

ISSN 0026-3648

Том 57, Номер 4

Июль - Август 2023



МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, номер 4, 2023

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

Численность и видовое разнообразие культивируемых микроскопических грибов побережья Баренцева моря

Е. А. Исакова, М. В. Корнейкова, В. А. Мязин 231

Atanita phalloides на северо-западе Европейской части России

*Л. Б. Калинина, С. В. Волобуев, А. А. Ховпачев, Д. А. Томчин,
Е. А. Паломожных, С. Ю. Большаков, Н. В. Шахова, Е. С. Попов* 247

Род *Trichartum* в Северной Азии

*В. А. Мухин, Х. Кнудсен, П. Корфиксен, Е. В. Жуйкова, И. О. Непряхин,
Д. К. Диярова* 255

Микобиота книг в библиотеках России

Е. А. Попихина, Е. С. Трепова, Т. Д. Великова, С. С. Хазова 267

Новые для регионов Российского Дальнего Востока виды макромицетов. 4

*Ю. А. Ребриев, А. В. Богачева, Н. В. Бухарова, Е. А. Ерофеева, В. И. Капитонов,
Н. А. Кочунова, Е. С. Попов, Н. В. Псурцева, Н. А. Сазанова, А. Г. Ширяев* 281

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

Сорбция и биодеструкция микроцистина-LR штаммом *Penicillium verrucosum* CP4, выделенным из донных осадков озера Сестрорецкий Разлив

Н. Г. Медведева, И. Л. Кузикова 291

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Фибрино- и фибриногенолитическое действие внеклеточных протеиназ микромицетов *Aspergillus alliaceus* 7DN1 и *A. terreus* 2

А. А. Осмоловский, С. Д. Клягин, Т. В. Вашкевич, А. В. Кураков, В. Г. Крейер 298

ХРОНИКА

Памяти Нины Павловны Денисовой (1937–2022)

И. В. Змитрович 301

Contents

Vol. 57, No. 4, 2023

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

- The number and species diversity of cultured microfungi on the Barents Sea Coast
E. A. Isakova, M. V. Korneykova, V. A. Myazin 231
- Amanita phalloides* in northwest European Russia
L. B. Kalinina, S. V. Volobuev, A. A. Khovpachev, D. A. Tomchin,
E. A. Palomozhnykh, S. Yu. Bolshakov, N. V. Shakhova, E. S. Popov 247
- The genus *Trichaptum* in North Asia
V. A. Mukhin, H. Knudsen, P. Corfixen, E. V. Zhuykova, I. O. Nepryakhin,
D. K. Diyarova 255
- Mycobiota of the library's books in Russia
E. A. Popikhina, E. S. Trepova, T. D. Velikova, S. S. Khazova 267
- New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. 4
Yu. A. Rebriev, A. V. Bogacheva, N. V. Bukharova, E. A. Erofeeva,
V. I. Kapitonov, N. A. Kochunova, E. S. Popov, N. V. Psurtseva,
N. A. Sazanova, A. G. Shiryayev 281
-

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

- Sorption and biodestruction of microcystin-LR by *Penicillium verrucosum* CP4 strain isolated from the bottom sediments of Sestroretsky Razliv Lake
N. G. Medvedeva, I. L. Kuzikova 291
-

SHORT COMMUNICATIONS

- Fibrin- and fibrinogenolytic effect of extracellular proteinases of microfungi *Aspergillus alliaceus* 7dN1 and *A. terreus* 2
A. A. Osmolovskiy, S. D. Klyagin, T. V. Vashkevich, A. V. Kurakov, V. G. Kreyer 298
-

CHRONICLE

- In memoriam. Nina Pavlovna Denisova (1937–2022)
I. V. Zmitrovich 301
-
-

УДК 582.28: 614.7

ЧИСЛЕННОСТЬ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ ПОБЕРЕЖЬЯ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2023 г. Е. А. Исакова^{1,*}, М. В. Корнейкова^{2,3,**}, В. А. Мязин^{2,***}

¹Кольский научный центр РАН, 184209 Апатиты, Россия

²Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН, 184209 Апатиты, Россия

³Российский университет дружбы народов, 117198 Москва, Россия

*e-mail: ya.kristina-i2014@yandex.ru

**e-mail: korneykova.maria@mail.ru

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

Поступила в редакцию 28.03.2023 г.

После доработки 29.04.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Исследованы численность и видовое разнообразие культивируемых микроскопических грибов, выделенных из морской воды, грунта литорали и почвы супралиторали на побережье Баренцева моря. Сообщества микромицетов представлены преимущественно факультативными морскими грибами терригенного происхождения. Выделенные изоляты в основном относились к анаморфным грибам отдела *Ascomycota*, в состав которых вошли характерные для холодных северных морей роды *Penicillium*, *Aspergillus*, *Talaromyces*, *Trichoderma*, *Acremonium* и др. Часто встречаемыми на исследуемой территории были виды: *Aspergillus brasiliensis*, *Penicillium hirsutum*, *P. glabrum*, *P. spinulosum*, *P. janczewskii*, *Trichoderma koningii*, *T. viride*, *Talaromyces purpureogenus*. Количество грибов в прибрежной почве на два-три порядка выше, чем в грунтах литорали и в среднем составляло от 4 до 13 тыс. КОЕ/г. В морской воде численность грибов насчитывала всего несколько единиц на мл. Максимальное количество сахаролитических грибов отмечено в почвах супралиторали. В грунтах литорали и морской воде численность углеводородокисляющих грибов изменялась от 52.5 до 143.3 КОЕ/г и от 0 до 4 КОЕ/мл соответственно. Численность сахаролитиков варьировала от 0 до 113 КОЕ/г — в грунте литорали и от 0 до 3 КОЕ/мл — в морской воде на всех исследованных участках, за исключением наиболее загрязненных, где достигала значений 200 КОЕ/г. Увеличение доли сахаролитических грибов в морской воде и грунте литорали может свидетельствовать об антропогенном загрязнении данной территории, в том числе углеводородами и другими соединениями органической природы. Урбанизированные р-ны Кольского залива с высокой антропогенной нагрузкой характеризовались более богатым видовым разнообразием и увеличением доли патогенных и условно-патогенных форм микроскопических грибов. Высокий уровень загрязнения углеводородами негативно отразился на численности сахаролитических грибов, в то время как более низкие значения содержания углеводов не влияли на количество сахаролитиков. Численность грибов, выращенных на минеральной среде Чапека с добавлением нефти, снижалась по мере увеличения количества углеводов как в морской воде, так и в грунте литорали, что может свидетельствовать о высокой уязвимости микромицетов к данному типу загрязнения.

Ключевые слова: антропогенная нагрузка, Арктика, Кольский полуостров, микобиота морских экосистем, обилие микромицетов, углеводороды нефти

DOI: 10.31857/S0026364823040037, **EDN:** VURGUI

ВВЕДЕНИЕ

На сегодняшний день микроскопические грибы в морской среде остаются недостаточно исследованной группой микроорганизмов (Khudyakova, 2004; Kirtsideli et al., 2012; Richards et al., 2012; Li et al., 2014; Raghukumar, 2017; Khusnulina et al., 2018; Jones et al., 2019), их изучение в основном проводилось в р-нах южных и умеренных широт (Rheinheimer, 1977; Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Hyde, Pointing, 2000). С начала 2000-х гг. заметно возрастает интерес к изучению микобиоты север-

ных морских экосистем (Bubnova, 2005; Kirtsideli, 2009; Kirtsideli et al., 2012, 2016; Rämä et al. 2014; Bubnova, Nikitin, 2017; Bubnova, Konovalova, 2018; Khusnulina et al., 2018), но сведений о грибах арктических морей крайне мало (Kirtsideli et al., 2012; Bubnova, Nikitin, 2017).

Актуальность исследования микобиоты в Арктике связана главным образом с изучением биоразнообразия малоосвоенной и труднодоступной арктической зоны, с поиском психротрофных видов, обладающих полезными для человека биоло-

гическими свойствами, и с постоянным привносом сюда чужеродных видов микроскопических грибов в результате их распространения воздушными потоками, морской водой, антропогенными путями, на дрейфующей древесине, с животными и растительными субстратами (Zaytsev, Koryutina, 2009; Kirtsideli et al., 2016, 2018; Raghukumar, 2017).

Большой интерес среди микологов вызывает изучение микобиоты на морском побережье/морских пляжах в условиях загрязнения (Li et al., 2014; Bovio et al., 2017; Park et al., 2019; Maamar et al., 2020), урбанизации и антропогенного пресса (Marfenina, 2002; Khudyakova, 2004; Kirtsideli et al., 2009; Slinkina, 2009; Gonçalves et al., 2019). Р-ны с высокой антропогенной нагрузкой имеются и на побережье Баренцева моря (Кольский п-ов), где располагаются населенные пункты, объекты промышленной инфраструктуры, осуществляется интенсивное судоходство. Весь морской транспорт и портовые сооружения могут являться источником нефтяного загрязнения. Нефтезагрязнение морской среды совместно с хозяйственной деятельностью человека может влиять на разнообразие прибрежной микобиоты, где микроскопические грибы наряду с бактериями являются первичными деструкторами высокомолекулярных нефтяных углеводородов (Amend, 2019). В то же время, “эвтрофикация и загрязнение морской среды создают условия для массового развития и накопления патогенных и оппортунистических видов грибов” (Zaytsev, Koryutina, 2009).

Выделенные из морских экосистем мицелиальные грибы не обязательно представляют собой истинно морские виды, особенно на границе раздела море/суша. Большинство из них являются факультативными морскими грибами, имеющими терригенное происхождение (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Raghukumar, 2017; Jones et al., 2019), что свидетельствует об их эффективных адаптивных способностях (Amend, 2019). Подобные грибы легко изолируются культуральными методами, способны поддерживать на синтетических питательных средах, однако представляют собой лишь небольшую часть микробного разнообразия морских экосистем (Richards et al., 2012; Park et al., 2019).

