candidate gene identification for leaf scald and net blotch in barley (*Hordeum vulgare* L.). Plant Dis. 2019. V. 103 (5). P. 880–889. <https://doi.org/10.1094/PDIS-07-18-1190-RE>
- Ellwood S.R., Syme R.A., Moffat C.S. et al. Evolution of three *Pyrenophora* cereal pathogens: recent divergence, speciation and evolution of non-coding DNA. Fungal Genetics and Biol. 2012. V. 49 (10). P. 825–829. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2012.07.003>
- Fowler R.A., Platz G.J., Bell K.L. et al. Pathogenic variation of *Pyrenophora teres* f. *teres* in Australia. Australas. Plant Pathol. 2017. V. 46 (2). P. 115–128. <https://doi.org/10.1007/s13313-017-0468-1>
- Galano T., Bultosa G., Fininsa C. Malt quality of 4 barley (*Hordeum vulgare* L.) grain varieties grown under low severity of net blotch at Holetta, west Shewa. Ethiopia. African J. Biotechnol. 2011. V. 10 (5). P. 797–806. <https://doi.org/10.5897/AJB09.346>
- Grewal T.S., Rossmagel B.G., Pozniak C.J. et al. Mapping quantitative trait loci associated with barley net blotch resistance. Theor. Appl. Genet. 2008. V. 116 (4). P. 529–539. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0688-9>
- Grewal T.S., Rossmagel B.G., Scoles G. Mapping quantitative trait loci associated with spot blotch and net blotch resistance in a doubled-haploid barley population. Mol. Breed. 2012. V. 30 (1). P. 267–279. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9616-4>
- Gupta S., Loughman R. Current virulence of *Pyrenophora teres* on barley in Western Australia. Plant Dis. 2001. V. 85 (9). P. 960–966. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2001.85.9.960>
- Gyawali S., Amezrou R., Verma R.P.S. et al. Seedling and adult stage resistance to spot form of net blotch (SFNB) in spring barley and stability of adult stage resistance to SFNB in Morocco. Eur. J. Plant Pathol. 2019. V. 153. P. 475–487. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1575-8>
- Jalli M. Sexual reproduction and soil tillage effects on virulence of *Pyrenophora teres* in Finland. Annls Appl. Biol.

2011. V. 158 (1). P. 95–105.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00445.x>
- Jalli M., Robinson J. Stable resistance in barley to *Pyrenophora teres* f. *teres* isolates from the Nordic-Baltic region after increase on standard host genotypes. Euphytica. 2000. V. 113 (1). P. 71–77.
<https://doi.org/10.1023/A:1003912825455>
- Jayasena K.W., Van Burgel A., Tanaka K. et al. Yield reduction in barley in relation to spot-type net blotch. Australas. Plant Pathol. 2007. V. 36 (5). P. 429–433.
<https://doi.org/10.1071/AP07046>
- Koladia V.M., Faris J.D., Richards J.K. et al. Genetic analysis of net-form net blotch resistance in barley lines CIho 5791 and Tifang against a global collection of *P. teres* f. *teres* isolates. Theor. Appl. Genet. 2017. V. 130 (1). P. 163–173.
<https://doi.org/10.1007/s00122-016-2801-4>
- Lammari H.I., Rehfus A., Stammler G. et al. Occurrence and frequency of spot form and net form of net blotch disease of barley in Algeria. J. Plant Dis. Prot. 2019. V. 127 (10). P. 35–42.
<https://doi.org/10.1007/s41348-019-00278-w>
- Lartey R.T., Caesar-TonThat T.C., Caesar A.G. et al. First report of spot form net blotch caused by *Pyrenophora teres* f. *maculata* on Barley in the Mon-Dak Area of the United States. Plant Dis. 2013. V. 97 (1). P. 143.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-07-12-0657-PDN>
- Lashina N.M., Afanasenko O.S. Susceptibility to leaf blights of commercial barley cultivars in North-Western region of Russia. Plant protection news. 2019. V. 2 (100). P. 23–28 (in Russ.).
[https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2\(100\)-23-28](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2(100)-23-28)
- Lehmensiek A., Bester A.E., Sutherland M.W. et al. Population structure of South African and Australian *Pyrenophora teres* isolates. Plant Pathol. 2010. V. 59 (3). P. 504–515.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02231.x>
- Leisova L., Kucera L., Minarikova V. et al. AFLP based PCR markers that differentiate spot and net forms of *Pyrenophora teres*. Plant Pathol. 2005. V. 54 (1). P. 66–73.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2005.01117.x>
- Leisova-Svobodova L., Minarikova V., Matusinsky P. et al. Genetic structure of *Pyrenophora teres* net and spot populations as revealed by microsatellite analysis. Fungal Biol. 2014. V. 118 (2). P. 180–192.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2013.11.008>
- Liu Z., Ellwood S.R., Oliver R.P. et al. *Pyrenophora teres*: profile of an increasingly damaging barley pathogen. Mol. Plant Pathol. 2011. V. 12 (1). P. 1–19.
<https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2010.00649.x>
- Liu Z.H., Friesen, T.L. Identification of *Pyrenophora teres* f. *maculata*, causal agent of spot type net blotch in North Dakota. Plant Dis. 2010. V. 94 (4). P. 480.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-94-4-0480A>
- Louw J.P., Crous P.W., Holz G. Relative importance of the barley net blotch pathogens *Pyrenophora teres* f. *teres* (net type) and *P. teres* f. *maculata* (spot type) in South Africa. Afr. Plant Protect. 1996. V. 2 (2). P. 89–95.
https://hdl.handle.net/10520/AJA10233121_225
- Ma Z.Q., Lapitan N.L.V., Steffenson B. QTL mapping of net blotch resistance genes in a doubled-haploid population of six-rowed barley. Euphytica. 2004. V. 137 (3). P. 291–296.
<https://doi.org/10.1023/B:EUPH.0000040441.36990.58>
- Manninen O., Jalli M., Kalendar R. et al. Mapping of major spot-type and net-type net blotch resistance genes in the Ethiopian barley line CI 9819. Genome. 2006. V. 49 (12). P. 1564–1571.
<https://doi.org/10.1139/g06-119>
- Marshall J.M., Kinzer K., Brueggeman R.S. First report of *Pyrenophora teres* f. *maculata* the cause of spot form net blotch of barley in Idaho. Plant Dis. 2015. V. 99 (12). P. 1860.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-03-15-0349-PDN>
- Mathre D.E. (ed.) Compendium of barley diseases, 2nd ed. St. Paul, MN: American Phytopathological Society, 1997. P. 28–31.
- McLean M., Weppeler R., Howlett B. Spot form of net blotch suppression and yield of barley in response to fungicide application in the Wimmera region of Victoria, Australia. Australas. Plant Pathol. 2016. V. 45 (1). P. 37–43.
<https://doi.org/10.1007/s13313-015-0387-y>
- McLean M.S., Howlett B.J., Hollaway G.J. Epidemiology and control of spot form of net blotch (*Pyrenophora teres* f. *maculata*) of barley: a review. Crop Pasture Sci. 2009. V. 60 (4). P. 303–315.
<https://doi.org/10.1071/CP08173>
- McLean M.S., Keiper F.J., Hollaway G.J. Genetic and pathogenic diversity in *Pyrenophora teres* f. *maculata* in barley crops of Victoria, Australia. Australas. Plant Pathol. 2010a. V. 39 (4). P. 319–325.
<https://doi.org/10.1071/AP09097>
- McLean M.S., Howlett B.J., Hollaway G.J. Spot form of net blotch, caused by *Pyrenophora teres* f. *maculata*, is the most prevalent foliar disease of barley in Victoria, Australia. Australas. Plant Pathol. 2010b. V. 39. P. 46–49.
<https://doi.org/10.1071/AP09054>
- McLean M.S., Martin A., Gupta S. et al. Validation of a new spot form of net blotch differential set and evidence for hybridisation between the spot and net forms of net blotch in Australia. Australas. Plant Pathol. 2014. V. 43. P. 223–233.
<https://doi.org/10.1007/s13313-014-0285-8>
- Mironenko N.V., Anisimova A.V., Baranova O.A. et al. Species composition and structure on mating-type loci and virulence of *Pyrenophora teres* populations in the North-West region of Russia and Belarus. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50 (3). P. 185–194. (in Russ.).
- Mironenko N.V., Lashina N.M., Baranova O.A. et al. Hybridization between forms of *Pyrenophora teres* in natural populations of Russia and Belarus. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (1). P. 51–58. (in Russ.)
<https://doi.org/10.31857/S0026364821010074>
- Muria-Gonzalez M.J., Zulak K.G., Allegaert E. et al. Profile of the in vitro secretome of the barley net blotch fungus, *Pyrenophora teres* f. *teres*. Physiol. Mol. Plant Pathol. 2020. V. 109. P. 101451.
<https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2019.101451>
- Murray G.M., Brennan J.P. Estimating disease losses to the Australian barley industry. Australas. Plant Pathol. 2010. V. 39 (1). P. 85–96.
<https://doi.org/10.1071/AP09064>
- Neupane A., Tamang P., Brueggeman R.S. et al. Evaluation of a barley core collection for spot form of net blotch reaction reveals distinct genotype-specific pathogen virulence and host susceptibility. Phytopathology. 2015.

- V. 105 (4). P. 509–517.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-14-0107-R>
- Novakazi F., Afanasenko O., Anisimova A. Genetic analysis of a worldwide barley collection for resistance to net form of net blotch disease (*Pyrenophora teres* f. *teres*). Theor. Appl. Genet. 2019. V. 132 (9). P. 2633–2650.
<https://doi.org/10.1007/s00122-019-03378-1>
- Poudel B., Ellwood S.R., Testa A.C. et al. Rare *Pyrenophora teres* hybridization events revealed by development of sequence-specific PCR markers. Phytopathology. 2017. V. 107 (7). P. 878–884.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-16-0396-R>
- Rau D., Attene G., Brown A.H. et al. Phylogeny and evolution of mating-type genes from *Pyrenophora teres*, the causal agent of barley “net blotch” disease. Current Genetics. 2007. V. 51 (6). P. 377–392.
<https://doi.org/10.1007/s00294-007-0126-1>
- Rehman S., Gyawali S., Amri A. et al. First report of spot blotch of barley caused by *Cochliobolus sativus* in Morocco. Plant Dis. 2020. V. 104 (3). P. 988.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-09-19-1923-PDN>
- Richards J., Chao S., Friesen T. et al. Fine mapping of the barley chromosome 6H net form net blotch susceptibility locus. G3 (Bethesda). 2016. V. 6 (7). P. 1809–1818.
<https://doi.org/10.1534/g3.116.028902>
- Rozanova I.V., Lashina N.M., Mustafin Z.S. et al. SNPs associated with barley resistance to isolates of *Pyrenophora teres* f. *teres*. BMC Genomics. 2019. V. 20 (3). P. 292.
<https://doi.org/10.1186/s12864-019-5623-3>
- Serenius M. Population structure of *Pyrenophora teres*, causal agent of net blotch of barley. PhD Thesis. Helsinki, 2006.
- Serenius M., Manninen O., Wallwork H. et al. Genetic differentiation in *Pyrenophora teres* populations measured with AFLP markers. Mycol. Research. 2007. V. 111 (2). P. 213–223.
<https://doi.org/10.1016/j.mycres.2006.11.009>
- Shipton W.A., Khan T.N., Boyd W.J.R. Net blotch of barley. Rev. Plant Pathol. 1973. V. 52. P. 269–290.
- Smedegård-Petersen V. Inheritance of genetic factors for symptoms and pathogenicity in hybrid of *Pyrenophora teres* and *Pyrenophora graminea*. Phytopath. Z. 1977. V. 89 (3). P. 193–202.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1977.tb02858.x>
- Smedegård-Petersen V. Isolation of two toxins produced by *Pyrenophora teres* and their significance in disease development of net spot blotch of barley. Physiological Plant Pathology. 1977. V. 10 (3). P. 203–208.
[https://doi.org/10.1016/0048-4059\(77\)90024-8](https://doi.org/10.1016/0048-4059(77)90024-8)
- Smedegård-Petersen V. *Pyrenophora teres* f. *maculata* f. nov. and *Pyrenophora teres* f. *teres* on barley in Denmark. Yearb. R. Vet. Agric. 1971. P. 124–144.
- Syme R.A., Martin A., Wyatt N.A. et al. Transposable element genomic fissuring in *Pyrenophora teres* is associated with genome expansion and dynamics of host–pathogen genetic interactions. Front. Genet. 2018. V. 9. P. 130.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00130>
- Tamang P., Richards J.K., Alhashal A. et al. Mapping of barley susceptibility/resistance QTL against spot form net blotch caused by *Pyrenophora teres* f. *maculata* using RIL populations. Theor. Appl. Genet. 2019. V. 132 (7). P. 1953–1963.
<https://doi.org/10.1007/s00122-019-03328-x>
- Tekauz A. A numerical scale to classify reactions of barley to *Pyrenophora teres*. Can. J. Plant Pathology. 1985. V. 7 (2). P. 181–183.
<https://doi.org/10.1080/07060668509501499>
- Tekauz A. Characterization and distribution of pathogenic variation in *Pyrenophora teres* f. *teres* and *P. teres* f. *maculata* from western Canada. Can. J. Plant Pathol. 1990. V. 12 (2). P. 141–148.
<https://doi.org/10.1080/07060669009501017>
- Turkington T. K., Tekauz A., Xi K. et al. Foliar diseases of barley: don’t rely on a single strategy from the disease management toolbox. Prairie Soils Crops. 2011. V. 4. P. 142–150. <http://www.prairiesoilsandcrops.ca> [2022 May 11].
- Wallwork H., Butt M., Capio E. Pathogen diversity and screening for minor gene resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* in barley and its use for plant breeding. Australas. Plant Pathol. 2016. V. 45 (5). P. 527–531.
<https://doi.org/10.1007/s13313-016-0433-4>
- Wang X., Mace E.S., Platz G.J. et al. Spot form of net blotch resistance in barley is under complex genetic control. Theor. Appl. Genet. 2015. V. 128 (3). P. 489–499.
<https://doi.org/10.1007/s00122-014-2447-z>
- Weiergang I., Jørgensen H.J.L., Møller I.M. et al. Correlation between sensitivity of barley to *Pyrenophora teres* toxins and susceptibility to the fungus. Physiol. Mol. Plant Pathol. 2002. V. 60 (3). P. 121–129.
<https://doi.org/10.1006/pmpp.2002.0384>
- Williams K.J., Platz G.J., Barr A.R. et al. A comparison of the genetics of seedling and adult plant resistance to the spot form of net blotch (*Pyrenophora teres* f. *maculata*). Crop Pasture Sci. 2003. V. 54 (12). P. 1387–1394.
<https://doi.org/10.1071/AR03028>
- Williams K.J., Smyl C., Lichon A. et al. Development and use of an assay based on the polymerase chain reaction that differentiates the pathogens causing spot form and net form of net blotch of barley. Austral. Plant Pathol. 2001. V. 30. P. 37–44.
<https://doi.org/10.1071/AP00063>
- Анисимова А.В., Мироненко Н.В., Левштанов С.А. (Anisimova et al.) Первая находка гриба *Pyrenophora teres* f. *maculata* в Краснодарском крае // Вестник защиты растений. 2011. № 3. С. 53–56.
- Лашина Н.М., Афанасенко О.С. (Lashina, Afanasenko) Поражаемость пятнистостями сортов ячменя, включенных в государственный реестр селекционных достижений и находящихся на сортоиспытаниях в условиях Северо-Запада Российской Федерации // Вестник защиты растений. 2019. № 2 (100). С. 23–28.
- Мироненко Н.В., Анисимова А.В., Баранова О.А. (Mironenko et al.) Внутривидовой состав и структура популяций *Pyrenophora teres* в Северо-Западном регионе России и Беларуси по вирулентности и локусам типа спаривания // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 3. С. 185–194.
- Мироненко Н.В., Лашина Н.М., Баранова О.А. и др. (Mironenko et al.) Гибридизация между формами *Pyrenophora teres* в природных популяциях России и Республики Беларусь // Микология и фитопатология. 2021. Т. 55. № 1. С. 51–58.

Juvenile Resistance of Barley Cultivars and Accessions to Net-, Spot-, and Hybrid (Net × Spot) Forms of *Pyrenophora teres*

N. M. Lashina^{a,†}, N. V. Mironenko^{a,‡}, A. A. Zubkovich^{b,§}, and O. S. Afanasenko^{a,¶}

^aAll-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

^bPractical Centre of Agriculture of Belarus National Academy of Sciences, Zhodino, Belarus

[†]e-mail: nlashina@mail.ru

[‡]e-mail: nina2601mir@mail.ru

[§]e-mail: aa_zoubkovitch@mail.ru

[¶]e-mail: olga.s.afan@gmail.com

Barley net blotch is an economically important disease. The causative agent is an ascomycete, *Pyrenophora teres*, which exists in two forms: *P. teres* f. *teres* (*Ptt*) and *P. teres* f. *maculata* (*Ptm*), which differ in their symptoms on barley plants. These two forms are easily crossed in laboratory conditions with the formation of fertile offspring, however, it is extremely difficult to prove the hybrid nature of fungal isolates, sometimes found in natural populations of the pathogen and bearing signs of both forms. In 2020, we first identified *Ptt* × *Ptm* hybrids in natural populations of *P. teres* in Krasnodar Region in isolates collected in 2016. The aim of the studies was to compare the virulence of two *Ptt* isolates, two *Ptm* isolates of different origin and a hybrid isolate *Ptt* × *Ptm* to a wide set of barley genotypes from the VIR collection pre-selected for *Ptt* resistance, to determine variability of the virulence trait in the hybrid isolate and characterize resistance to both forms of the fungus and hybrid. Depending on the barley genotype, 3 types of disease symptoms were manifested upon inoculation with the *Ptt* × *Ptm* hybrid isolate: (1) similar to *Ptt*, (2) similar to *Ptm*, and (3) a mixed type. Apparently, the manifestation of symptoms after inoculation with the hybrid isolate depends on the barley genotype influencing the expression of certain pathogen effector genes. It was shown that in most cases *Ptm* isolates differ in virulence from *Ptt* isolates to the same barley genotypes, and the *Ptt* × *Ptm* hybrid isolate from both *Ptt* and *Ptm*. On average, the *Ptt* × *Ptm* hybrid isolate was less aggressive than the *Ptt* and *Ptm* isolates. A comparison of the types of responses of barley genotypes to all studied isolates of *Ptt* and *Ptm* revealed 8.8% of genotypes resistant to both forms of *P. teres* and 5.6% to *Ptt*, *Ptm* and the hybrid isolate *Ptt* × *Ptm*. The virulence of natural hybrid between two forms of *P. teres* *Ptt* × *Ptm* was studied for the first time. The barley genotypes resistant to the two forms of the net blotch are valuable source of resistance for barley breeding.

Keywords: barley, hybrid form (net × spot), net blotch, net-form, *Pyrenophora teres*, resistance, spot-form, virulence

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4.01/.08

ВЫСОКОАГРЕССИВНАЯ ИНВАЗИВНАЯ ГРУППА РАС *PST*S2 В РОССИЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЖЕЛТОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ

© 2023 г. Е. Л. Шайдаюк^{1,*}, Е. И. Гультаева^{1,**}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: eshaydayuk@bk.ru

**e-mail: eigulyaeva@gmail.com

Поступила в редакцию 17.04.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

В 2000-х гг. во всем мире отмечается расширение ареала вредоносности возбудителя желтой ржавчины пшеницы (*Puccinia striiformis*) (*Pst*). Обусловлено это появлением новых высокоагрессивных инвазивных групп рас *Pst*S1 и *Pst*S2, способных развиваться при высоких температурах, и результатом мутаций возбудителя по признаку вирулентности. Для идентификации инвазивных рас подобраны SCAR-маркеры и охарактеризованы коллекции патогена во многих странах мира. В данных исследованиях впервые в России проведен анализ региональных популяций *P. striiformis* на наличие инвазивных рас *Pst*S1 и *Pst*S2. Монопустульные изоляты получены из урединообразцов, собранных с мягкой и твердой пшеницы, тритикале и злаковых трав в семи регионах РФ (Северокавказский, Северо-Западный, Центральнo-Черноземный, Нижневолжский, Средневолжский, Волго-Вятский, Западно-Сибирский) в 2019–2020 гг. Всего протестировано 82 изолята. С использованием SCAR-маркеров в изученной коллекции *P. striiformis* выявлено три генотипа, один из которых относится к инвазивной группе *Pst*S2. Два других генотипа имели отличное от нее происхождение. Изоляты *Pst*S2 были выделены из образцов популяций патогена, собранных на Северо-Западе в 2020 г. Анализ вирулентности выявил среди них два фенотипа: *Pst*S2_R1 (3 изолята) и *Pst*S2_R2 (1 изолят). Согласно информации Global Rust Reference Center (<http://www.wheatrust.org/>), характерным признаком для инвазивной группы *Pst*S2 является вирулентность к образцам пшеницы с генами устойчивости *Yr2*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9* и *Yr25*. Фенотип *Pst*S2_R1 характеризовался вирулентностью к образцам пшеницы с этими генами, а также к *Yr1*, *Yr32* и *YrSp*. Фенотип *Pst*S2_R2, отличался от *Pst*S2_R1 авирулентностью к *Yr25* и вирулентностью к *Yr3* и *Yr4*. Основное отличие российских изолятов группы *Pst*S2 от обнаруженных в других странах – вирулентность к линиям с генами *Yr4*, *Yr32* и *YrSp*. Первое обнаружение инвазивных рас на территории Северо-Запада России указывает на необходимость проведения ежегодного мониторинга региональных популяций *P. striiformis*.

Ключевые слова: *Yr*-гены, инвазивные расы, молекулярные маркеры, популяции, *Puccinia striiformis*, *Triticum aestivum*

DOI: 10.31857/S0026364823010129, **EDN:** HRXOZS

ВВЕДЕНИЕ

Пшеница – основная стратегическая сельскохозяйственная культура. Поражение болезнями – один из факторов, снижающий урожайности зерна и качество продуктов его переработки (Fursov, 2018). Ржавчина – наиболее распространенное заболевание данной культуры. На пшенице встречается три вида возбудителей болезни – *Puccinia tritici* Erikss., *P. graminis* Pers. и *P. striiformis* West. (McIntosh et al., 1995), которые характеризуются высоким эволюционным потенциалом. Ускоренный мутационный процесс предопределяет возникновение новых рас. Высокая миграционная способность патогенов обеспечивает быстрое их

распространение между странами и континентами (Liu et al., 2017; Chen, 2005).

Бурая ржавчина в большинстве стран, в том числе и в России, имела экономическую значимость для пшеницы до 2005 гг. (McCallum et al., 2016; Gulyaeva et al., 2021). В современный период ситуация изменилась и ей на смену пришли желтая и стеблевая ржавчина. Возбудитель желтой ржавчины поражает культурные и дикие виды злаков, в том числе мягкую и твердую пшеницу, тритикале, ячмень, рожь. Симптомы болезни отмечаются на листьях, листовых влагалищах, колосковых чешуях и, реже, на стеблях в виде лимонно-желтых урединопустул, которые располагаются продольными рядами (Hovmøller et al., 2011). По-

этому другое популярное название этой болезни — полосатая ржавчина (stripe rust).

Влажность и температура воздуха — основные факторы, обуславливающие успешное развитие ржавчинных грибов. *P. striiformis* развивается в условиях пониженных температур (2–15°C) при повышенной влажности воздуха (Chen, 2005), что лимитировало широкое распространение патогена, в отличие от более пластичных видов *P. triticina* и *P. graminis*.