Цель данной работы – изучить численность и видовое разнообразие культивируемых микроскопических грибов прибрежных морских экосистем Баренцевоморского побережья Кольского полуострова в условиях антропогенной нагрузки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Географическая характеристика районов исследования. Отбор образцов морской воды, прибрежной почвы и грунта литорали проводили в летне-осенний период на побережье Баренцева моря в р-не Кольского залива (г. Кола, пос. Белокаменка

и Росляково), Печенского залива (пос. Печенга) и губы Зеленецкая (пос. Дальние Зеленцы) (рис. 1).

Кольский залив – самый большой фьорд Баренцева моря на северном берегу Кольского п-ова (Malavenda, Malavenda, 2012), считается р-ном с высокой антропогенной нагрузкой из-за наличия по берегам залива крупных промышленных предприятий, морского порта, терминалов хранения и перегрузки нефтепродуктов и крупных населенных пунктов (Мурманск, Североморск, Кола). Печенгский залив Баренцева моря, расположенный на северо-западе Мурманской обл., испытывает меньший антропогенный стресс, который определяется в основном деятельностью предприятий цветной металлургии (г. Заполярный, пос. Никель) и рыбоводческих хозяйств в р-не выхода залива в море (Gogin, Leman, 2017). Зеленецкая губа является мелководной бухтой в восточной части Кольского п-ова (Восточный Мурман) и относится к наименее нарушенным территориям, где присутствует туристическая и рекреационная нагрузка (Puyin et al., 2016).

Все р-ны исследования находятся в пределах Мурманской обл. Общая их характеристика представлена в табл. 1.

Отбор проб. Образцы прибрежной почвы и грунта литорали для микологического анализа стерильно отбирали в zip-пакеты, водные образцы – в пластиковые стерильные флаконы, в трех–пятикратной повторности по стандартным методикам (Zvyagintsev, 1991; GOST 31861-2012). Глубина отбора почвенных образцов составляла 0–7 см. Водные пробы отбирали в толще воды, погружая флакон на глубину 10–15 см. Всего отобрано 96 образцов, из них 64 – почвенные и 32 – водные пробы. Образцы воды для определения содержания нефтяных углеводородов отбирали в стеклянные бутылки объемом 1 л и фиксировали четыреххлористым углеродом.

Микологический анализ. Выявление и количественный учет численности микромицетов проводили методом предельных разведений почвенной суспензии (гравий, песок – 10^{-2} , почва – 10^{-3}) и морской воды (без разведения) по 0.5 мл с последующим глубинным посевом на сусло-агар (сахаролитические грибы), минеральную среду Чапека с добавлением нефти (1% по объему) в качестве единственного источника углерода (углеводородокисляющие, УО-грибы), и на агаризованную минеральную среду на основе морской воды согласно прописи (Andersen, 2005) следующего состава (г/л): NaCl – 24.54; Na₂SO₄ – 4.09; KCl – 0.7; NaHCO₃ – 0.2; KBr – 0.1; H₃BO₃ – 0.003; NaF – 0.003; MgCl₂ × 6H₂O – 11.1; CaCl₂ × 2H₂O – 1.54; SrCl₂ × 6H₂O – 0.017. Подсчет числа колоний проводили через 7–10 дней культивирования при 27°C и через 21 сут – при 5–6°C. Данные по общей численности микроорганизмов выражали в



Рис. 1. Географическое расположение р-нов исследования: 1 – г. Кола; 2 – пос. Белокаменка; 3 – мкр-н Росляково (г. Мурманск); 4 – пос. Печенга; 5 – пос. Дальние Зеленцы.

КОЕ/мл или КОЕ/г. Видовую идентификацию чистых культур микромицетов проводили на суло-агаре и агаризованной среде Чапека с использованием светового микроскопа Olympus CX41 (Япония) по культурально-морфологическим признакам. Измерения и микрофотографии микологических структур, фиксируемых в 5%-м р-ре этанола, делали с помощью камеры ProgRes CT3 (Jenoptik AG, Германия) и программы ProgRes CapturePro 2.8.8 (Jenoptik AG, Германия). Для определения таксономической принадлежности грибов использовали определители и статьи российских и зарубежных авторов (Gams, 1971; Egorova, 1986; Satton et al., 2001; Klich, 2002; Domsch et al., 2007; Koval et al., 2016; de Hoog et al., 2020), названия таксонов унифицировали с использованием базы данных Index Fungorum (www.indexfungorum.org/Names/Names.asp).

Химический анализ. Величину рН (соотношение почва : вода = 1 : 5) определяли ионометрическим методом (рН/ION Analyzer Radelkis OP-300, Венгрия) по стандартной методике (GOST 26423-85). Содержание общего органического углерода определяли озолением почвы хромовой смесью при нагревании до 150°C по методу Никитина с колориметрическим окончанием по Орлову–

Гриндель (Mineev, 2001). Количество углерода органических соединений рассчитывали по количеству образующихся в результате реакции ионов Cr^{3+} , которые определяли колориметрически ($\lambda = 590$ нм). Анализ проб на содержание нефтяных углеводородов проводили методом ИК-спектроскопии, основанным на измерении интегральной интенсивности поглощения C–H-связей различных классов органических соединений с использованием анализатора АН-2 (“Нефтехимавтоматика”, Россия) согласно принятым методикам (PND F 14.1:2:4.5-95; PND F 16.1:2.2.22-98).

Статистический анализ. Статистическую обработку полученных данных проводили в программе Microsoft Office Excel, 2010 и с использованием программного пакета R 4.0.3. Для характеристики структуры сообществ микроскопических грибов Баренцевоморского побережья использовали индекс обилия видов, показывающий их значимость в данных сообществах и равный отношению колоний конкретного вида к общему числу колоний, выросших при посеве образцов данного объекта, а также пространственную частоту встречаемости, которая отражает степень однородности распространения видов в изучаемых субстратах, и равна отношению числа образцов, в которых обнаружен

Таблица 1. Общая характеристика исследуемых р-нов Баренцево-мурманского побережья Мурманской обл.

Характеризуемые параметры		Р-ны исследования					
Название залива/губы		Кольский залив		Печенгская губа		Зеленецкая губа	
Населенный пункт		пос. Белокаменка		мкр-н Росляково (г. Мурманск)		пос. Печенга	
Координаты (место отбора образцов)	г. Кола	69°04'35.6" с.ш. 33°10'12.2" в.д.	69°03'22.3" с.ш. 33°13'39.0" в.д.	69°07'01.0" с.ш. 36°05'03.6" в.д.	69°34'38.3" с.ш. 31°13'59.1" в.д.		
Население, тыс. чел.	9.5	~0.1 (+4.0 временное)	9.0	~0.05	3.5		
Площадь акватории, км ²	180	300		2.2	21		
Максимальная глубина, м	300			18	160		
Приливно-отливные явления	значительные, полусуточные до 4 м						
Соленость, ‰	33.8–34.5						
Впадающие реки/ручьи	Кола	Белокаменка	–	Печенга	два ручья		
Характеристика прибрежного участка	подножие берегового уступа; почва: 0–3 см – органогенная, глубже 3 см – песчано-гравийная		подножие берегового уступа; почва: 0–5 см – органогенная, глубже 5 см – песчано-гравийная; <i>Achillea apiculata</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Salix</i> sp., <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Festuca</i> sp.		почва: 0–5 см – органогенная, глубже 5 см – песок; <i>Solidago lappionica</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Salix</i> sp., <i>Festuca arenaria</i>		
	каменистая, местами отложения песка с илом		каменистая, местами отложения песка и гравия		каменистая, местами отложения гравия и песка		
Объекты инфраструктуры, потенциальные источники техногенного загрязнения	железнодорожная станция; пивоваренный завод; промышленные предприятия; автотранспортные предприятия		нефтяной танкер-накопитель (2004–2015 гг.); Центр строительства крупнотоннажных морских сооружений (в стадии строительства); вахтовый поселок строителей		воинские части Министерства обороны РФ; причал для малотоннажных и среднетоннажных судов; рыбоперерабатывающие предприятия		
	Литораль		песчано-галечная, с наличием больших камней		песчаная		

Примечание. Данные по: Matishov, Dzhenuk (1997); Bogdanova (2015); Massabyu et al. (2015); Gorin, Leman (2017); Korneukova et al. (2021); Wikipedia (2023).

Таблица 2. Значение pH среды, содержание органического углерода и нефтяных углеводов в р-нах исследования

Среды	Кола	Белокаменка	Росляково	Печенга	Дальние Зеленцы
pH среды					
Почва супралиторали	5.73 ± 0.29	5.64 ± 0.22	5.94 ± 0.18	4.81 ± 0.19	6.02 ± 0.17
Грунт литорали	6.33 ± 0.25	6.88 ± 0.34	8.21 ± 0.33	7.23 ± 0.22	6.99 ± 0.32
Содержание органического углерода, %					
Почва супралиторали	14.47 ± 1.32	13.25 ± 1.46	17.44 ± 2.62	13.50 ± 1.22	7.15 ± 1.01
Грунт литорали	0.81 ± 0.07	0.24 ± 0.03	1.32 ± 0.21	0.67 ± 0.07	0.41 ± 0.05
Содержание нефтяных углеводов, мг/кг					
Почва супралиторали	22730 ± 5683	839 ± 210	203 ± 51	130 ± 33	46 ± 12
Грунт литорали	711 ± 281	285 ± 71	252 ± 63	59 ± 15	44 ± 11
Морская вода	0.32 ± 0.14	0.038 ± 0.016	0.039 ± 0.020	0.027 ± 0.019	0.047 ± 0.011

данный вид, к общему числу образцов (Magurran, 1988; Mirchink, 1988; Kurakov, 2001). Экологические характеристики выражали в процентах. Анализ сходства видового состава проводили с помощью кластерного анализа, реализованного в пакете “vegan”, на основе критерия сходства Сёренсена (Magurran, 1988; Mirchink, 1988; Kurakov, 2001). Для построения дендрограммы использовали метод “ближайшего соседа” (Mastitskiy, Shitikov, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значение pH среды, содержание органического углерода и нефтяных углеводов

Анализ образцов почвы, грунта литорали и морской воды показал, что участки в р-не Кольского залива испытывают антропогенную нагрузку (табл. 2). Прибрежный участок в г. Кола загрязнен нефтепродуктами в результате сброса неочищенных сточных вод в прибрежную зону. Участки близ населенных пунктов Росляково, Белокаменка, Печенга относятся к территориям с возможным нефтяным загрязнением. На участке в районе Зеленецкой губы не было обнаружено загрязнения углеводородами, что позволяет отнести его к условно фоновой территории. Содержание углеводов в воде в районе г. Кола в 6 раз превышало установленный норматив.