Урединиоспоры возбудителя желтой ржавчины в зимний период погибают при температуре –4°C, а мицелий гриба в живой ткани листа пшеницы остается жизнеспособным и при более низких температурах (Zadoks, 1961). J.W. Hendrix, E.H. Lloyd (1966) сообщают, что при благоприятных погодных условиях для эпифитотийного развития заболевания в весенний период достаточно одной урединиопустулы на гектар посева пшеницы. При благоприятных погодных условиях и раннем развитии болезни потери урожая могут составить 100% (Chen et al., 2010).

До недавнего времени желтая ржавчина пшеницы относилась к болезням, имеющим региональное значение во всем мире. В 2000-х гг. ее ареал и вредоносность стали существенно расти. Эпифитотии болезни регулярно отмечаются в Западной Европе, Центральной и Восточной Азии, на Ближнем Востоке, Северной и Южной Африке, Северной и Южной Америке, Австралии Центральной Азии и Казахстане (Hovmöller et al., 2002; Chen, 2005; Wellings, 2011; Chen et al., 2014; Brar, Kutcher, 2016; Kokhmetova et al., 2018, 2020, 2021). Обусловлено это появлением новых высокоагрессивных инвазивных групп рас *PstS1* и *PstS2*, способных развиваться при высоких температурах. Также стали отмечать быстрые мутации патогена по признаку вирулентности. В Западной Европе, Австралии, Северной Америке появились новые расы, преодолевающие устойчивость ранее резистентных сортов пшеницы и тритикале, и стремительно распространяющиеся по всему миру (Hovmöller et al., 2015; Hubbard et al., 2015).

Группа рас *PstS1* впервые отмечена в Кении в 1982 г. Далее ее присутствие зафиксировано в других странах Восточной Африки: Эфиопия (1986 г.), Руанда, Бурунди (1988 г.), Танзания (1990). В 2000 г. она впервые отмечена в США, а в 2002 г. — в Австралии, что являлось причиной сильнейших эпифитотий желтой ржавчины в этих странах (Chen et al., 2002; Milus et al., 2006; Wellings, 2007; Walter et al., 2016). Отличие *PstS1* от других распространенных во всем мире рас — адаптация к высоким температурам, что не характерно для данного патогена (Milus et al., 2006, 2009; Markell, Milus, 2008). В настоящее время группа *PstS1* отмечается ежегодно в Восточной Африке, а в годы эпифитотий — в США и Австралии ([\[ternationale-plattforme/wheatrust\]\(https://agro.au.dk/forskning/internationale-plattforme/wheatrust\)\), однако не отмечена в других регионах мира.](https://agro.au.dk/forskning/in-</p></div><div data-bbox=)

Группа *PstS2* — результат мутации *PstS1*, то есть по сути является ее сестринской линией. В отличие от *PstS1*, она получила более широкое распространение. В 1990-е гг. она была отмечена на Ближнем Востоке и Северной Африке, в 2002 г. — в Западной Европе, в 2003 г. — в Западной и Центральной Азии (Flath, Bartels, 2002; Hovmöller, Justesen, 2007; Hovmöller et al., 2008; Walter et al., 2016). В 2015–2016 гг. изоляты расы *PstS2* отмечены в соседних с Россией странах — Украине и Азербайджане. Имеется предположение, что появление и распространение новых рас *PstS1* и *PstS2* может быть связано с преодолением эффективности гена устойчивости *Yr9* на Ближнем Востоке и в Южной Азии в 1980-х и 1990-х гг. (Singh et al., 2004).

Исследования российских популяций возбудителя желтой ржавчины на наличие инвазивных рас *PstS1* и *PstS2* до настоящего времени не проводились. При этом обе группы характеризуются высокой скоростью изменчивости по вирулентности и микросателлитным локусам, что предопределяет необходимость их мониторинга. Цель данной работы — молекулярно-генетический анализ российских популяций *P. striiformis* на наличие высокоагрессивных инвазивных групп рас *PstS1* и *PstS2*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Инфекционные образцы, представленные листьями с урединиопустулами *P. striiformis*, были получены из семи регионов РФ: Северокавказского (Дагестан, Краснодарский край), Северо-Западного (Ленинградская обл.), Центрально-Черноземного (Тамбовская обл.), Нижневолжского (Саратовская обл.), Средневолжского (Самарская обл.), Волго-Вятского (Кировская обл.) и Западно-Сибирского (Новосибирская обл., Красноярский край) в 2019–2020 гг. Они были собраны на мягкой и твердой пшенице, тритикале и злаковых травах на экспериментальных полях, государственных сортоучастках (ГСУ) и производственных посевах. Происхождение инфекционного материала представлено в табл. 1.

Для получения монопустульных изолятов использовали ранее описанную методику. Для проведения молекулярных исследований выделено и размножено 82 монопустульных изолята *P. striiformis*.

Экстракция ДНК из урединиоспор монопустульных изолятов *P. striiformis* выполнена по методике, описанной A.F. Justesen et al. (2002). Деструкцию спор осуществляли с помощью гомогенизатора FastPrep®-24.

Набор SCAR-маркеров (SCP19M24a1, SCP19M24a2, SCP19M26a1, SCP19M26a2) использовали для

Таблица 1. Характеристика изученной коллекции *Puccinia striiformis*

Место сбора уредииниообразцов	Год сбора	Культура	Число монопустульных изолятов
Дагестан	2020	Твердая пшеница	2
		Мягкая пшеница	3
Краснодарский край	2019	“ ”	4
		Злаковые травы	5
	2020	Твердая пшеница	4
		Мягкая пшеница	4
Ленинградская обл.	2019	Тритикале	4
		Мягкая пшеница	5
		Твердая пшеница	4
	2020	Тритикале	11
		Мягкая пшеница	17
Новосибирская обл.	2019	“ ”	4
	2020	“ ”	4
Кировская обл.	2020	“ ”	2
Тамбовская обл.	2020	“ ”	2
Красноярский край	2020	“ ”	4
Саратовская обл.	2020	“ ”	2
Самарская обл.	2020	Твердая пшеница	1
Всего изолятов			82

идентификации инвазивных групп рас *PstS1* и *PstS2* (Walter et al., 2016). Применяли следующую программу амплификации: 94°C – 3 мин, 35 циклов (94°C – 30 с, 62°C – 1 мин, 72°C – 30 с), 72°C – 5 мин. Продукты ПЦР анализировали в 1.5%-м агарозном геле в 1%-м ТВЕ буфере.

Интерпретацию результатов проводили по следующему принципу: изоляты, относящиеся к группе *PstS1*, имеют продукты амплификации всех четырех маркеров: SCP19M24a1 – 485 п.н., SCP19M24a2 – 385 п.н., SCP19M26a1 – 491 п.н., SCP19M26a2 – 262 п.н., а изоляты группы *PstS2* – маркеров SCP19M24a1, SCP19M24a2 и SCP19M26a2.

Для изолятов *P. striiformis*, по результатам молекулярного анализа отнесенных к определяемым инвазивным группам, провели анализ вирулентности (Shaydayuk et al., 2021). В качестве тестеро-вирулентности использовали линии Avocet (AvS NIL) с генами *Yr1*, *Yr5*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr18*, *Yr24*, *Yr27*, *YrSp* и сорта Chinese 166 (*Yr1*), Lee (*Yr7*, *Yr+*), Heines Kolben (*Yr6*, *Yr+*), Vilmorin 23 (*Yr3*), Moro (*Yr10*, *YrMor*), Strubes Dickkopf (*YrSD*, *Yr+*), Suwon 92/Omar (*YrSu*, *Yr+*), Hybrid 46 (*Yr4*, *Yr+*), Reichersberg 42 (*Yr7*, *Yr+*), Heines Peko (*Yr6*, *Yr2*), Nord Desprez (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*), Compair (*Yr8*, *Yr19*), Carstens V (*Yr32*, *Yr+*), Spaldings Prolific (*YrSP*, *Yr+*), Heines VII (*Yr2*, *Yr+*). Тип реакции определяли по шкале G. Gassner, W. Straib

(1926). Растения с баллами 0–2 относили к устойчивым, а 3, 4 и X – к восприимчивым.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Молекулярный анализ проведен для 82 российских изолятов возбудителя желтой ржавчины широкого географического происхождения. Продукты амплификации размером 385 п.н. и 262 п.н., характерные для маркеров SCP19M24a2 и SCP19M26a2, выявлены у всех изученных проб *P. striiformis*. Маркер SCP19M26a1 (491 п.н.) амплифицировался также у большинства изолятов, за исключением трех северо-западных, одного кировского и двух краснодарских изолятов, выделенных с мягкой пшеницы. Диагностический фрагмент маркера SCP19M24a1 размером 405 п.н. показали четыре северо-западных изолята, выделенные с мягкой пшеницы. Примеры электрофореграмм представлены на рис. 1.

Молекулярный анализ позволил выявить три генотипа в изученной коллекции *P. striiformis* (табл. 2). Согласно Walter et al. (2016), изоляты, имеющие диагностические фрагменты с маркерами SCP19M24a1, SCP19M24a2 и SCP19M26a2, относятся к инвазивной группе *PstS2*. Подобные изоляты *P. striiformis* были выявлены в образцах северо-западной популяции, собранных в 2020 г. на опытном поле пушкинских лабораторий ВИР