Значение pH прибрежных почв находилось в слабокислом диапазоне, грунтов литорали – в нейтральном и слабощелочном, что определяется влиянием морской воды в приливно-отливной зоне. Максимальное содержание органического углерода отмечено в прибрежных почвах и грунтах литорали в районе пп. Росляково и Кола, минимальное – в Дальних Зеленцах и Печенге.

Видовое разнообразие и таксономическая структура микобиоты

В исследованных местообитаниях отмечена низкая численность и небогатое видовое разнообразие

разие культивируемых микроскопических грибов (табл. 3). Всего из образцов воды и грунта выделено 60 видов микромицетов, три морфотипа белого и один темного стерильного мицелия. Согласно таксономической принадлежности, грибы относились к 17 родам, 11 семействам, 7 порядкам, 5 классам и 2 отделам. Все выделенные изоляты относились к анаморфным грибам отдела *Ascomycota*, за исключением одного вида дрожжей *Rhodotorula* sp. из отдела *Basidiomycota*.

Согласно списку морских грибов (Jones et al., 2019), зарегистрированных на сайте www.marinefungi.org, 70% выявленных видов можно отнести к факультативным морским грибам (табл. 3), имеющим терригенное происхождение. Остальные 30% микромицетов являются типичными почвенными грибами. Истинно облигатных морских грибов нами не выделено.

Наиболее многовидовой род *Penicillium*, представленный 30 видами (50% видового разнообразия выявленной микобиоты), был самым многочисленным для всех исследуемых участков (табл. 3). Значительно меньшим разнообразием характеризовались другие роды грибов. Так, род *Aspergillus* представлен семью видами, роды *Talaromyces* и *Trichoderma* включали по четыре вида, *Acremonium* – три вида. Остальные грибы представлены одним видом. Большинство выделенных родов микромицетов являются типичными представителями холодных полярных областей (Cantrell et al., 2011; Hassan et al., 2016; Bubnova, Konovalova, 2018).

Хотя виды рода *Penicillium* обычно считаются почвенными грибами, нередко случаи, когда они встречаются на морском побережье (Gonçalves et al., 2019; Park et al., 2019) и даже в гипертонических местообитаниях (Butinar, 2011), что свидетельствует об их широком адаптационном потенциале. Характерные для более южных широт грибы рода *Aspergillus*, аналогично роду *Penicillium*, часто встречаются в почвах на морских берегах, причем большинство из них являются патогенными и условно патогенными видами (Marfenina, 2002).

Таблица 3. Видовое разнообразие и таксономическая структура микобиоты баренцевоморского побережья Мурманской обл.

Р-ны исследования	Кола			Белокаменка			Росляково			Печенга			Дальние Зеленцы		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Ascomycota</i>															
<i>Eurotiomycetes</i>															
<i>Eurotiales</i>															
<i>Aspergillaceae</i>															
# <i>Aspergillus brasiliensis</i> Varga, Frisvad et Samson		+	+		+	+			+		+	+	+		+
°# <i>A. flavus</i> Link		+			+	+									+
°# <i>A. fumigatus</i> Fresen.		+	+	+									+		
<i>A. sydowii</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church			+			+									
# <i>A. terreus</i> Thom					+										
<i>A. ustus</i> (Bainier) Thom et Church								+							
<i>A. wentii</i> Wehmer							+								
# <i>Paecilomyces variotii</i> Bainier						+		+		+	+		+	+	+
<i>Penicillium albidum</i> Sopp								+							
<i>P. atramentosum</i> Thom								+							
°# <i>P. aurantiogriseum</i> Dierckx		+	+		+	+		+							
# <i>P. brevicompactum</i> Dierckx											+			+	+
° <i>P. camemberti</i> Thom				+											
°# <i>P. canescens</i> Sopp					+			+						+	
°# <i>P. chrysogenum</i> Thom	+	+			+	+				+					+
° <i>P. corylophilum</i> Dierckx				+	+	+									
°# <i>P. decumbens</i> Thom	+	+	+		+										
<i>P. dierckxii</i> Biourge					+			+							
# <i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling		+			+			+	+	+					+
<i>P. granulatum</i> Bainier	+														
<i>P. herquei</i> Bainier et Sartory					+	+									
° <i>P. hirsutum</i> Dierckx		+		+	+	+		+			+	+		+	+
° <i>P. implicatum</i> Biourge	+														
° <i>P. janczewskii</i> K.W. Zaleski	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+		+	+
<i>P. jensenii</i> K.W. Zaleski				+	+	+									
<i>P. miczynskii</i> K.W. Zaleski		+													
° <i>P. nalgioense</i> Laxa		+						+							
<i>P. paradoxum</i> (Fennell et Raper) Samson, Houbraken, Visagie et Frisvad												+			
° <i>P. raistrickii</i> G. Sm.			+			+									+
<i>P. restrictum</i> J.C. Gilman et E.V. Abbott										+					
# <i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	+		+	+	+	+	+								
<i>P. solitum</i> Westling						+						+			
°# <i>P. spinulosum</i> Thom		+		+			+	+				+		+	+
<i>P. thomii</i> Maire		+			+										
<i>P. velutinum</i> J.F.H. Beyma						+									
<i>P. waksmanii</i> K.W. Zaleski														+	

Таблица 3. Продолжение

Р-ны исследования Название видов	Кола			Белокаменка			Росляково			Печенга			Дальние Зеленцы		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>P. westlingii</i> K.W. Zaleski										+	+		+	+	+
<i>Penicillium</i> sp.			+			+									
<i>Talaromyces duclauxii</i> (Delacr.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert						+									
# <i>T. purpureogenus</i> Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga et Frisvad		+	+		+	+	+				+	+	+	+	
<i>T. ruber</i> (Stoll) N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson						+								+	
# <i>T. rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert									+	+			+		
<i>Trichocomaceae</i>															
<i>Ascospirella lutea</i> (Zukal) Houbraken, Frisvad et Samson				+	+	+					+				
<i>Leotiomycetes</i>															
<i>Thelebolales</i>															
<i>Pseudeurotiaceae</i>															
# <i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler et J.W. Carmich.							+								
<i>Helotiales</i>															
Incertae sedis															
# <i>Scytalidium</i> sp.															+
<i>Sordariomycetes</i>															
<i>Hypocreales</i>															
Incertae sedis															
<i>Acremonium charticola</i> (Lindau) W. Gams			+												
° <i>Acremonium</i> sp. st. 1 Link						+									
<i>Acremonium</i> sp. st. 2 Link					+										
° <i>Cephalosporium coremioides</i> Raillou			+												
# <i>Sarocladium terricola</i> (J.H. Mill., Giddens et A.A. Foster) A. Giraldo, Gené et Guarro		+													
<i>Nectriaceae</i>															
# <i>Fusarium oxysporum</i> Schldtl.	+														
<i>Cordycipitaceae</i>															
<i>Cordyceps farinosa</i> (Holmsk.) Kepler, B. Shrestha et Spatafora		+	+		+	+			+						
<i>Ophiocordycipitaceae</i>															
°# <i>Purpureocillium lilacinum</i> (Thom) Luangsa-ard, Houbraken, Hywel-Jones et Samson		+	+		+		+								
<i>Tolypocladium inflatum</i> W. Gams															+

Таблица 3. Продолжение

Р-ны исследования	Кола			Белокаменка			Росляково			Печенга			Дальние Зеленцы		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Hypocreaceae</i>															
<i>Trichoderma ghanense</i> Yoshim. Doi, Y. Abe et Sugiy.							+								
# <i>T. koningii</i> Oudem.		+	+		+	+			+					+	
° <i>T. polysporum</i> (Link) Rifai			+		+										
°# <i>T. viride</i> Pers.		+	+		+	+		+	+			+			+
<i>Cephalothecales</i>															
<i>Cephalothecaceae</i>															
<i>Phialemonium inflatum</i> (Burnside) Dania García, Perdomo, Gené, Cano et Guarro					+										
<i>Basidiomycota</i>															
<i>Microbotryomycetes</i>															
Incertae sedis															
<i>Rhodotorula</i> sp. F.C. Harrison				+											
<i>Agonomycetales</i>															
Темноокрашенный стерильный мицелий		+													
Белый стерильный мицелий		+			+			+	+			+			+
Общее число видов	7	20	16	10	26	23	8	11	10	5	9	9	6	13	13
	31			39			24			16			22		

Примечание. Полужирным шрифтом отмечены виды, зарегистрированные на веб-сайте морских грибов www.marinefungi.org. 1 – морская вода; 2 – грунт литорали; 3 – почва супралиторали; психротрофные виды, выделенные при 5–6°C; #патогенные и потенциально патогенные грибы.

Оппортунистические грибы на Баренцевоморском побережье встречаются достаточно часто, поскольку для их развития оптимальны нейтральная и слабощелочная среда, присущие грунтам прибрежной зоны (Marfenina, 2002). С другой стороны, накопление патогенных и условно-патогенных форм микроскопических грибов может происходить под влиянием нефтяного загрязнения (Kireeva et al., 2006; Korneukova et al., 2011; Doneyan et al., 2016), а также на урбанизированных территориях (Marfenina, 2005; Evdokimova et al., 2007; Kirtsideli et al., 2016) и в морских прибрежных р-нах, испытывающих антропогенное воздействие (Marfenina, 2002; Khudyakova, 2004; Slinkina, 2009). В нашем исследовании также отмечена тенденция к накоплению грибов этой группы (табл. 3).

Выделенные нами представители рода *Trichoderma* имеют широкое географическое распространение, присутствуют в самых разных средах обитания, включая почву и морские грунты (Song et al., 2010). Представители рода *Acremonium* и другие *Cephalosporium*-подобные грибы также харак-

терны для холодных северных морских экосистем (Bubnova, Konovalova, 2018).