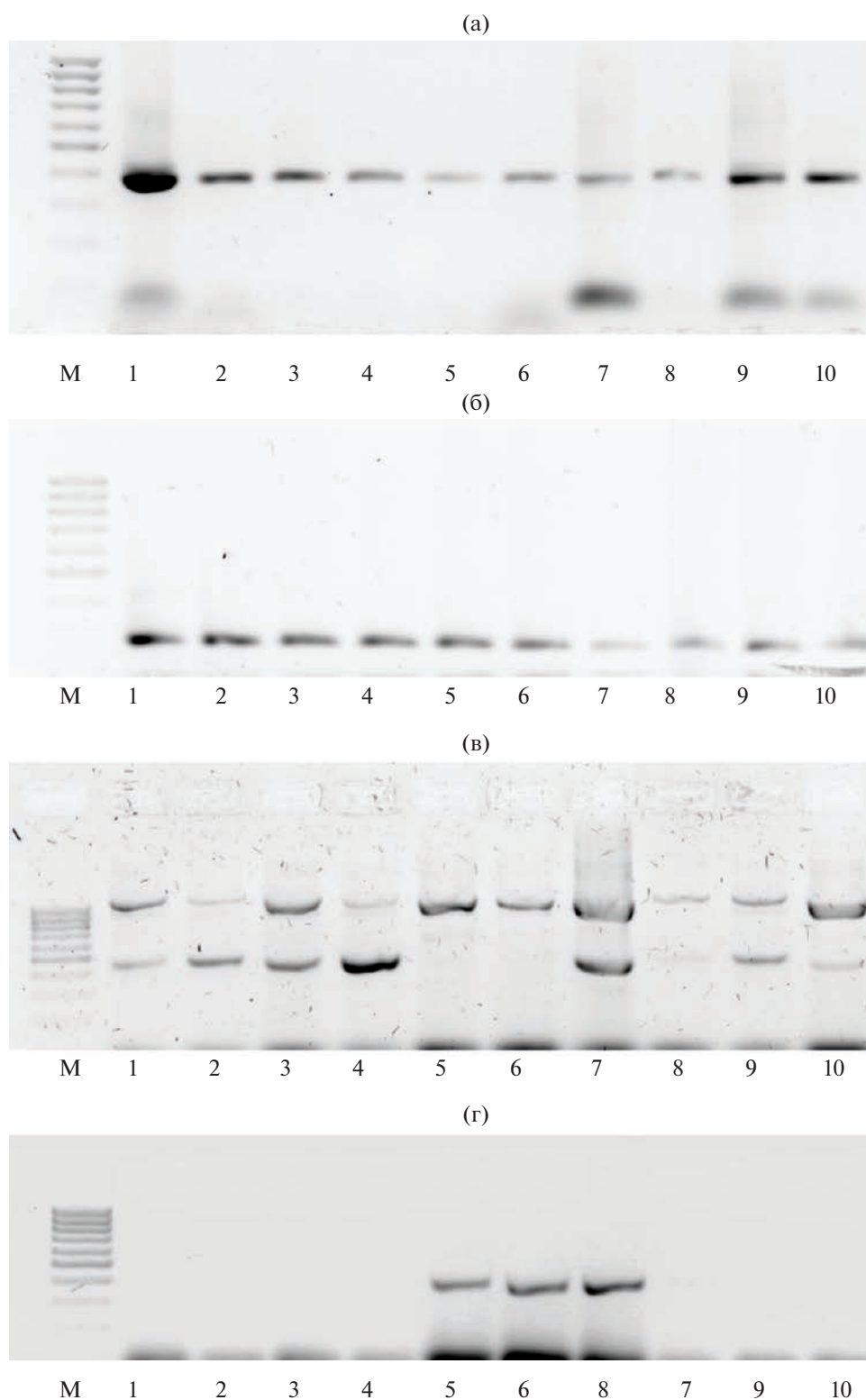


Рис. 1. Электрофореграмма ПЦР-изолятов *Puccinia striiformis* (№№ 1–10) со SCAR маркерами SCP19M24a и SCP19M26a: а – маркер SCP19M24a2 (размер продукта амплификации 385 п.н.); б – маркер SCP19M26a2 (262 п.н.); в – маркер SCP19M24a1 (405 п.н.); г – SCP19M26a1 (491 п.н.). М – маркер 100 п.н. ДНК [производитель “Диалат” (<http://dialat.ru/f/m100rus.pdf>)]. Изоляты №№ 5, 6, 8 – представители инвазивной группы *Pst*S2.

Таблица 2. Характеристика генотипов *Puccinia striiformis*, определенных с использованием SCAR маркеров, и их представленность в изученной коллекции патогена

Группа	Наличие продукта амплификации маркера*				
	SCP19M24a1	SCP19M24a2	SCP19M26a1	SCP19M26a2	Частота (%)
1 (<i>PstS2</i>)	+	+	—	+	4.9
2	—	+	+	+	87.8
3	—	+	—	+	7.3

Примечание. *Наличие (+), отсутствие (—) продукта амплификации.

Таблица 3. Вирулентность изолятов, относящихся к группам *PstS1* и *PstS2*, за рубежом (<http://www.wheatrust.org/>) и в России

Группа	Фенотип	Вирулентность*	Регион наибольшей представленности
<i>PstS1</i>	<i>PstS1</i>	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, —, —, —, AvS	США, Австралия
	<i>PstS1</i> , v1	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, —, —, —, AvS, —	Восточная Африка
	<i>PstS1</i> , v1, v27	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, 27, —, —, AvS, —	“ ”
<i>PstS2</i>	<i>PstS2</i>	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, —, —, —, AvS, —	Восточная Африка, Западная и Южная Азия
	<i>PstS2</i> , v1	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, —, —, —, AvS, —	Восточная Африка
	<i>PstS2</i> v3	—, 2, 3, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, —, —, —, AvS, —	“ ”
	<i>PstS2</i> , v27	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, 27, —, —, AvS	Восточная и Северная Африка, Западная Азия
	<i>Pst2</i> , v1, v27	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, 27, —, —, AvS	Восточная Африка, Западная Азия
	<i>PstS2</i> , v3, v27	—, 2, 3, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, 27, —, —, AvS	Восточная Африка
	<i>PstS2</i> , v10	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, 10, —, —, —, —, 24, 25, —, —, —, AvS	Восточная Африка, Западная Азия
	<i>PstS2</i> , v10, v27	—, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, 10, —, —, —, —, 24, 25, 27, —, —, AvS	Западная Азия
	<i>PstS2</i> , v3, v10, v27	—, 2, 3, —, —, 6, 7, 8, 9, 10, —, —, —, —, 24, 25, 27, —, —, AvS	Восточная Африка
	<i>PstS2</i> _R1	1, 2, —, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, 25, 27, 32, Sp, AvS	Россия, Северо-Западный регион
	<i>PstS2</i> _R2	1, 2, 3, 4, —, —, 6, 7, 8, 9, —, —, —, —, —, 27, 32, Sp, AvS	Россия, Северо-Западный регион

Примечание. *Характеристика авирулентности (—)/вирулентности выполнена с использованием следующего набора тестеров: *Yr1*, *Yr2*, *Yr3*, *Yr4*, *Yr5*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24*, *Yr25*, *Yr27*, *Yr32*, Spalding Prolific (Sp), Avocet S (AvS).

(Санкт-Петербург, г. Пушкин) (2 изолята) и Ленинградских ГСУ (Гатчинский р-н, Рождествено и Волосово). Два других генотипа отличались от *PstS1* и *PstS2*, что указывает на иное их происхождение. В мировой литературе такие изоляты обозначаются как “другие” (other) (Walter et al., 2016). Примеры электрофореграмм представлены на рис. 1.

Анализ вирулентности изолятов, относящихся к группе рас *PstS2*, показал, что три изолята (пушкинские и волосовский) сходны по фенотипу вирулентности, а рождественский отличался от них. Все изоляты авирулентны к линиям Avocet с генами *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24*, *Yr26* и сортам Мого (*Yr10*, *YrMor*), Nord Desprez (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*), и вирулентны к линиям с генами *Yr1*, *Yr6*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr27*, *YrSp* и сортам Chinese 166 (*Yr1*), Lee (*Yr7*, *Yr+*), Heines Kolben (*Yr6*, *Yr+*), Suwon 92/Omar

(*YrSu*, *Yr+*), Reichersberg 42 (*Yr7*, *Yr+*), Heines Peko (*Yr6*, *Yr2*), Compair (*Yr8*, *Yr19*), Carstens V (*Yr32*, *Yr+*), Spaldings Prolific (*YrSP*, *Yr+*), Heines VII (*Yr2*, *Yr+*). Различия по вирулентности наблюдали на сортах Vilmorin 23 (*Yr3*), Strubes Dickkopf (*YrSD*, *Yr+*), Hybrid 46 (*Yr4*, *Yr+*) и линии Avocet с геном *Yr18*. Рождественский изолят был авирулентен к линии с *Yr18* и сорту Strubes Dickkopf, и вирулентен к Vilmorin 23 и Hybrid 46.

Анализ обширной коллекции изолятов, выполненный в Global Rust Reference Center (Hovmøller et al., 2022) показал, что изоляты инвазивных групп *PstS1* и *PstS2* не имеют специфичных отличий по вирулентности и могут быть сходны как между собой, так и с изолятами, не относящимися к этим группам. В группе *PstS1* во всем мире определено три фенотипа вирулентности, а в группе *PstS2* — девять (табл. 3). Наиболее характерным

признаком изолятов обеих инвазивных групп является вирулентность к образцам с генами *Yr2*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr25* (Milus et al., 2006; Hovmøller et al., 2008). Российский фенотип *PstS2_R1*, представленный тремя изолятами, характеризовался вирулентностью ко всем этим генам, и, кроме того, был вирулентен к *Yr1*, *Yr32* и *YrSp*. Фенотип *PstS2_R2*, отличался от *PstS2_R1* авирулентностью к *Yr25* и вирулентностью к *Yr3* и *Yr4*. Основное отличие российских изолятов группы *PstS2* от обнаруженных в других странах — вирулентность к линиям с генами *Yr4*, *Yr32* и *YrSp*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в России проведен молекулярно-генетический анализ популяций возбудителя желтой ржавчины пшеницы на наличие высоко агрессивных групп рас *PstS1* и *PstS2*. Изоляты, относящиеся к группе *PstS2*, обнаружены в образцах северо-западной популяции, собранной в Ленинградской обл. У изолятов инвазивной группы выявлено два фенотипа вирулентности, отличающихся от обнаруженных в других странах. Первое выявление инвазивных рас на территории северо-запада России указывает на необходимость проведения ежегодного мониторинга региональных популяций *P. striiformis*.

Исследования поддержаны Российским научным фондом, проект № 19-76-30005.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Brar G.S., Kutcher H.R. Race characterization of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*, the cause of wheat stripe rust, in Saskatchewan and southern Alberta, Canada and virulence comparison with races from the United States. *Plant Dis.* 2016. V. 100 P. 1744–1753. <https://doi.org/10.1080/07060661.2014.924560>
- Chen X., Penman L., Wan A. et al. Virulence races of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in 2006 and 2007 and development of wheat stripe rust and distributions, dynamics, and evolutionary relationships of races from 2000 to 2007 in the United States. *Can. J. Plant Pathol.* 2010. V. 32 (3). P. 315–333. <https://doi.org/10.1080/07060661.2010.499271>
- Chen X.M. Epidemiology and control of stripe rust (*Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*) on wheat. *Can. J. Plant Pathol.* 2005. V. 27 (3). P. 314–337. <https://doi.org/10.1080/07060660509507230>
- Chen X.M. Integration of cultivar resistance and fungicide application for control of wheat stripe rust. *Can. J. Plant Pathol.* 2014. V. 36 (3). P. 311–326. <https://doi.org/10.1080/07060661.2014.924560>
- Chen X.M., Moore M., Milus E.A. et al. Wheat stripe rust epidemics and races of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in the United States in 2000. *Plant Dis.* 2002. V. 86 (1). P. 39–46. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2002.86.1.39>
- Flath K., Bartels G. Virulenzsituation in österreichischen und deutschen Populationen des Weizengelbrostes. *Bereicht über die 52. Tagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs*, Gumpenstein, Verlag und Druck der Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft Gumpenstein, 2002, pp. 51–56.
- Fursov S. The role of wheat in the implementation of the export of the secondary grain market based on the achievements of selection. *APK: ekonomika, upravleniye*. 2018. №. 5. P. 44–50 (in Russ.).
- Gassner G., Straib W. Untersuchungen Über die Infektionsbedingungen von *Puccinia glumarum* und *Puccinia graminis*. *Arb. Biol. Reichsanst. Land-Forst-wirtschaft* Berlin-Dahlem. 1929. V. 16 (4). P. 609–629.
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E., Gannibal P. Leaf rust resistance genes in wheat cultivars registered in Russia and their influence on adaptation processes in pathogen populations. *Agriculture*. 2021. V. 11 (4). P. 319. <https://doi.org/10.3390/agriculture11040319>
- Hendrix J.W., Lloyd E.H. Low temperature survival of the stripe rust fungus in host tissue. *Phytopathol.* 1966. V. 56. P. 2–148.
- Hovmøller M.S., Justesen A.F., Brown J.K.M. Clonality and longdistance migration of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in north-west Europe. *Plant Pathol.* 2002. V. 51 (1). P. 24–32. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2002.00652.x>
- Hovmøller M.S., Justesen A.F. Appearance of atypical *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* phenotypes in northwestern Europe. *Aust. J. Agric. Res.* 2007. V. 58 (6). P. 518–524. <https://doi.org/10.1071/AR06146>
- Hovmøller M.S., Yahyaoui A.H., Milus E.A., Justesen A.F. Rapid global spread of two aggressive strains of a wheat rust fungus. *Mol. Ecol.* 2008. V. 17 (17). P. 3818–3826. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03886.x>
- Hovmøller M.S., Sørensen C.K., Walter S. et al. Diversity of *Puccinia striiformis* on cereals and grasses. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2011. V. 49 (1). P. 197–217. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095230>
- Hovmøller M.S., Walter S., Bayles R. et al. Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from the centre of diversity in the near-Himalayan region. *Plant. Pathol.* 2015. V. 65 (3). P. 402–411. <https://doi.org/10.1111/ppa.12433>, <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ppa.12433/abstract>
- Hovmøller M.S., Patpour M., Rodriguez-Algaba J. et al. GRRC report of yellow and stem rust races 2021, Aarhus University, Denmark. Available online: www.wheatrust.org
- Hubbard A., Lewis C.M., Yoshida K. et al. Field pathogenomics reveals the emergence of a diverse wheat yellow rust population. *Genome Biol.* 2015. V. 16 (23). <https://doi.org/10.1186/s13059-015-0590-8>
- Justesen A.F., Ridoutb C.J., Hovmøller M.S. The recent history of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in Denmark as revealed by disease incidence and AFLP markers. *Plant. Pathol.* 2002. V. 51 (1). P. 13–23. <https://doi.org/10.1046/j.0032-0862.2001.00651.x>

- Kokhmetova A., Sharma R., Rsaliyev S. et al. Evaluation of Central Asian wheat germplasm for stripe rust resistance. *Plant Genet. Resour.* 2017. V. 16 (2). P. 178–184. <https://doi.org/10.1017/S1479262117000132>
- Kokhmetova A.M., Atishova M.N., Galymbek K. Identification of wheat germplasm resistant to leaf, stripe and stem rust using molecular markers. *Bulletin of NAS RK.* 2020. V. 2. P. 45–52. <https://doi.org/10.32014/2020.2518-1467.40>
- Kokhmetova A., Rsaliyev A., Malysheva A. et al. Identification of stripe rust resistance genes in common wheat cultivars and breeding lines from Kazakhstan. *Plants.* 2021. V. 10 (11). P. 2303. <https://doi.org/10.3390/plants10112303>
- Liu T., Wan A., Liu D. et al. Changes of races and virulence genes in *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*, the wheat stripe rust pathogen, in the United States from 1968 to 2009. *Plant Dis.* 2017. V. 101 (8). P. 1522–1532. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-16-1786-RE>
- Markell S.G., Milus E.A. Emergence of a novel population of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in eastern United States. *Phytopathol.* 2008. V. 98. P. 632–639. <https://doi.org/10.1094/PHTO-98-6-0632>
- McCallum B.D., Hiebert C.W., Cloutier S. et al. A review of wheat leaf rust research and the development of resistant cultivars in Canada. *Can. J. Plant Pathol.* 2016. V. 38 (1). P. 1–18. <https://doi.org/10.1080/07060661.2016.1145598>
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat rusts. An atlas of resistance genes. CSIRO Australia, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 1995.
- Milus E.A., Kristensen K., Hovmøller M.S. Evidence for increased aggressiveness in a recent widespread strain of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* causing stripe rust of wheat. *Phytopathology.* 2009. V. 99 (1). P. 89–94. <https://doi.org/10.1094/PHTO-99-1-0089>
- Milus E.A., Seyran E., McNew R. Aggressiveness of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* isolates in the South Central United States. *Plant Dis.* 2006. V. 90 (7). P. 847–852. <https://doi.org/10.1094/PD-90-0847>
- Shaydayuk E.L., Yakovleva D.R., Abdullaev K.M. et al. Population genetics studies of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in Dagestan and Northwestern Russia. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii.* 2021. V. 182 (3). P. 174–181 (in Russ.). <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-174-181>
- Wheat rust in Asia: meeting the challenges with old and new technologies. In: *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress; Brisbane, Australia.* 2004. http://www.cropsscience.org.au/icsc2004/symposia/3/7/141_singhrp.htm
- Walter S., Ali S., Kemen E. et al. Molecular markers for tracking the origin and worldwide distribution of invasive strains of *Puccinia striiformis*. *Ecol Evol.* 2016. V. 6 (9). P. 2790–2804. <https://doi.org/10.1002/ece3.2069>
- Wellings C.R. Global status of stripe rust: A review of historical and current threats. *Euphytica.* 2011. V. 179 (1). P. 129–141. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0360-y>
- Wellings C.R. *Puccinia striiformis* in Australia: a review of the incursion, evolution and adaptation of stripe rust in the period 1979–2006. *Aust. J. Agric. Res.* 2007. V. 58 (6). P. 567–575. <https://doi.org/10.1071/AR07130>
- Zadoks J.C. Yellow rust on wheat studies in epidemiology and physiologic specialization. *Tijdschr. Planteziekten.* 1961. V. 67. P. 69–256.
- Фурсов С. (Fursov) Роль пшеницы в реализации экспортного потенциала зернового рынка на основе достижений селекции. *АПК: экономика, управление.* 2018. № 5. С. 44–50.
- Шайдаюк Е.Л., Яковлева Д.Р., Абдуллаев К.М. и др. (Shaydayuk et al.) Популяционно-генетические исследования *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* в Дагестане и на Северо-Западе России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 2021. V. 182 (3). P. 174–181. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-174-181>

A Highly Aggressive Invasive Race Group *PstS2* in Russian Populations of the Wheat Yellow Rust Pathogen

E. L. Shaydayuk^{a,*} and E. I. Gulyaeva^{a,##}

^aAll Russian Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: eshaydayuk@bk.ru

##e-mail: eigulyaeva@gmail.com

The expansion of the area of harmfulness of the wheat yellow rust pathogen (*Puccinia striiformis*) (*Pst*) has been observed all over the world in the 2000s. This is due to the emergence of new highly aggressive invasive groups of races *PstS1* and *PstS2*, adopted to the high temperatures, and also as a result of virulence mutations of regional pathogen populations. SCAR-markers were developed for identification of invasive races, and pathogen collections from many countries were studied. In these studies in first in Russia, the analysis of regional populations of *P. striiformis* for the presence of invasive races *PstS1* and *PstS2* was carried out. Single pustule isolates were obtained from urediosamples collected from common and durum wheat, triticale and wild grasses in seven regions of the Russian Federation (North Caucasian, Northwestern, Central Black Earth, Lower Volga, Middle Volga,

Volga-Vyatka, West Siberian) in 2019–2020. In total 82 isolates were studied. Using SCAR markers, three genotypes were identified in the studied collection of *P. striiformis*, and one of which belongs to the invasive group *Pst*S2. The other two genotypes had a different origin (other). Isolates of *Pst*S2 group were received from pathogen population samples collected in the Russian Northwest in 2020. Virulence analysis revealed two phenotypes among them: *Pst*S2_R1 (3 isolates) and *Pst*S2_R2 (1 isolate). According to information from the Global Rust Reference Center (<http://www.wheatrust.org/>), the main characteristic of isolates from invasive *Pst*S2 group is virulence to wheat lines with resistance genes *Yr2*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9* and *Yr25*. The Russian R1 phenotype *Pst*S2 was also characterized by virulence to these genes, as well as to *Yr1*, *Yr32*, and *YrSp*. The *Pst*S2_R2 phenotype differed from *Pst*S2_R1 for avirulence to *Yr25* and virulence to *Yr3* and *Yr4*. The main difference of Russian *Pst*S2 isolates with detected in other countries is virulence to wheat lines with genes *Yr4*, *Yr32*, and *YrSp*. The first detection of invasive races in the Northwest of Russia indicates the relevance of annual monitoring of regional populations of *P. striiformis*.

Keywords: invasive races, molecular markers, *Puccinia striiformis*, *Yr*-genes, population, *Triticum aestivum*

УДК 582.28 (092)

К 85-ЛЕТИЮ АКАДЕМИКА РАН МАРКА МИХАЙЛОВИЧА ЛЕВИТИНА To the 85th Anniversary of Mark Levitin, Academician of Russian Academy of Sciences

DOI: 10.31857/S0026364823010051, EDN: HMYXJI



Известному ученому-фитопатологу, заслуженному деятелю науки РФ, академику РАН, профессору Марку Михайловичу Левитину 17 декабря 2022 г. исполнилось 85 лет. М.М. Левитин выполнил большой цикл работ по мутационной изменчивости и соматической гибридизации фитопатогенных грибов, анализу структуры популяций и влиянию генотипа сорта и экологических факторов на динамику популяций патогенов, изучению многогранной проблемы взаимоотношений возбудителей болезней и растений. Теоретические исследования послужили основой для создания экологически обоснованных систем интегрированной защиты растений в различных зонах страны. Он многие годы руководил лабораторией микологии и фитопатологии ВИЗР, воспитал целую плеяду учеников и последователей.

Почти вся жизнь Марка Михайловича связана с Ленинградом — Санкт-Петербургом. В 1961 г. он окончил факультет защиты растений Ленинградского сельскохозяйственного института и до 1964 г. работал старшим научным сотрудником-фитопатологом Дальневосточного НИИ сельского хозяйства. С 1965 по 2021 г. работал во Всесоюзном (ныне Всероссийском) НИИ защиты растений (Санкт-Петербург, Пушкин), где прошел путь от аспиранта (1965–1968) до заведующего лаборато-

рией. В 1968 г. М.М. Левитин защитил кандидатскую диссертацию, а в 1983 г. — докторскую. В 1988 г. ему присвоено ученое звание профессора, в 1993 г. — чл.-корреспондента, а в 1999 г. — академика Россельхозакадемии (с 2013 г. в связи с объединением академий стал академиком РАН).

С 1986 по 2000 г. Марк Михайлович руководил лабораторией микологии и фитопатологии ВИЗР. Под его руководством были инициированы исследования по проблемам фузариозов, альтернариозов, антракнозов и других заболеваний различных культур. В настоящее время лаборатория микологии и фитопатологии ВИЗР практически полностью состоит из учеников Марка Михайловича, которые в свою очередь являются руководителями нового поколения микологов. С 2001 г. Марк Михайлович являлся главным научным сотрудником ВИЗР, а затем научным консультантом.

М.М. Левитин известен как крупный ученый у нас в стране и за рубежом, благодаря своим работам в области теоретических и прикладных проблем микологии и фитопатологии. Одним из первых в стране в 1960-е гг. он приступил к изучению генетики фитопатогенных грибов. Его интересовали проблемы изменчивости фитопатогенных грибов, механизмы расообразовательных процессов, взаимоотношения в системе “паразит — хозяин”.

В последние годы он живо интересуется проблемой влияния глобального изменения климата на ареалы фитопатогенных грибов и зоны их вредности.

М.М. Левитин — автор более чем 300 печатных работ, в том числе крупных обзорных статей по вопросам генетики фитопатогенных грибов и совершенствования технологий защиты растений от болезней, автор ряда методических рекомендаций для селекционеров, фитопатологов, сотрудников службы защиты растений. Его многолетние исследования были обобщены в монографиях “Борьба с главнейшими вредителями и болезнями сельскохозяйственных растений на Дальнем Востоке” (1965), “Генетика фитопатогенных грибов” (1972) и “Генетические основы изменчивости фитопатогенных грибов” (1986), “Фитосанитарная диагностика в интегрированной защите растений” (1995), “Инвазии фитопатогенных грибов” (2019), “Паразитизм фитопатогенных грибов” (2022). Книга “Генетика фитопатогенных грибов” была



Марк Михайлович со своим первым учителем доцентом кафедры фитопатологии Ленинградского сельскохозяйственного института Т.Л. Доброзраковой.

первым отечественным изданием по этой важной проблеме. Она высоко оценена научной общественностью, о чем свидетельствует присуждение ей премии Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова.

Свой богатый опыт генетика-фитопатолога Марк Михайлович обобщил в учебниках по сельскохозяйственной фитопатологии для бакалавров (2018, 2019, 2020, 2021). Он является автором главы “Climatic anomalies and plant diseases” в книге “Recent research advances in biology” (2021) и “Monitor-

ing of *Fusarium* species on grain crops in Russia” в книге “Agricultural research updates” (2022).

М.М. Левитин является талантливым организатором. Помимо руководства лабораторией, Марк Михайлович много сделал для развития микологии и фитопатологии в стране, будучи организатором научных мероприятий и руководителем различных советов, комиссий и общественных организаций. Он принимал активное участие в подготовке и работе всесоюзных (всероссийских) и международных съездов, совещаний, конференций, на которых выступал с докладами. Его усилия вложены в организацию Съездов микологов России и Вавиловского общества генетиков и селекционеров, всероссийских совещаний по иммунитету растений, международных Конгрессов “Зерно и хлеб России”, XIV Международного генетического конгресса, XV Конгресса европейских микологов, научных семинаров и школ для молодых ученых. В течение пяти лет он был председателем Санкт-Петербургского отделения ВОГиС (2009–2014 гг.), в настоящее время является членом Президиума ВОГиС.