Часто выделяемыми в разных субстратах и местах отбора образцов оказались следующие виды: *Aspergillus brasiliensis*, *Penicillium hirsutum*, *P. glabrum*, *P. spinulosum*, *P. janczewskii*, *Trichoderma koningii*, *T. viride*, *Talaromyces purpleogenus*. Все перечисленные микромицеты являются широко распространенными видами (Domsch et al., 2007).

Среди выявленных микромицетов 35% видов выделено при температуре 5–6°C (табл. 3), что позволяет считать полученные изоляты психротрофами, способными развиваться и расти при достаточно низких температурах в условиях северных морских экосистем. В эту группу вошли такие виды, как *Aspergillus flavus*, *A. fumigatus*, *Acremonium* sp., *Cephalosporium coremioides*, *Purpureocillium lilacinum*, *Trichoderma polysporum*, *T. viride*, многие виды рода *Penicillium*, а также темноокрашенный стерильный мицелий.

На рис. 2 представлена дендрограмма сходства видового состава микроскопических грибов районов исследования, согласно которой наиболее

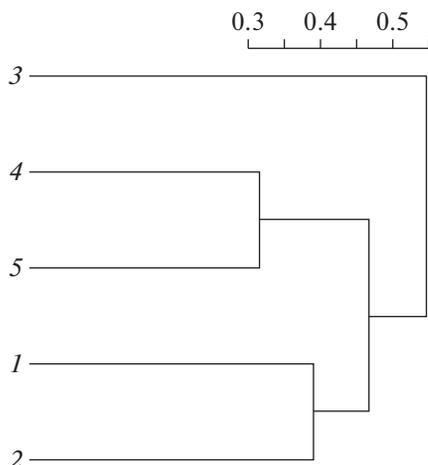


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава микроскопических грибов в р-нах исследования. По оси абсцисс — расстояние между вариантами на основе коэффициента Сёрнсена. По оси ординат — р-ны исследования: 1 – Кола; 2 – Белокаменка; 3 – Росляково; 4 – Печенга; 5 – Дальние Зеленцы.

близкими оказались комплексы микромицетов Печенгского залива и Зеленецкой губы, территориально удаленные от Кольского залива и менее подверженные антропогенному воздействию. Выделенные на этих территориях грибы, вероятно, являются видами с широкой экологической амплитудой. На участках Кольского залива сообщества микроскопических грибов менее сходны, по-видимому, за счет числа привнесенных человеком новых видов и высокой антропогенной нагрузки.

Численность и видовое разнообразие грибов в морской воде

В морской воде во всех исследуемых р-нах средняя численность микроскопических грибов была низкой и находилась в пределах от 0 до 6 КОЕ/мл (рис. 3).

Грибы из морской воды на среде Чапека с нефтью выделялись лучше, чем на сусло-агаре, что, скорее, связано с компонентным составом питательной среды, схожей по минеральному составу с морской водой.

Максимальная численность УО-грибов наблюдалась в воде Зеленецкой губы. Средняя численность УО-грибов в пос. Росляково была равна 4 КОЕ/мл, в пп. Белокаменка и Печенга эти значения не превышали 1 КОЕ/мл, а в морской воде в р-не г. Кола УО-грибов не обнаружено. Сахаролитические грибы были выделены только из морской воды в р-нах с максимальным антропогенным воздействием, что может косвенно свидетельствовать о наличии в воде легкоразлагаемых органических веществ, доступных для микромицетов. Наличие в воде УО-микромицетов не дает

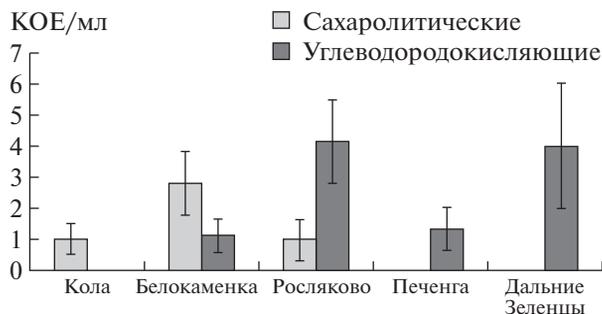


Рис. 3. Численность грибов в морской воде Баренцево-морского побережья Мурманской обл.

основания полагать, что в данном местообитании присутствуют углеводороды, т.к. максимальная их численность отмечена в условно фоновом р-не пос. Дальние Зеленцы, в то время как в воде с максимальной концентрацией углеводородов (г. Кола) грибы этой группы не выявлены.

Низкая численность микромицетов в морской воде вполне ожидаема, поскольку большинство морских культивируемых грибов, особенно на границе вода/суша, имеют терригенное происхождение (Kirtsideli et al., 2012; Jones et al., 2019). Являясь эпибионтами, т.е. колонизаторами поверхности какого-либо субстрата, такие микромицеты в водную среду попадают путем смыва с прибрежных территорий. В толще морской воды, в отличие от почвенных субстратов, для микобиоты практически отсутствуют ниши, способствующие осмотрофному питанию сапротрофных грибов. Однако в прибрежной зоне имеются альгоценозы, способные обеспечивать такие ниши (Richards et al., 2012), но скорее для облигатных симбиотических морских микромицетов, не культивируемых на синтетических питательных средах (Li et al., 2014). С другой стороны, обнаружение в морской воде грибов может быть свидетельством их адаптации к повышенным условиям солености.

Согласно литературным данным (Kirtsideli et al., 2012), в водах арктических морей разнообразие микромицетов не превышает 5–10 видов, что оказалось вполне сопоставимым с нашими результатами (табл. 3). Согласно микологическому анализу в морской воде встречались следующие виды: в воде Зеленецкой губы — потенциально патогенный вид (de Hoog et al., 2020) *Talaromyces purpurogenus*, в пос. Белокаменка — *Penicillium janczewskii* и *P. spinulosum*, в пос. Росляково — *Trichoderma ghanense* (выделен только в данном местообитании). Несколько изолятов были выделены однократно, такими грибами были: в пос. Росляково — характерный для северных почв вид *Geomyces pannorum* и космополит *Aspergillus wentii*, а в г. Кола — потенциально патогенный (de Hoog et al., 2020) и фитопатогенный (Fravel et al., 2003) микромицет *Fusarium oxysporum*. В Печенгском заливе отмечено са-

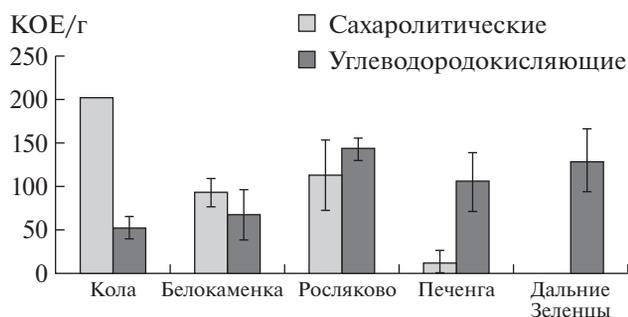


Рис. 4. Численность грибов в грунтах литорали Баренцево-морского побережья Мурманской обл.

мое низкое разнообразие, здесь обнаружено всего три вида микромицетов: *Penicillium janczewskii*, *P. glabrum* и потенциально патогенный вид *Paecilomyces variotii*.

В целом численность и видовой состав культивируемых грибов в морской воде побережья Баренцева моря характеризуются низкими значениями. Однако нужно помнить, что разнообразие водных микромицетов в реальности всегда будет значительно выше, поскольку в воде обязательно присутствуют не культивируемые на синтетических средах облигатно морские грибы.

Численность и видовое разнообразие грибов в грунтах литорали

В грунтах литорали исследуемых районов численность микромицетов отличалась в разы (рис. 4).

Так, средняя численность сахаролитических грибов изменялась от 0 (пос. Дальние Зеленцы) до 200 КОЕ/г абсолютно сухой почвы (г. Кола). Средняя численность сахаролитиков в грунтах литорали в р-не населенных пунктов Белокаменка и Росляково составляла около 100 КОЕ/г, а в р-не Печенгской губы была ниже в 10 раз. Низкая численность (или полное отсутствие) сахаролитиков на морском побережье может объясняться низким содержанием доступных питательных веществ в субстрате, хотя достоверной связи между численностью сахаролитических грибов и содержанием органического углерода в грунте нами выявлено не было. По-видимому, хорошо промываемые во время приливов и отливов песчаный берег Печенгской губы и каменистое побережье Зеленецкой губы (табл. 1) являются мало подходящими субстратами для роста и развития сахаролитических грибов.

Численность УО-грибов находилась в пределах от 40 до 150 КОЕ/г. Максимальные средние значения численности УО-грибов отмечались в грунте литорали в населенных пунктах Росляково, Дальние Зеленцы и Печенга, а в грунте в р-не г. Кола и пос. Белокаменка численность УО-грибов была в два раза ниже. Несмотря на широкий разброс зна-

чений, полученные нами результаты превышали данные других исследователей. Так, в работе Е.Н. Бубновой и О.П. Коноваловой (Bubnova, Konovalova, 2018) среднее максимальное значение численности микромицетов в зоне литорали Зеленецкой губы составляло 73 КОЕ/г.

Видовое разнообразие микроскопических грибов в грунтах литорали исследуемых р-нов оказалось значительно выше, чем в морской воде, а в некоторых случаях (р-ны Кольского залива) даже превышало значения для почв супралиторали. Многие выявленные грибы были незначительны по обилию, но при этом характеризовались 100%-й встречаемостью. Доминантными видами (встречаемость не менее 60% по Mirchink, 1988) в р-не Кольского залива были следующие виды: в г. Кола — *Penicillium aurantiogriseum*, *P. glabrum*, *Trichoderma koningii*; в пос. Белокаменка — *P. aurantiogriseum*, *P. hirsutum*, *Cordyceps farinosa*, *Trichoderma koningii*; в Росляково — *P. atramentosum*, *Paecilomyces varioti*, *Trichoderma viride* и с/о mycelia sterilia. Последние доминировали по обилию и частоте встречаемости как в грунтах литорали, так и в прибрежной почве. Доминантными видами в Печенгской губе оказались *Penicillium janczewskii*, *Talaromyces purpureogenus*, в Зеленецкой губе — *Penicillium brevicompactum* и *P. spinulosum*.