Марк Михайлович работал в секции агропромышленного комплекса и экспертного совета по присуждению научных премий и научно-техническом совете при Губернаторе Ленинградской области (2011–2015 гг.), членом Экспертного совета по импортозамещению и научно-технической политике Ленинградской области (2016). В настоящее время М.М. Левитин является членом экспертного совета по присуждению премии Правительства Санкт-Петербурга и Президиума СПбНЦ РАН в номинации — премия им. Л. Эйлера для молодых ученых.



Марк Михайлович с руководителем аспирантской подготовки И.А. Захаровым.



Своим богатым опытом и знаниями в области микологии и фитопатологии Марк Михайлович щедро делится с коллегами, занимается подготовкой нового поколения молодых ученых. Его ученики всегда чувствуют доброжелательное отношение и заботу. Он обладает способностью создавать вокруг себя микроклимат увлеченности и творчества, способствующего эффективному научному процессу и достижению значимых результатов. Под его руководством успешно защищены 15 кандидатских и четыре докторские диссертации. Двое его учеников стали академиками и один — членом-корреспондентом РАН. Четыре лаборатории ВИЗР и сам институт возглавляют ученики Марка Михайловича.

Научная школа, созданная М.М. Левитиным, широко известна и признана. В 2013 г. она включена в реестр ведущих научных и научно-педагогических школ Санкт-Петербурга.

Научные заслуги Марка Михайловича были многократно отмечены академическими и правительственными наградами, среди которых: Бронзовая медаль ВДНХ СССР (1981), памятные медали в ознаменовании 100-летия и 125-летия со дня рождения Н.И. Вавилова (1987, 2012), памятная медаль А.А. Ячевского (2010), золотая медаль и диплом Европалаты за заслуги в развитии сельскохозяйственных наук (Брюссель, 2016), юбилейная медаль “50 лет ВОГиС” за вклад в работу ВОГиС и с 50-летием общества (Москва, 2016), диплом Михаила Ломоносова за выдающиеся заслуги и большой личный вклад в развитие отечественной науки и образования Государства Российского с вручением золотой медали. Национальный комитет общественных наград (2008), премия Правитель-



Играл на скрипке Шерлока Холмса будучи в Лондоне на Бейкер-стрит, 221Б (1998 г.).

ства Санкт-Петербурга и Санкт-Петербургского научного центра РАН за выдающиеся научные результаты в области науки и техники в 2014 г. в номинации биологические науки — премия им. Н.И. Вавилова. В 2009 г. ему присвоено почетное звание “Заслуженный деятель науки Российской Федерации”.

Марк Михайлович — яркий, творческий и увлекающийся человек. Он музыкально одарен и играет на различных инструментах, в том числе свои произведения. Имеет аттестационное удостоверение министерства культуры СССР солиста-аккордеониста. Марк Михайлович прекрасный рассказчик, его рассказы о собаках и приключениях на охоте столь же увлекательны, как и доклады о грибах. Его заслуги в создании одной из кровных линий охотничьих спаниелей описаны в книге “Охотничьи спаниели Санкт-Петербурга” (2005).

Редакционная коллегия журнала “Микология и фитопатология”, коллектив ВНИИ защиты растений и многочисленные коллеги поздравляют Марка Михайловича Левитина с его замечательным юбилеем, желают ему крепкого здоровья, жизненной энергии, достаточной для успешного исполнения всех намеченных планов и творческих задумок.

© ВНИИ защиты растений и редколлегия журнала “Микология и фитопатология”

УДК 582.28 (092)

**О ТВОРЧЕСКОМ ПУТИ ПРОФЕССОРА
МИХАИЛА ЯКОВЛЕВИЧА ТРЕМАСОВА (1951–2022)**
Towards a Creative Destiny of Professor Mikhail Yakovlevich Tremasov (1951–2022)

DOI: 10.31857/S0026364823010063, EDN: HNLPSX



Творческий путь ученого тернист и сложен, ему присущи успех и неудачи, награды и укоризна, и только волевой человек способен преодолеть трудности и самоотверженно двигаться к заветной цели. Именно таким был творческий путь профессора Михаила Яковлевича Тремасова – выдающегося ученого, талантливого учителя и доброго наставника, основателя Казанской школы ветеринарных токсикологов, оставившего заметный след в отечественной науке.

Жизненный путь Михаила Яковлевича был неразрывно связан с наукой, он являлся ученым-практиком, заслуженным деятелем науки и лауреатом государственной премии Республики Татарстан в области науки и техники, его разработки успешно внедрены в ветеринарию и сельское хозяйство.

Михаил Яковлевич родился 21 сентября 1951 г. в селе Дубенки Дубенского р-на Мордовской АССР. Отец – Яков Моисеевич 1923 г.р., работал ветеринарным фельдшером, мать – Екатерина Тимофеевна 1926 г.р., работала в районной прокуратуре техничкой. В 1958 г. Михаил Яковлевич поступил в Дубенскую среднюю школу, которую окончил с отличием. В 1966 г. вступил в ряды ВЛКСМ. С 1968 по 1973 гг. обучался на ветеринарном факультете Казанского ордена Ленина ветеринарного институ-

та им. Н.Э. Баумана (КГВИ). С 1970 по 1973 избирался в курсовое, факультетское партбюро, возглавлял институтскую студенческую учебную комиссию. За дипломную работу в 1973 г. награжден Почетной грамотой МСХ ТАССР. После окончания с отличием института был рекомендован в аспирантуру при кафедре клинической диагностики.

В 1977 г. он под руководством профессора Н.А. Уразаева защитил диссертацию по теме “Клинико-электрофонокардиографические и гемодинамические показатели при микоплазменной ринопневмонии телят”, получил ученую степень кандидата ветеринарных наук.

С 1976 по 1984 г. работал в должности младшего научного сотрудника лаборатории биофизики выше упомянутого института. С 1978 г. лаборатория была включена в состав научно-исследовательского ветеринарного института – НИВИ (г. Казань), который 21.06.84 г. отделился от КГВИ в качестве самостоятельного учреждения. В 1985 г. НИВИ был реорганизован во Всесоюзный научно-исследовательский ветеринарный институт – ВНИВИ, а с 04.03.1992 г. переименован во Всероссийский научно-исследовательский институт. Тремасов возглавлял токсикологическую группу лаборатории, состоящую из семи сотрудников. За успешное выполнение планов научно-исследо-

вательских работ в течение ряда лет Михаил Яковлевич неоднократно поощрялся руководством института. В 1980 г. был признан победителем соцсоревнования с занесением на доску почета. Под его руководством защищен ряд дипломных работ. Тремасов активно участвовал в общественной жизни института: избирался комсоргом кафедры, профоргом лаборатории, являлся членом профбюро научного сектора, ревизионной комиссии.

В 1984–1985 гг. М.Я. Тремасов — старший научный сотрудник. В 1985 г. Михаил Яковлевич назначен заведующим впервые созданной лаборатории разработки средств и методов индикации микотоксинов (в 1999 г. лаборатория была переименована в лабораторию контроля и индикации природных экотоксикантов растительного и природного происхождения, в настоящее время — лаборатория микотоксинов).

В 1993 г. Михаил Яковлевич успешно защитил докторскую диссертацию, в 1995 г. ему присвоено ученое звание профессора по специальности ветеринарная фармакология с токсикологией. С 1997 г. Михаил Яковлевич заведовал отделом ветеринарной токсикологии ВНИВИ (по 2017 г.).

Михаил Яковлевич показал себя высоко эрудированным квалифицированным специалистом с большими организаторскими способностями, решал вопросы быстро и грамотно, находил наиболее оптимальные пути решения проблем, на что обратило внимание руководство, и он был назначен заместителем директора по научно-исследовательской работе и экспериментальному производству (2008–2017 гг.).

В тяжелые девяностые годы именно благодаря Михаилу Яковлевичу сохранился потенциал токсикологии во ВНИВИ. Его научные работы определили вектор токсикологических исследований Центра на много лет вперед. Научные интересы Михаила Яковлевича были направлены на создание новых средств профилактики и лечения микозов и микотоксикозов у животных. Под руководством Михаила Яковлевича разработано и внедрено в практику большое количество препаратов, в т.ч. Энтероспорин, Дермадекс, Эндометрин, Ускоритель ферментации, Йодилин-масти, Адилин, ТСС.

Михаил Яковлевич Тремасов являлся ведущим ученым в области ветеринарной токсикологии, микотоксикологии, микологии и экотоксикологии. Он был организатором широкомасштабных, уникальных по замыслу экспериментов и научно-практических работ. Своими исследованиями Михаил Яковлевич внес значительный вклад в решение широкого спектра научных и производственных проблем по диагностике, индикации, профилактике и лечению отравлений животных экотоксикантами природного и техногенного происхождения, разработке концепции и реализации экотоксикологического мониторинга. По

заданию Департамента ветеринарии МСХ РФ Михаил Яковлевич в течение многих лет выступал в качестве эксперта и с сотрудниками руководимого отдела участвовал в работе по выяснению причин массовой гибели животных, организовывал практическую помощь животноводческим хозяйствам. Особое значение и актуальность имеют исследования, проводимые М.Я. Тремасовым по оценке сопряженных, комбинированных воздействий разных групп токсических веществ, экотоксикантов техногенного и природного происхождения. Михаил Яковлевич на основе объединения патогенетической теории и практического опыта впервые сформулировал актуальность проблемы комбинированных воздействий, разработал методологию их научного изучения, изыскания средств и методов предупреждения сочетанных поражений и ликвидации их негативных последствий. Большую ценность для практикующих ветеринарных специалистов представляют данные по диагностике и профилактике микотоксикозов животных, полученные его научным коллективом.

Михаил Яковлевич Тремасов являлся экспертом МСХ и правительства Республики Татарстан (РТ) по контролю качества и безопасности животноводческой продукции, кормов, кормовых добавок и премиксов. В 1999–2000 гг. по заданию МСХ РФ руководил работой по индикации диоксина в мясе кур, поставляемого из Бельгии и Голландии, а также исследованиями, связанными с их утилизацией. М.Я. Тремасов был руководителем многих государственных, ведомственных и региональных заданий, в т.ч. Минсельхозпрода РФ и Академии наук РТ.

За 45 лет scrupulous и добросовестной научной работы Михаил Яковлевич Тремасов стал автором более 800 научных работ, в т.ч. шести монографий, 16 авторских свидетельств, семи патентов на изобретения, научно-методических рекомендаций и нормативных документов. М.Я. Тремасов является основателем Казанской школы ветеринарных микотоксикологов и экотоксикологов, творческое сотрудничество с учениками и коллегами позволяли решать широкий спектр проблем, актуальных для ветеринарной науки и практики. Михаил Яковлевич был членом специализированных диссертационных советов ВНИВИ, КГАВМ и КГМУ. Под его руководством защищено 40 кандидатских и 10 докторских диссертаций. Благодаря Михаилу Яковлевичу ученики получали фундаментальные знания в области науки, учились быть настоящими людьми. М.Я. Тремасов воспитал целую плеяду ученых, достойно продолжающих его дело и широко известных мировой общественности.

Государство высоко оценило труд Михаила Яковлевича Тремасова, он был удостоен почетного звания “Заслуженный деятель науки Республики Татарстан” (1999 г.), “Лауреат ВВЦ” (1994 г.), неоднократно награждался почетными грамотами

и медалями РФ и РТ. В 2013 г. за разработку и внедрение средств диагностики, профилактики и лечения микотоксикозов в агропромышленном комплексе Михаил Яковлевич стал лауреатом государственной премии Республики Татарстан в области науки и техники. Награжден Премией МСХ РФ, Почетным знаком МЧС РФ.