Известно, что микроорганизмы в приливных зонах играют важную роль в сохранении биоразнообразия, минерализации органических соединений, деградации поллютантов, в круговороте питательных веществ (Park et al., 2019). Грунты литорали характеризуются мозаичным распределением доступного, необходимого для питания грибов, органического вещества, имеющегося в толще воды и в грунтах (Bubnova, Konovalova, 2018). В то же время в зоне литорали морские микроорганизмы, в том числе и микроскопические грибы, постоянно испытывают водный стресс (высушивание), влияние ветра и волны, влияние прибрежных стоков, температурные перепады и инсоляцию (Mishustina et al., 1985). Так или иначе, все эти факторы могут влиять на распределение, численность и видовое разнообразие грибов зоны литорали.

Численность и видовое разнообразие грибов в почвах супралиторали

В почвах Баренцево-морского побережья численность грибов также варьировала. На всех участках прибрежных почв были выделены как сахаролитические, так и УО-грибы.

В отличие от морской воды и грунта литорали численность сахаролитиков в почвах супралиторали была выше численности УО-грибов на всех участках (рис. 5). Более активное развитие группы сахаролитических грибов связано с тем, что в почвах значительно выше содержание органического

вещества за счет сформированного органогенного горизонта и наличия растительности. Доступные питательные элементы аккумулируются в прибрежных почвах и вымываются с меньшей скоростью, чем в грунтах литорали.

Средняя численность сахаролитических грибов в почвах пос. Белокаменка, Росляково и Печенгской губы оказалась примерно равной и находилась на уровне ~13 тыс. КОЕ/г. В Зеленецкой губе численность грибов была в два раза ниже, а самые низкие значения отмечены в почве в р-не г. Кола.

Максимальное среднее значение численности УО-грибов в прибрежных почвах наблюдалось в пос. Росляково и составляло 7.77 тыс. КОЕ/г (рис. 5). В Зеленецкой губе и Печенгском заливе средняя численность была примерно одинаковой и составляла 5 тыс. КОЕ/г, в пос. Белокаменка – около 4 тыс. КОЕ/г, а в р-не г. Кола оказалась в 5 раз ниже.

В целом численность микроскопических грибов в почвах супралиторали мурманского побережья Баренцева моря согласуется со значениями, полученными в других районах Баренцева моря. Согласно результатам И.Ю. Кирцидели (Kirtsideli, 2009), численность микромицетов в почвах в окрестностях пос. Варандей колебалась в интервале от 2.3 тыс. до 16.2 тыс. КОЕ/г.

Установлена сильная положительная корреляция между численностью УО-грибов в различных средах обитания (морской воде, грунте литорали и прибрежной почве) на всех исследованных участках ($r = 0.86–0.92$). Это может указывать на схожие механизмы распространения и адаптации УО-микромицетов на прибрежных территориях вне зависимости от типа субстрата. В то же время такой связи для сахаролитических грибов отмечено не было, а их максимальная численность приурочена к прибрежной почве, более богатой органическим веществом. В грунтах литорали и морской воде численность УО-грибов превышала численность сахаролитиков на всех исследованных участках, за исключением наиболее загрязненных. Увеличение доли сахаролитических грибов в морской воде и грунте литорали может свидетельствовать об антропогенном загрязнении данной территории, в том числе углеводородами и другими соединениями органической природы.

Как в прибрежной почве, так и в грунте литорали, численность грибов, выращенных на среде Чапека с добавлением нефти, снижалась по мере увеличения количества углеводов в субстрате ($r = -0.72–0.83$), что может свидетельствовать о высокой уязвимости микромицетов к данному типу загрязнения. Высокий уровень загрязнения, выявленный в прибрежной почве в районе г. Колы, также негативно отразился и на численности сахаролитических грибов, в то время как более низкие значения содержания углеводов не влияли на количество сахаролитиков.

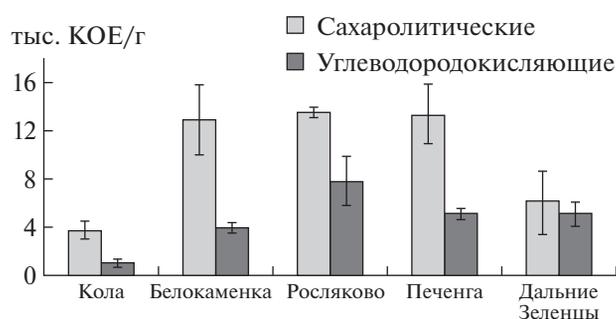


Рис. 5. Численность грибов в почвах супралиторали Баренцевоморского побережья Мурманской обл.

Разнообразие грибов в прибрежных почвах и грунтах литорали было схожим. Наибольшее видовое разнообразие грибов отмечено в почвах супралиторали Кольского залива (пос. Белокаменка), что, обусловлено мощностью и сформированностью органогенного слоя почвы, а также разнообразием растительного покрова. Важным фактором увеличения грибного разнообразия в пос. Белокаменка может служить резкая урбанизация, обусловленная массовым потоком сюда людей в процессе строительства (с 2017 г.) Кольской верфи.

В прибрежных почвах исследуемых р-нов высокое разнообразие отмечено среди представителей порядка *Eurotiales*, меньшее – среди представителей порядка *Hypocreales*. Остальные выявленные грибы других порядков представлены одним-двумя видами.

Доминирующими в почвах супралиторали побережья Баренцева моря были следующие виды: в г. Кола – *Aspergillus fumigatus*, *Penicillium jensenii*, *P. simplicissimum*, *Trichoderma* sp., в пос. Белокаменка – *Penicillium herquei*, *Talaromyces purpureogenus*, в пос. Росляково – *Penicillium glabrum*, с/о mycelia sterilia. *Penicillium solitum* оказался доминирующим в прибрежных почвах населенных пунктов Белокаменка и Росляково, а также в почвах Печенгского залива. Необходимо отметить, что общим доминантом для обследуемых участков Кольского залива оказался энтомопатогенный (Weng et al., 2019) микромицет *Cordyceps farinosa* с пространственной частотой встречаемости от 60 до 100%. Известно, что данный вид часто встречается на территории Финляндии (Vänninen, 1996), которая граничит с р-ном исследований. Почва – основное место обитания вида *C. farinosa*, однако он может выделяться из воздуха, воды и растений, а также из перьев и помета свободноживущих птиц. Доминирование *C. farinosa*, скорее всего, связано с тем, что он может заражать водных насекомых (таких как комары) (Zimmermann, 2008; Weng et al., 2019), обитающих в прибрежных морских экосистемах.

В Печенгской губе доминантами по пространственной частоте встречаемости оказались виды *Talaromyces purpureogenus* и *Penicillium hirsutum*. В Зеленецкой губе доминировали *P. chrysogenum* и *P. hirsutum*. Со 100%-й встречаемостью в почвах обоих участков встречался белый стерильный мицелий, что отмечали и другие авторы для прибрежных территорий арктических и субарктических морей (Bubnova, 2010; Bubnova, Nikitin, 2017). Формирование стерильного мицелия у грибов является физиологической адаптацией для преодоления отрицательных температур в суровых арктических условиях (Singh, 2006).

В почвах супралиторали часто выделялись близкие к *Penicillium* виды рода *Talaromyces*. Так, *Talaromyces duclauxii* встречался в прибрежных почвах пос. Белокаменка, вид *T. rugulosus* — в прибрежных почвах пос. Росляково. Часто встречаемый (от 30 до 60% по Mirchink, 1988) *T. purpureogenus* отмечен во всех исследуемых р-нах, однако в пос. Росляково он выделен не из почвы, а из морской воды. Микромицеты *T. purpureogenus* и *T. rugulosus* относятся к группе потенциально патогенных грибов (de Hoog et al., 2020). Родственный к *Talaromyces* вид *Ascospirella lutea* встречался в пос. Белокаменка и в Печенгской губе.

Среди представителей рода *Trichoderma* доминирующей по частоте встречаемости (со 100%-й встречаемостью), но с низким обилием, во всех пяти исследуемых р-нах оказалась *T. viride*. Часто выделялась *T. koningii*, она была отмечена на всех участках, кроме Печенгской губы. Микромицет *T. polysporum* был редким видом в прибрежных почвах г. Кола и в грунтах литорали пос. Белокаменка.

Численность и разнообразие прибрежной микобиоты определяется множеством факторов, таких как наличие доступных питательных веществ, механический состав грунта, наличие растительного покрова, гидротермические условия и уровень антропогенного воздействия. В р-нах с выраженной антропогенной нагрузкой наблюдается более высокое грибное разнообразие в почве и песчаном грунте прибрежной зоны и увеличение доли условно-патогенных микромицетов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленная микобиота прибрежных морских экосистем Баренцева моря представлена преимущественно факультативными морскими грибами терригенного происхождения. Количество микромицетов в почвах супралиторали на два-три порядка выше их численности в грунтах литорали. В морской воде численность грибов насчитывала всего несколько единиц на мл. В грунтах литорали и морской воде численность УО-грибов превышала численность сахаролитиков на всех исследованных участках, за исключением наиболее за-

грязненных. Увеличение доли сахаролитических грибов в морской воде и грунте литорали может свидетельствовать об антропогенном загрязнении данной территории, в том числе углеводородами и другими соединениями органической природы.

Видовое разнообразие микромицетов в урбанизированных и антропогенно загрязненных р-нах Кольского залива превышает данный показатель в условно фоновом (Зеленецкая губа) и мало нарушенном (Печенгский залив) р-нах. С увеличением антропогенной нагрузки (в том числе в условиях загрязнения углеводородами) в прибрежных р-нах отмечено увеличение доли патогенных и потенциально патогенных грибов.

Высокий уровень загрязнения углеводородами негативно отразился на численности сахаролитических грибов в прибрежной почве, в то время как более низкие значения содержания углеводов не влияли на количество сахаролитиков. Численность грибов, выращенных на среде Чапека с добавлением нефти, снижалась по мере увеличения количества углеводов как в прибрежной почве, так и в грунте литорали, что может свидетельствовать о высокой уязвимости микромицетов к данному типу загрязнения.

Морские грибы, выделенные в арктических местообитаниях, представляют промышленный и экологический интерес, поскольку могут обладать полезными для человека биохимическими свойствами, например, быть потенциальным источником ценных ферментов, а также применяться для создания биопрепаратов в ремедиационных мероприятиях по очистке прибрежных территорий от нефтепродуктов.

Штаммы микроскопических грибов включены в зарегистрированную в международном каталоге гербариев мира коллекцию лаборатории наземных экосистем ИППЭС (с акронимом INEP Herbarium of Institute of the Industrial Ecology Problems of the North of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences).

Авторы выражают благодарность инженеру Лаборатории геоэкологии и рационального природопользования Арктики ИППЭС КНЦ РАН А.С. Сошиной за помощь в проведении статистического анализа. Экспедиционные работы и отбор образцов выполнены в рамках темы НИР по госзаданию 122022400109-7. Микологические исследования проведены при поддержке темы по проекту FMEZ-2023-0012. Анализ данных и подготовка публикации выполнены при поддержке гранта РФФИ № 19-77-300-12.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Amend A., Burgaud G., Cunliffe M. et al. Fungi in the marine environment: Open questions and unsolved problems. MBio. 2019. V. 10 (2e01189-18). <https://doi.org/10.1128/mBio.01189-18>

- Andersen R. A. (ed.). Algal culturing techniques. Elsevier Academic Press, Oxford, 2005.
- Bogdanova O. Yu. (ed.). Microbiology of aquatic ecosystems. MGTU, Murmansk, 2015 (in Russ.).
- Bovio E., Gnavia G., Prigionea V. et al. The culturable mycobiota of a Mediterranean marine site after an oil spill: isolation, identification and potential application in bioremediation. *Sci. Total Environm.* 2017. V. 576. P. 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10>
- Bubnova E.N. Changes in the complexes of soil fungi during the transition from zonal soils to marine ecotopes (on the example of the coast of the Kandalaksha Gulf of the White Sea). PhD Biol. Sci. Thesis. Moscow, 2005 (in Russ.).
- Bubnova E.N., Konovalova O.P. Diversity of the mycelial fungi on the littoral and sublittoral sediments of the Barents Sea (near the Dalnie Zelentsy settlement). *Mikologiya i fitopatologiya.* 2018. V. 52 (5). P. 319–327. <https://doi.org/> (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0026364818050021>
- Bubnova E.N., Nikitin D.A. Fungi in bottom sediments of the Barents and Kara Seas. *Biologiya morya.* 2017. V. 43 (5). P. 366–371 (in Russ.).
- Bubnova E.N. Fungal diversity in bottom sediments of the Kara Sea. *Botanica Marina.* 2010. V. 53. P. 595–600. <https://doi.org/10.1515/BOT.2010.063>
- Butinar L., Frisvad J. C., Gunde-Cimerman N. Hypersaline waters – a potential source of foodborne toxigenic aspergilli and penicillia. *FEMS Microbiol Ecol.* 2011. V. 77. P. 186–199. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01108.x>
- Cantrell S.A., Dianese J.C., Fell J. et al. Unusual fungal niches. *Mycologia.* 2011. V. 103 (6). P. 1161–1174. <https://doi.org/10.3852/11-108>
- De Hoog G.S., Guarro J., Gené J. et al. Atlas of clinical fungi, 4th ed. Hilversum, 2020.
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching, 2007.
- Doneryan L.G., Vodyanova M.A., Tarasova Zh.E. Microscopic soil fungi – organisms-bioindicators of oil-contaminated soils. *Gigiena i sanitariya.* 2016. V. 95 (9). P. 891–894. <http://dx.doi.org/> (in Russ.). <https://doi.org/10.1882/0016-9900-2016-9-891-894>
- Egorova L.N. Soil fungi of the Far East. *Hyphomycetes.* Nauka, Leningrad, 1986 (in Russ.).
- Evdokimova G.A., Korneykova M.V., Lebedeva E.V. Micromycetetes communities from soils in the impact zone of aluminium plant. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2007. V. 41 (1). P. 20–28 (in Russ.).
- Fravel D., Olivain C., Alabouvette C. *Fusarium oxysporum* and its biocontrol. *New Phytol.* 2003. V. 157 (3). P. 493–502.
- Gams W. *Tolypocladium*, eine Hyphomycetengattung mit geschwollenen Phialiden. *Persoonia.* 1971. V. 6 (2). P. 185–191.
- Gonçalves M.F.M., Santos L., Silva B.M.V. et al. Biodiversity of *Penicillium* species from marine environments in Portugal and description of *Penicillium lusitanum* sp. nov., a novel species isolated from sea water. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2019. V. 69. P. 3014–3021. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.003535>
- Gorin S.L., Leman V.N. Hydrological regime and pollution in the basin and in the water area of Pechenga Bay (Varanger Fjord of the Barents Sea) according to long-term observations of the hydrometeorological service. *Trudy VNIRO.* 2017. V. 165. P. 66–82 (in Russ.).
- GOST 26423-85. Methods for determining the electrical conductivity, pH and dense residue of aqueous extract. Moscow, Standartinform. 2011 (in Russ.).
- GOST 31861-2012. Interstate standard. Water. General sampling requirements. 2012 (in Russ.).
- Hassan N., Rafiq M., Hayat M. et al. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. *Rev. Environm. Sci. Bio/Technol.* 2016. V. 15 (2). P. 147–172. <https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9>
- Hyde K.D., Pointing S.B. (eds). Marine mycology: A practical approach. Fungal Diversity Press, 2000.
- Ilyin G.V., Moiseev D.V., Shirokolobov D.V. et al. Hydrological regime of Zelenetskaya Bay, eastern Murman. *Vestnik MGTU.* 2016. V. 19 (1–2). P. 268–277 (in Russ.).
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2023. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 13.03.2023.
- Jones E.B.G., Pang K.-L., Abdel-Wahab M.A. et al. An online resource for marine fungi. *Fungal Diversity.* 2019. V. 96. P. 347–433. <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00426-5>
- Khudyakova Yu.V. Soil fungi of the Sea of Japan (Russian coast) and their biologically active metabolites. PhD. Biol. Sci. Thesis. Vladivostok, 2004 (in Russ.).
- Khusnullina A.I., Bilanenko E.N., Kurakov A.V. Microscopic fungi of the White Sea soils. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal.* 2018. V. 5. P. 584–598 (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1995425518050062>
- Kireeva N.A., Rafikova G.F., Bakaeva M.D. Effect of oil pollution on the accumulation of opportunistic fungi in soil. *Problemy meditsinskoy mikologii.* 2006. V. 8 (3). P. 29–32 (in Russ.).
- Kirtsideli I. Yu. Soil microfungi of the Barents sea coast (near Varandey settlement). *Novosti sistematiki nizshikh rassteny.* 2009. V. 43. P. 113–121 (in Russ.).
- Kirtsideli I. Yu., Abakumov E.V., Teshebaev Sh.B. et al. Microbial communities in regions of arctic settlements. *Gigiena i Sanitaria (Hygiene and Sanitation, Russian journal).* 2016. V. 95 (10). P. 923–929 (in Russ.). <https://doi.org/10.18821/0016-9900-2016-95-10-923-929>
- Kirtsideli I. Yu., Vlasov D. Yu., Barantsevich E.P. et al. Distribution of terrigenous microfungi in Arctic Seas. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2012. V. 46 (5). P. 306–310 (in Russ.).
- Kirtsideli I. Yu., Vlasov D. Yu., Krylenkov V.A. et al. Comparative Study of Airborne Fungi at Arctic Stations Near Water Area of the Northern Sea Route. *Ekologiya cheloveka.* 2018. V. 4. P. 16–21 (in Russ.).
- Klich M.A. Identification of common *Aspergillus* species. Utrecht, 2002.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine Mycology. The Higher Fungi. Academic Press, N.Y., 1979.
- Korneykova M., Nikitin D., Myazin V. Qualitative and quantitative characteristics of soil microbiome of Barents Sea Coast, Kola Peninsula. *Microorganisms.* 2021. V. 9. P. 21–26. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9102126>