Сорок шесть лет в большой любви и согласии Михаил Яковлевич прожил с супругой Еленой Михайловной, они воспитали двоих детей, которые достойно продолжают дело своего отца. Сын Юрий — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, перспективный ученый. Дочь Анна — доктор биологических наук, заведует отделением биотехнологии, является прекрасным организатором, талантливым научным деятелем.

Михаил Яковлевич был человеком с широкой душой и огромным сердцем, он в любой ситуации оставался человеком и проявлял великодушие, каждому сочувствовал, сопереживал и старался помочь. Его трудолюбие, целеустремленность, обаяние в общении, принципиальность и требовательность в сочетании с чувством высокой ответственности снискали глубокое уважение среди коллег и друзей.

Тремасов Михаил Яковлевич ушел из жизни 4 июля 2022 г. в возрасте 70 лет, полный энергии и неосуществленных планов, он прожил жизнь ярко, творчески, с полной самоотдачей. Его имя золотыми буквами вписано в историю отечественной науки, с ним связана целая эпоха развития ветеринарной токсикологии. Светлая память о Тремасове Михаиле Яковлевиче навсегда сохранится в сердцах коллег, друзей и учеников!

ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ РАБОТЫ М.Я. ТРЕМАСОВА

Беляева Л.Л., Тремасов М.Я. Индикация микотоксинов методом ИФА // Ветеринария. 1995. № 1. С. 26.

Тремасов М.Я., Сметов П.К. Спонтанные смешанные микотоксикозы животных // Ветеринария. 1995. № 3. С. 20.

Тремасов М.Я., Сергейчев А.И., Сметов П.К., Равилов А.З., Котик А.Н., Труфанов В.А. Сравнительная характеристика определения Т-2 токсина в кормах // Ветеринария. 1997. № 10. С. 45.

Тремасов М.Я., Сергейчев А.И., Титова В.Ю., Равилов А.З., Сметов П.К. Профилактика микотоксикозов животных // Ветеринария. 1997. № 3. С. 20.

Галиев Э.А., Новиков В.А., Зимаков Ю.А., Софроньев В.Г., Титов В.В., Матвеева Е.Л., Тремасов М.Я. Токсическое действие диоксида на животных // Ветеринарный врач. 2001. № 4. С. 44.

Новиков В.А., Конюхова В.А., Тремасов М.Я. Влияние натрия сульфида на токсикокинетику свинца и кадмия // Ветеринария. 1999. № 3. С. 39.

Тремасов М.Я., Иванов И.И., Новиков К.Я. Профилактика микотоксикозов животных в Республике Марий Эл // Ветеринария. 1999. № 7. С. 16.

Тремасов М.Я., Равилов А.З., Юсупов Р.Х. Микотоксин патулин в кормах // Ветеринария. 1999. № 7. С. 23.

Тремасов М.Я., Сергейчев А.И., Равилов А.З. Изучение токсикогенеза *Fusarium sporotrichiella* при повышенной температуре культивирования // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. № 4. С. 59.

Тремасов М.Я. Т-2 токсикоз у петушков // Птицеводство. 2002. № 12. С. 33.

Матюшко Д.Б., Тремасов М.Я. Влияние протеина на патогенез Т-2 токсикоза // Ветеринария. 2002. № 7. С. 38.

Тремасов М.Я. Профилактика микотоксикозов животных в России // Ветеринария. 2002. № 9. С. 3.

Musin R.R., Gosmanov R.G., Tremasov M.Ya., Gosmanov N.R. Micromycetes of soil and fodder in ecologically different regions of Republic Tatarstan // Mikologiya i fitopatologiya. 2004. Т. 38. № 3. С. 46–49.

Новиков В.А., Гизатуллин Р.Р., Конюхова В.А., Тремасов М.Я. Коррекция натрия сульфитом иммунodefицита, моделированного свинца ацетатом // Российский журнал Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. 2004. Т. 116. С. 273.

Новиков В.А., Тремасов М.Я. Техногенное воздействие тяжелых металлов // Ветеринария. 2004. № 11. С. 51–55.

Тремасов М.Я., Новиков В.А. Диоксины: источники загрязнения, опасность, предупреждение отравлений // Ветеринария. 2004. № 5. С. 46–49.

Матвеева Е.Л., Тремасов М.Я., Зимаков Ю.А., Равилов А.З., Угрюмова В.С. Ультраструктура внутренних органов при отравлении животных диоксином // Ветеринария. 2004. № 7. С. 52–53.

Кахаберидзе В.В., Иванов А.В., Тремасов М.Я. Вопросы профилактики микотоксикозов птиц // Ветеринарный врач. 2005. № 2. С. 17–19.

Титов В.В., Тремасов М.Я., Новиков В.А., Равилов А.З., Угрюмова В.С., Матвеева Е.Л. Патоморфологические изменения у животных при отравлении диоксином // Ветеринария. 2005. № 1. С. 53–54.

Тремасов М.Я., Иванов И.И., Новиков В.А., Ахметов Г., Камилов Н.К. Профилактика микотоксикозов животных в Республике Марий Эл // Ветеринария. 2005. № 1. С. 8–10.

Тремасов М.Я., Сергейчев А.И., Ахметов Ф.Г., Садыкова В.Н., Титова В.Ю., Никонов С.В., Петрова Н.В., Матросова И.Е., Семенов Э.И., Хусаинов И.Т. Скрининг микотоксинов в Поволжском регионе // Ветеринария. 2005. № 2. С. 138.

Бикташев Р.У., Шакиров Ш.К., Гибадуллина Ф.С., Лузин В.П., Кудрявцев Б.В., Тремасов М.Я., Иванов А.В. Санитарно-токсикологическая оценка кормового фосфата // Ветеринария. 2005. № 2. С. 42–44.

Галаутдинова Г.Г., Абульханова Г.М., Тремасов М.Я., Зимаков Ю.А. Токсикологические аспекты использования синтетических пиретроидов в сельском хозяйстве // Ветеринария. 2005. № 3. С. 52–56.

Нигматуллин А.И., Петрова Н.В., Титова В.Ю., Сергейчев А.И., Тремасов М.Я., Равилов А.З., Панин А.Н., Павлов В.П. Применение энтероспорина в ветеринарии // Ветеринария. 2005. № 4. С. 13–16.

Жестков Н.Н., Тремасов М.Я. Токсикологическая оценка нитратов и нитритов // Ветеринария. 2005. № 6. С. 8–12.

Новиков В.А., Иванов А.А., Иванов А.В., Тремасов М.Я. Лечение животных при отравлении диоксином // Ветеринария. 2006. № 10. С. 49–52.

Иванов А.В., Галаятдинова Г.Г., Егоров В.И., Сергейчев А.И., Максимов С.С., Трмасов М.Я. Случаи отравления крупного рогатого скота пестицидами на пастбище // Ветеринария. 2006. № 8. С. 13–14.

Кадилов И.Р., Сергейчев А.И., Новиков В.А., Трмасов М.Я. Сочетанное действие диоксина и Т-2 токсина на животных // Ветеринарный врач. 2007. № 1. С. 18–20.

Папуниди Э.К., Галаятдинова Г.Г., Егоров В.И., Шангараев Н.Г., Трмасов М.Я. Ветеринарно-санитарная оценка продуктов животноводства при сочетанном воздействии пиретроидов и микотоксина // Ветеринарный врач. 2007. № 1. С. 9–11.

Иванов А.В., Трмасов М.Я., Ахметов Ф.Г., Папуниди Э.К., Семенов Э.И. Сочетанное воздействие физических и химических факторов на клинические и биохимические показатели животных // Ветеринарный врач. 2007. № 4. С. 4–5.

Чулков А.К., Трмасов М.Я., Иванов А.В. О профилактике микотоксикозов животных // Ветеринария. 2007. № 12. С. 8–9.

Конюхов Г.В., Трмасов М.Я., Лодвигов Э.Ю. Влияние препаратов крови на течение комбинированного поражения овец Т-2 токсином и гамма-облучением // Вестник Российской Военно-медицинской академии. 2008. С. 198.

Иванов А.В., Трмасов М.Я., Папуниди К.Х., Чулков А.К. Микотоксикозы животных (этиология, диагностика, лечение, профилактика). М.: Колос, 2008. 140 с.

Трмасов М.Я., Иванов А.А. Новые технологии в утилизации органических отходов и реабилитации почвы // Ветеринарный врач. 2008. № 1. С. 2–3.

Иванов А.В., Трмасов М.Я., Нуртдинов М.Г. Актуальные проблемы профилактики микотоксикозов // Ветеринарный врач. 2008. № 2. С. 2–3.

Иванов А.В., Трмасов М.Я. Нанотехнологии: перспективы их использования // Ветеринарный врач. 2008. № 5. С. 2–3.

Галаятдинова Г.Г., Егоров В.И., Папуниди Э.К., Шангараев Н.Г., Трмасов М.Я., Иванов А.В. Ветеринарно-санитарная оценка мяса овец при воздействии дециса // Ветеринария. 2008. № 3. С. 55–57.

Коптина А.В., Шургин А.И., Канарский А.В., Канарская З.А., Тарасова Е.Ю., Трмасов М.Я. Эффективность адсорбции Т-2 микотоксина корой ивы *Salix acutifolia* L. // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2009. № 6. С. 145–148.

Иванов А.В., Трмасов М.Я. О проблеме диоксинов // Ветеринарный врач. 2009. № 1. С. 5–7.

Тарасова Е.Ю., Трмасов М.Я. Токсикологическая оценка нового энтеросорбента — угля активного древесного дробленого марки БАУ-А // Ветеринарный врач. 2009. № 2. С. 5–7.

Трмасов М.Я., Матросова Л.Е., Тарасова Е.Ю. Опыт применения пробиотика при микотоксикозах // Вестник ветеринарии. 2009. № 3 (50). С. 38–41.

Кадилов И.Р., Новикова В.А., Трмасов М.Я., Папуниди К.Х. Совместное действие Т-2 токсина и диоксина на организм кроликов // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. № 1. С. 193.

Кадилов И.Р., Новикова В.А., Трмасов М.Я., Папуниди К.Х. Совместное действие Т-2 токсина и диоксина на организм кроликов // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. № 1. С. 193.

Трмасов М.Я. Т-2 токсикоз у петушков // Птицеводство. 2010. № 12. С. 33–34.

Иванов А.В., Фисинин В.И., Трмасов М.Я., Папуниди К.Х. Микотоксикозы (биологические и ветеринарные аспекты). М.: Колос, 2010. 392 с.

Тарасова Е.Ю., Трмасов М.Я. Применение антиоксиданта и энтеросорбента при остром Т-2 микотоксикозе // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. 2010. Т. 200. С. 201–206.

Папуниди Э.К., Трмасов М.Я., Тарасова Е. Ветеринарно-санитарная экспертиза мяса овец при остром и подостром Т-2 микотоксикозе на фоне применения лекарственных средств // Ветеринарный врач. 2010. № 2. С. 21–23.

Крюков Н.И., Бударков В.А., Трмасов М.Я. Сорбционные свойства ферроцианидсодержащих сорбентов при микотоксикозах // Ветеринарный врач. 2010. № 2. С. 5–7.

Папуниди К.Х., Трмасов М.Я., Иванов А.А., Нуртдинов М.Г., Мишина Н.Н. Применение энтеросорбентов в животноводстве // Ветеринарный врач. 2010. № 5. С. 20–22.

Папуниди К.Х., Трмасов М.Я., Новиков В.А., Шангараев Н.Г., Кадилов И.Р., Гайзатуллин Р.Р. Диоксины: опасность, профилактика и лечение токсикозов, перспективы исследования // Ветеринарный врач. 2010. № 5. С. 25–28.

Трмасов М.Я., Шангараев Н.Г., Папуниди К.Х., Иванов А.В. Отравление крупного рогатого скота гербицидами // Главный зоотехник. 2010. № 6. С. 44–45.