- Korneykova M.B., Evdokimova G.A., Lebedeva E.V.* The complexes of microscopic fungi in oil products polluted cultivated soil on Kola North. 2011. V. 45 (3). P. 249–256 (in Russ.).
- Koval E.Z., Rudenko A.V., Voloshchuk N.M.* *Penicillia*. Identification manual. National research restoration centre of Ukraine, Kiev, 2016 (in Russ.).
- Kurakov A.V.* Methods of isolation and characteristics of microscopic fungi complexes in terrestrial ecosystems. Moscow, Maks Press, 2001 (in Russ.).
- Li L., Singh P., Liu Y. et al.* Diversity and biochemical features of culturable fungi from the coastal waters of Southern China. *AMB Express* 2014. V. 4 (60). <https://doi.org/10.1186/s13568-014-0060-9>
- Maamar A., Lucchesi M.-E., Debaets S. et al.* Highlighting the crude oil bioremediation potential of marine fungi isolated from the Port of Oran (Algeria). *Diversity*. 2020. V. 12 (196). <https://doi.org/10.3390/d12050196>
- Magurran A.E.* Ecological diversity and its Measurement. Springer-Science and Business Media, BV, 1988.
- Malavenda S.S., Malavenda S.V.* Features of degradation in phytocenoses of the southern and middle knees of the Kola Bay of the Barents Sea. *Vestnik MSTU* 2012. V. 15 (4). P. 794–802 (in Russ.).
- Marfenina O.E.* Anthropogenic ecology of soil fungi. Moscow, Meditsina dlya vseh, 2005 (in Russ.).
- Marfenina O.E.* Dangerous mildew in the environment. *Priroda*. 2002. V. 11. P. 33–38 (in Russ.).
- Mastitskiy S.E., Shitikov V.K.* Statistical analysis and data visualization with R. 2014. <http://r-analytics.blogspot.com> (in Russ.).
- Matishov G.G., Dzhenyuk S.L.* (ed.) Kola Bay: oceanography, biology, ecosystems, pollutants. KSC RAS, Apatity, 1997 (in Russ.).
- Mineev V.G.* Handbook on agrochemistry, 2th ed. MSU, Moscow, 2001 (in Russ.).
- Mirchink T.G.* Soil mycology. MSU, Moscow, 1988 (in Russ.).
- Mishustina I.E., Shcheglova I.K., Mitskevich I.N.* Marine microbiology. Far Eastern University Press, Vladivostok, 1985 (in Russ.).
- Park M.S., Oh S.-Y., Fong J.J. et al.* The diversity and ecological roles of *Penicillium* in intertidal zones. *Scientific reports*. 2019. V. 9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49966-5>
- PND F 16.1:2.2.22-98. Quantitative chemical analysis of soils. Methodology for measuring the mass fraction of oil products in mineral, organogenic, organomineral soils and bottom sediments by IR-spectrometry. Moscow, 1998 (in Russ.).
- PND F 14.1:2.4.5-95. Quantitative chemical analysis of waters. Methodology for measuring the mass concentration of oil products in drinking, surface and waste waters by IR-spectrometry. Moscow. 1995 (in Russ.).
- Raghukumar S.* (ed.) Fungi in coastal and oceanic marine ecosystems. Springer, Heidelberg etc., 2017.
- Rämä T., Mathiassen G.H., Kauserud H.* Marine fungi new to Norway, with an outlook to the overall diversity. *Agarica*. 2014. V. 35. P. 35–47.
- Rheinheimer G.* (ed.) Microbial ecology of a brackish water environment. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, 1977. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-66791-6>
- Richards T.A., Jones M.D.M., Leonard G. et al.* Marine fungi: Their ecology and molecular diversity. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2012. V. 4. P. 495–522. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100802>
- Satton D., Fotergill A., Rinaldi M.* Determinant of pathogenic and conditionally pathogenic fungi. Mir, Moscow, 2001 (in Russ.).
- Singh S.M., Puja G., Bhat D.J.* Psychrophilic fungi from Schirmacher Oasis, East Antarctica. *Current Sci.* 2006. V. 90 (10). P. 1388–1392.
- Slinkina N.N.* Fungi in aquatic soils of the shelf zone of Sakhalin Island. PhD Biol. Sci. Thesis. Vladivostok, 2009 (in Russ.).
- Song F., Dai H., Tong Y. et al.* Trichoderma ketones A-D and 7-O-Methylkoninginin D from the marine fungus *Trichoderma koningii*. *J. Natural Products*. 2010. V. 73. P. 806–810. <https://doi.org/10.1021/np900642p>
- Vänninen I.* Distribution and occurrence of four entomopathogenic fungi in Finland: Effect of geographical location, habitat type and soil type. *Mycol. Res.* 1996. V. 100. P. 93–101.
- Weng Q., Zhang X., Chen W. et al.* Secondary metabolites and the risks of *Isaria fumosorosea* and *Isaria farinosa*. *Molecules*. 2019. V. 24 (664). <https://doi.org/doi:10.3390/molecules24040664>
- Wikipedia [site]. URL: <http://ru.wikipedia.org/wiki/>. Accessed 23.09.2022.
- Zaytsev Yu.P., Kopytina N.I.* Fungi in the marine environment. *Mikrobiologiya i biotekhnologiya*. 2009. V. 7. P. 6–14 (in Russ.).
- Zimmermann G.* The entomopathogenic fungi *Isaria farinosa* (formerly *Paecilomyces farinosus*) and the *Isaria fumosorosea* species complex (formerly *Paecilomyces fumosoroseus*): biology, ecology and use in biological control. *Biocontrol Sci. Technol.* 2008. V. 18 (9). P. 865–901. <https://doi.org/doi:10.1080/09583150802471812>
- Zvyagintsev D.G.* Methods of soil microbiology and biochemistry. MSU, Moscow, 1991 (in Russ.).
- Богданова О.Ю.* (Bogdanova) Микробиология водных экосистем: учебное пособие. Мурманск: Изд-во МГТУ, 2015. 182 с.
- Бубнова Е.Н.* (Bubnova) Изменения комплексов почвообитающих грибов при переходе от зональных почв к морским экотопам (на примере побережья Кандалакшского залива Белого моря). Дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2005.
- Бубнова Е.Н., Коновалова О.П.* (Bubnova, Konovalova) Разнообразие мицелиальных грибов в грунтах литорали и сублиторали Баренцева моря (окрестности поселка Дальние Зеленцы) // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 5. С. 319–327. <https://doi.org/10.1134/S0026364818050021>
- Бубнова Е.Н., Никитин Д.А.* (Bubnova, Nikitin) Грибы в донных грунтах Баренцева и Карского морей // Биология моря. 2017. Т. 43. № 5. С. 366–371.

- Википедия [Электронный ресурс]: Википедия. Свободная энциклопедия. <https://ru.wikipedia.org/wiki/>. Дата обращения: 01.03.2023.
- Горин С.Л., Леман В.Н.* (Gorin, Leman) Гидрологический режим и загрязнение в бассейне и на акватории губы Печенга (Варангер-фьорд Баренцева моря) по данным многолетних наблюдений гидрометслужбы // Труды ВНИРО. 2017. № 165. С. 66–82.
- ГОСТ 26423-85. Методы определения удельной электрической проводимости, рН и плотного остатка водной вытяжки. М.: Стандартинформ, 2011. 6 с.
- ГОСТ 31861-2012. Вода. Общие требования к отбору проб. М.: Стандартинформ, 2012. 36 с.
- Донерьян Л.Г., Водянова М.А., Тарасова Ж.Е.* (Doneryan et al.) Микроскопические почвенные грибы-органомы-биоиндикаторы нефтезагрязненных почв // Гигиена и санитария. 2016. Т. 95. № 9. С. 891–894.
- Евдокимова Г.А., Корнейкова М.В., Лебедева Е.В.* (Evdokimova et al.) Сообщества микромицетов в почвах в зоне воздействия алюминиевого завода // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41. № 1. С. 20–28.
- Егорова Л.Н.* (Egogova) Почвенные грибы Дальнего Востока. Гифомицеты. Ленинград: Наука, 1986. 192 с.
- Зайцев Ю.П., Копытина Н.И.* (Zaytsev, Kopytina) Грибы в морской среде // Микробиология і біотехнологія. 2009. № 7. С. 6–14.
- Звягинцев Д.Г.* (Zvyagintsev) Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Ильин Г.В., Моисеев Д.В., Широколов Д.В. и др.* (Ilyin et al.) Гидрологический режим губы Зеленецкая, восточный Мурман // Вестник МГТУ. 2016. Т. 19. № 1–2. С. 268–277.
- Киреева Н.А., Рафикина Г.Ф., Бакаева М.Д.* (Kireeva et al.) Влияние загрязнения нефтью на накопление оппортунистических грибов в почве // Проблемы медицинской микологии. 2006. Т. 8. № 3. С. 29–32.
- Кирицели И.Ю.* (Kirtsideli) Почвенные микроскопические грибы прибрежного района Баренцева моря (окрестности поселка Варандей) // Новости систематики низших растений. 2009. Т. 43. № 43. С. 113–121.
- Кирицели И.Ю., Абакумов Е.В., Тешебаев Ш.Б. и др.* (Kirtsideli et al.) Микробные сообщества в районах арктических поселений // Гигиена и санитария. 2016. Т. 95. № 10. С. 923–929. <https://doi.org/10.1882/0016-9900-2016-10-923-929>
- Кирицели И.Ю., Власов Д.Ю., Баранцевич Е.П. и др.* (Kirtsideli et al.) Распространение терригенных микромицетов в водах Арктических морей // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 5. С. 306–310.
- Кирицели И.Ю., Власов Д.Ю., Крыленков В.А. и др.* (Kirtsideli et al.) Сравнительное исследование аэромикоты арктических станций по Северному морскому пути // Экология человека. 2018. Т. 4. С. 16–21.
- Коваль Э.З., Руденко А.В., Волощук Н.М.* (Koval et al.) Пенициллии. Руководство по идентификации. Киев: Национальный научно-исследовательский реставрационный центр Украины, 2016. 408 с.
- Корнейкова М.В., Евдокимова Г.А., Лебедева Е.В.* (Korneykova et al.) Комплексы микроскопических грибов в загрязненных нефтепродуктами агроземах Кольского полуострова // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 3. С. 249–256.
- Кураков А.В.* (Kurakov) Методы выделения и характеристики комплексов микроскопических грибов наземных экосистем. М.: Макс Пресс, 2001. 92 с.
- Малавенда С.С., Малавенда С.В.* (Malavenda, Malavenda) Черты деградации в фитоценозах южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря // Вестник МГТУ. 2012. Т. 15. № 4. С. 794–802.
- Марфенина О.Е.* (Marfenina) Антропогенная экология почвенных грибов. Москва: Медицина для всех, 2005. 196 с.
- Марфенина О.Е.* (Marfenina) Опасные плесени в окружающей среде // Природа. 2002. № 11. С. 33–38.
- Мастичкий С.Э., Шитиков В.К.* (Mastitskiy, Shitikov) Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. 2014. <http://r-analytics.blogspot.com>
- Матишов Г.Г., Дженюк С.Л.* (Matishov, Dzhenyuk) Кольский залив: океанография, биология, экосистемы, поллютанты. Апатиты: КНЦ РАН, 1997. 265 с.
- Минеев В.Г.* (Mineev). Практикум по агрохимии: Учеб. пособие, 2-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во МГУ, 2001. 689 с.
- Мирчинк Т.Г.* (Mirchink) Почвенная микология: учебник. Москва: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
- Мишустина И.Е., Шеглова И.К., Мицкевич И.Н.* (Mishustina et al.) Морская микробиология. Учебное пособие. Владивосток: изд-во Дальневосточного университета, 1985. 181 с.
- ПНД Ф 16.1:2.2.22-98 (PND F 16.1:2.2.22-98). Количественный химический анализ почв. Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в минеральных, органогенных, органоминеральных почвах и донных отложениях методом ИК-спектromетрии. М., 1998 (издание 2005 г.). 21 с.
- ПНД Ф 14.1:2.4.5-95 (PND F 14.1:2.4.5-95). Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовой концентрации нефтепродуктов в питьевых, поверхностных и сточных водах методом ИК-спектromетрии. М., 1995 (издание 2011 г.). 15 с.
- Саттон Д., Фотергилл А., Ринальди М.* (Satton et al.) Определитель патогенных и условно патогенных грибов: пер. с англ. М.: Мир, 2001. 486 с.
- Слинкина Н.Н.* (Slinkina) Грибы аквапочв шельфовой зоны острова Сахалин: автореф. ... дис. канд. биол. наук. Владивосток, 2009. 20 с.
- Худякова Ю.В.* (Khudyakova) Грибы грунтов Японского моря (Российское побережье) и их биологически активные метаболиты: автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Владивосток, 2004. 20 с.
- Хуснуллина А.И., Биланенко Е.Н., Кураков А.В.* (Khusnulilina et al.) Микроскопические грибы грунтов Белого моря // Сибирский экологический журнал. 2018. № 5. С. 584–598. <https://doi.org/10.1134/S1995425518050062>