Трмасов М.Я., Папуниди К.Х., Степанов В.И., Шангараев Н.Г., Иванов А.В. Принципы диагностики отравлений животных // Ветеринария. 2010. № 6. С. 56–58.

Иванов А.В., Матросова Л.Е., Бурдов Л.Г., Белецкий С.О., Трмасов М.Я. Опыт применения пробиотика энтероспорин // Птицеводство. 2011. № 12. С. 15.

Матросова Л.Е., Иванов А.В., Трмасов М.Я., Шамилова Т.А. Профилактика афлатоксикоза у поросят // Свиноводство. 2011. № 4. С. 62–65.

Шамилова Т.А., Матросова Л.Е., Трмасов М.Я., Иванов А.В. Коррекция микрофлоры кишечника поросят Энтероспорином при афлатоксикозе // Российский журнал Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. 2011. № 2 (6). С. 60–61.

Кузина М.В., Трмасов М.Я., Конюхова В.А. Закономерности накопления в молоке тяжелых металлов в районах с различной техногенной нагрузкой // Российский журнал Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. 2011. № 2 (6). С. 81–83.

Трмасов М.Я., Иванов А.А. Диоксин вновь вернулся // Ветеринарный врач. 2011. № 1. С. 2–3.

Иванова А.Е., Матросова Л.Е., Трмасов М.Я., Митрохин М.Ю. Терапевтическая эффективность антибактериального препарата “трисульфат” при лечении диспепсии молодняка животных // Ветеринарный врач. 2011. № 6. С. 38–40.

Трмасов М.Я., Шангараев Н.Г., Папуниди К.Х., Иванов А.В. Отравление крупного рогатого скота гербицидами // Ветеринария. 2011. № 5. С. 59–60.

Иванов А.В., Фисинин В.И., Трмасов М.Я., Папуниди К.Х. Микотоксины (в пищевой цепи). Москва, 2012. 135 с.

Папуниди К., Трмасов М.Я., Трмасова А.М., Смоленцев С.Ю. Мониторинг содержания химических токсикантов в почве и кормах Республики Марий Эл // Аграрная наука. 2012. № 3. С. 30–32.

- Иванов А.В., Папуниди К.Х., Трemasов М.Я., Кадиков И.Р., Сальникова М.М., Саитов В.Р., Осаянин К.А., Вафин И.Ф. Эффективность лекарственных средств при сочетанном отравлении животных диоксином и свинцом // Достижения науки и техники АПК. 2012. № 3. С. 58–62.
- Иванов Е.Н., Еремеев И.М., Трemasов М.Я. Использование микосубтила для профилактики микотоксикозов животных // Достижения науки и техники АПК. 2012. № 3. С. 69–72.
- Иванов А.А., Матросова Л.Е., Трemasов М.Я. Биопрепарат для обезвреживания и очистки сточных вод // Достижения науки и техники АПК. 2012. № 3. С. 83–84.
- Трemasов М.Я., Папуниди К.Х., Шангараев Н.Г., Белецкий С.О., Иванов А.В. Отравления животных на свином комплексе // Свиноводство. 2012. № 1. С. 67–69.
- Конюхова В.А., Папуниди К.Х., Кузина М.В., Трemasов М.Я. Концентрация токсичных элементов в почве юго-восточной зоны Республики Татарстан // Российский журнал Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. 2012. № 1 (7). С. 123–127.
- Мингалеев Д.Н., Фаттахов С.Г., Шулаева М.М., Валиев Р.Ш., Трemasов М.Я. Изучение эмбриотоксических и тератогенных свойств нового противотуберкулезного препарата – ЛИНАРОЛ-Ф1 на белых крысах // Ветеринарный врач. 2012. № 4. С. 13–16.
- Тарасова Е.Ю., Трemasов М.Я. Применение антиоксиданта, энтеросорбента и иммуномодулятора при микотоксикозах свиней // Вестник ветеринарии. 2012. № 4 (63). С. 71–73.
- Матросова Л.Е., Трemasов М.Я., Иванов А.А. Утилизация птичьего помета // Ветеринария. 2012. № 10. С. 42–43.
- Трemasов М.Я., Папуниди К.Х., Иванов А.В., Белецкий С.О. Отравление гусей фураданом // Ветеринария. 2012. № 2. С. 60–61.
- Папуниди К.Х., Иванов А.В., Кадиков И.Р., Трemasов М.Я. Эффективность лекарственных средств при сочетанном отравлении белых крыс диоксином и кадмием хлоридом // Аграрный вестник Урала. 2012. № 5 (97). С. 48–49.
- Иванов А.А., Матросова Л.Е., Трemasов М.Я. Получение и применение биоудобрения на основе птичьего помета // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2013. № 4. С. 28–30.
- Фатхутдинов Р.Х., Жильев Г.Г., Моисеенко С.К., Иванов А.В., Трemasов М.Я., Папуниди К.Х., Мустафина Н.Г., Антонец А.А. Кому нужна в России единая международная классификация токсичности химических опасных веществ (ХОВ) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2013. № 202. С. 188–202.
- Матросова Л.Е., Трemasов М.Я., Иванов А.А. Переработка биопрепаратом отходов птицеводства и рациональное их использование // Птица и птицепродукты. 2013. № 1. С. 67–68.
- Матросова Л.Е., Иванов А.А., Трemasов М.Я. Опыт утилизации свиного навоза // Свиноводство. 2013. № 2. С. 42–43.
- Гиндуллин А.И., Шамилова Т.А., Трemasов М.Я. Использование пробиотика “СПАС” при субхроническом Т-2 микотоксикозе цыплят-бройлеров // Ветеринарный врач. 2013. № 3. С. 21–23.
- Трemasов М.Я., Иванов А.В., Тарасова Е.Ю. Микотоксины – реальная угроза продовольственной безопасности // Вестник ветеринарии. 2013. № 2 (65). С. 78–80.
- Тарасова Е.Ю., Трemasов М.Я. Средства лечения при Т-2-микотоксикозе // Вестник ветеринарии. 2013. № 3 (66). С. 32–34.
- Шамилова Т.А., Матросова Л.Е., Трemasов М.Я., Иванов А.В. Применение пробиотика энтероспорина в свиноводстве при микотоксикозе // Ветеринария. 2013. № 5. С. 24–26.
- Трemasова А.М., Белецкий С.О., Трemasов М.Я. Шунгит в ветеринарии // Ветеринария. 2013. № 7. С. 55–57.
- Трemasов М.Я., Папуниди К.Х. Отравление овец и бычков фторацетатными производными // Ветеринария. 2013. № 8. С. 46–47.
- Матросова Л.Е., Часов В.В., Трemasов М.Я., Трemasова А.М. Продуцирование витаминов микроорганизмами-деструкторами // Аграрный вестник Урала. 2013. № 3 (109). С. 10–11.
- Гиндуллин А.И., Трemasов М.Я., Белецкий С.О., Гиндулина Д.А. Пробиотики на основе *Lactobacterium* и *Bacillus* при Т-2 токсикозе цыплят // Птица и птицепродукты. 2014. № 3. С. 44–46.
- Иванов А.В., Папуниди К.Х., Трemasов М.Я., Папуниди Э.К., Смоленцев С.Ю. Применение янтарной кислоты и препаратов на ее основе. Казань, 2014. 183 с.
- Папуниди К.Х., Кадиков И.Р., Трemasов М.Я., Вафин И.Ф., Иванов А.А. Клинико-гематологические показатели крови овец при сочетанном отравлении диоксином и Т-2 токсином в малых и сверхмалых дозах // Российский журнал Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. 2014. № 2 (12). С. 77–79.
- Трemasов М.Я., Асланов Р.М., Папуниди Э.К., Макаева А.Р., Конюхова В.А., Макаева В.И. Сезонный мониторинг водных объектов Республики Татарстан // Ветеринарный врач. 2014. № 3. С. 3–8.
- Мухарлямова А.З., Часов В.В., Матвеева Е.Л., Трemasов М.Я. Модификация метода определения витамина А в крови и печени кроликов используя ВЭЖХ // Ветеринарный врач. 2014. № 6. С. 31–35.
- Трemasов М.Я., Папуниди К.Х., Макаев Х.Н. Отравление коров азотсодержащими соединениями: диагностика, лечение и профилактика // Ветеринария. 2014. № 3. С. 56–59.
- Иванов А.В., Папуниди К.Х., Дорожкин В.И., Трemasов М.Я., Папуниди Э.К. Токсикозы свиней. Казань, 2014. 156 с.
- Кадиков И.Р., Саитов В.Р., Папуниди К.Х., Трemasов М.Я., Идиятов И.И. Сочетанное действие диоксинов, микотоксинов и токсичных элементов на животных // Ветеринария. 2014. № 9. С. 47–51.
- Иванов А.В., Смирнов А.М., Папуниди К.Х., Трemasов М.Я., Иванов А.А., Кадиков И.Р. Диоксины (ветеринарные и биологические аспекты). Казань, 2014. 224 с.
- Жестков Н.Н., Трemasов М.Я., Папуниди К.Х. Оценка качества кормов по показателям токсикологической безопасности // Российский журнал Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. 2015. № 2 (14). С. 16–19.
- Трemasов М.Я., Папуниди К.Х., Шангараев Н.Г. Причины отравления пчел в некоторых районах Республики Татарстан // Ветеринария. 2015. № 2. С. 62–63.
- Gindullin A.I., Shamilova T.A., Gindullina D.A., Tremasov M.Y., Mukminov M.N., Ivanov A.V., Ivanov A.A., Chernov A.N., Shuralev E.A. Influence of probiotics SPAS and BIOSPORIN at T-2 toxication of broiler chickens //

Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. 2015. Т. 6. № 4. С. 2142–2150.

Papunidi K.Kh., Kadikov I.R., Saitov V.R., Tremasov M.Ya., Tremasova A.M., Sunagatullin F.A., Smolentsev S.Yu. Cyto-morphological changes hepatorenal system combined with fever poisoning xenobiotics // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. 2016. Т. 7. № 4. С. 2214–2221.

Коростелева В.П., Тремасов М.Я., Семенов Э.И., Тремасова А.М., Сагдеева З.Х. Сорбент “Фитосорб”, пробиотики “Спас” и “Энтероспорин” для профилактики микотоксикозов животных // Ветеринарный врач. 2016. № 5. С. 3–8.

Matrosova L.E., Matveeva E.L., Tremasov M.Y., Chered-nichenko Y.V., Ivanov A.A., Ivanov A.V., Mukminov M.N., Shuralev E.A. Efficiency of specific biopreparations in organic waste management // Indian Journal of Science and Technology. 2016. Т. 9. № 18.

Папуниди К.Х., Тремасов М.Я., Фисинин В.И., Никитин А.И., Семенов Э.И. Микотоксины (в пищевой цепи). Казань, 2017. (Издание второе, переработанное и дополненное).

Матросова Л.Е., Чередниченко Ю.В., Тарасова Е.Ю., Сунагатуллин Ф.А., Тухтаманов А.В., Тремасов М.Я., Дорожкин В.И. Влияние препарата на основе ионизированного серебра на образование биопленок микроорганизмами // Российский журнал Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. 2017. № 1 (21). С. 52–57.

Идиятов И.И., Валиуллин Л.Р., Бирюля В.В., Шанга-раев Н.Г., Рагинов И.С., Тремасов М.Я., Лекишвили М.В., Никитин А.И. Цитотоксическая активность Т-2 токсина к перевиваемым культурам клеток эпителия легкого эмбриона крупного рогатого скота // Гены и клетки. 2017. Т. 12. № 1. С. 41–46.

Хайруллин Д.Д., Валиуллин Л.Р., Идиятов И.И., Бирюля В.В., Иванов В.В., Трифонов А.Ю., Тремасов М.Я. Метод лапароскопии для прижизненной диагностики Т-2 токсикоза у кроликов // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. 2018. Т. 233. № 1. С. 161–164.

© *Федеральный центр токсикологической, радиационной и биологической безопасности, 420075 Казань, Россия*