The Number and Species Diversity of Cultured Microfungi on the Barents Sea Coast

E. A. Isakova^{a,#}, M. V. Korneykova^{b,c,##}, and V. A. Myazin^{b,###}

^aKola Science Centre of Russian Academy of Sciences, Apatity, Russia

^bInstitute of North Industrial Ecology Problems of the Kola Science Centre of Russian Academy of Sciences, Apatity, Russia

^c Peoples Friendship University of Russia, Moscow, Russia

[#]e-mail: kristina-i2014@yandex.ru

^{##}e-mail: korneykova.maria@mail.ru

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

The number and diversity of cultivated microscopic fungi isolated from seawater, littoral and supralittoral soil on the coast of the Barents Sea were studied. Communities of microfungi are mainly represented by facultative marine fungi of terrigenous origin. The isolates mainly belonged to anamorphic fungi of the department *Ascomycota* and are represented by the genera *Penicillium*, *Aspergillus*, *Talaromyces*, *Trichoderma*, *Acremonium* etc., characteristic of the cold northern seas. The frequently found species in the study area were *Aspergillus brasiliensis*, *Penicillium hirsutum*, *P. glabrum*, *P. spinulosum*, *P. janczewskii*, *Trichoderma koningii*, *T. viride*, *Talaromyces purpureogenus*. The number of fungi in the supralittoral soil is two to three orders of magnitude higher than in the soils of the littoral zone and averaged from 4 to 13 thousand CFU/g. In sea water, the number of fungi was only a few units per ml. The maximum number of saccharolytic fungi was noted in the soils of the supralittoral zone. In the soils of the littoral and sea water, the number of hydrocarbon-oxidizing fungi varied from 52.5 to 143.3 CFU/g and from 0 to 4 CFU/ml, respectively. The number of saccharolytics varied from 0 to 113 CFU/g in the littoral soil and from 0 to 3 CFU/mL in sea water in all the studied areas, except for the most polluted ones, where it reached values of 200 CFU/g. An increase in the proportion of saccharolytic fungi in sea water and littoral may indicate anthropogenic pollution of the area, including hydrocarbons and other organic compounds. The urbanized areas of the Kola Bay with a high anthropogenic load were characterized by a richer species diversity and an increase in the proportion of pathogenic and opportunistic forms of microscopic fungi. A high level of hydrocarbon pollution negatively affected the number of saccharolytic fungi, while lower values of hydrocarbon content did not affect the number of saccharolytics. The number of fungi grown on Czapek's mineral medium decreased as the amount of hydrocarbons both in sea water and in the littoral zone increased, which may indicate a high vulnerability of marine microfungi to pollution.

Keywords: Arctic, anthropogenic pressure, abundance of microfungi, Kola Peninsula, mycobiota of marine ecosystems, petroleum hydrocarbons

УДК 582.28 : 581.95 (470+571)

AMANITA PHALLOIDES IN NORTHWEST EUROPEAN RUSSIA

© 2023. L. B. Kalinina^{1,2,*}, S. V. Volobuev^{1,**}, A. A. Khovpachev^{3,***},
D. A. Tomchin^{4,****}, E. A. Palomozhnykh^{1,*****}, S. Yu. Bolshakov^{1,*****},
N. V. Shakhova^{1,*****}, and E. S. Popov^{1,*****}

¹Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197022 St. Petersburg, Russia

²Polistovsky State Nature Reserve, 182840 Bezhanitsy, Russia

³Kirov Military Medical Academy, 194044 St. Petersburg, Russia

⁴Control of Complex Systems Laboratory, Institute for Problems in Mechanical Engineering of the Russian Academy of Sciences, 199178 St. Petersburg, Russia

*e-mail: lkalinina@binran.ru

**e-mail: sergyolobuev@binran.ru

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

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

*****e-mail: epalomozhnykh@binran.ru

*****e-mail: sbolshakov@binran.ru

*****e-mail: nshakhova@binran.ru

*****e-mail: epopov@binran.ru

Received February 1, 2023; revised April 17, 2023; accepted May 7, 2023

The article reviews available data on the “death cap” (*Amanita phalloides*) occurrences in the North-West of the European Russia (Leningrad, Novgorod, Pskov Oblasts and St. Petersburg City). The literature data are analyzed, the review of ecological preferences of the species in the studied area is carried out. It has been suggested that the species can be both native and imported and was introduced with broad-leaved tree seedlings during the foundation of numerous manor parks in the XVIII–XIX centuries. Molecular-genetic analysis was carried out, showing that ITS sequences of *A. phalloides* samples from Leningrad Oblast form a common clade with the sequences of collections from Central Russia as well as from Northern and Central Europe.

Keywords: *Amanitaceae*, biodiversity, death cap, fungi, poisonous species

DOI: 10.31857/S0026364823040049, **EDN:** VUVGFH

INTRODUCTION

Amanita phalloides (Vaill. ex Fr.) Link is an iconic species, “death cap” that is responsible for numerous human poisonings. It was assumed earlier, that the species is rare or even absent in the Northwestern part of European Russia. During the last twenty years, new findings of the species on the territory were made by both mycologists and amateurs. Present paper summarizes all existing collections of the species to highlight the presence of this deadly poisonous species in the region.

MATERIALS AND METHODS

Sampling and identification. For the literature review information from database of agaricoid fungi distribution was used (Bolshakov et al., 2021). For the existing specimens we checked Mycological Herbarium of the Komarov Botanical Institute RAS (LE). During survey of the mycobiota of Northwest Russia, several new collections of the species were obtained and new

localities were revealed. Due to characteristic appearance, identification was performed in the field.

DNA techniques and phylogenetic analysis. DNA was extracted from small pieces of dried basidiomata using the FitoSORB DNA extraction kit (Syntol, Russia) according to the manufacturer’s instructions. PCR reactions were performed in 20 µL of reaction mixtures containing 10 µL of iQ Supermix (BioRad), 0.2 µL of each PCR primer, 4.6 µL of deionized H₂O, and 5 µL of template DNA. The ribosomal ITS1–5.8S–ITS2 region was amplified with the primers ITS1F/ITS4B (Gardes, Bruns, 1993). PCR products were visualized using agarose gel electrophoresis and GelRed staining, and subsequently purified with the Fermentas PCR Purification Kit (Thermo Fisher Scientific, Lithuania). Purified PCR products were sequenced on an ABI model 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA). Raw data were edited and assembled using Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0 (MEGA6) software (Tamura et al., 2012). Newly generated sequences were deposited in the GenBank.

Table 1. Sequences and strains of *Amanita* species included in molecular analysis

Species	GenBank accession number	ID (specimen number, strain)	Country	References
<i>Amanita pantherina</i>	MK327260	RET 403-8	Czech Republic	—**
	MH508488	MB-102863	Germany	Cui et al. (2018)
<i>A. phalloides</i>	AJ308097	FVORO-0023	Russia	—
	AY325834	O Gulden 49/94, Norway	Norway	—
	EU909444	Am.pha.PV02.1	France	Pringle et al. (2009)
	MK512068	A54	Czech Republic	—
	MW036159	LE-BIN 4016 (strain)	Russia	—
	MZ647956	Khovpachev-A3b	Russia	current study
	MZ647957	LE 332058	Russia	current study
	NOBAS5223-18*	O-F-21495	Norway	—
AJ889921	KF02-19	Denmark	—	
<i>A. virosa</i>	MZ647955	Khovpachev-A1b	Russia	current study
	KY924845	RET 291-3	France	—

Note. The newly generated sequences are given in boldface. *The BOLD Systems accession number.

**Sequences marked with “—” are unpublished.

Additionally, 10 ITS sequences were retrieved from GenBank and the BOLD Systems (Ratnasingham, Hebert, 2007) (Table 1). Sequences were aligned with the MAFFT version 7 web tool (Katoh et al., 2019) using the E-INS-1 option. Maximum Likelihood (ML) analysis was performed in the IQ-TREE Web Server (Trifinopoulos et al., 2016) with 1000 ultrafast bootstrap replicates.

RESULTS

Literature review

XIX–XX centuries. In 1828 Weinmann published the list of fungi that were found in Pavlovsk manor (Weinmann, 1828). He mentioned “*Agaricus phalloides pileo flavo*” with reference to Fries. Fries in his *Systema Mycologicum* (Fries, 1821) accepted broad concept of the species and cited five “infraspecific” taxa differing in pileus color. Iconography given to the form “b. pileo flavo” depicts rather *Amanita citrina* Pers. in modern concept (Fig. 1). As Weinmann followed Fries, it can be assumed that he probably found not *A. phalloides*, but *A. citrina*. Later, in subsequent summarizing work on flora of “agro Petropolitano” (Weinmann, 1837) he also mentioned five forms, simultaneously citing iconography. Fungi depicted on illustrations cited fit quite well the modern concept of *A. phalloides* (Fig. 2). No precise localities are given, but it is known that Weinmann mostly worked in Tsarskoye Selo (suburban area of modern St. Petersburg) and Gatchina (modern Leningrad Oblast). To our knowledge, no specimen of *A. phalloides* collected by Weinmann exists. In 1892 and 1894 Thesleff found the species during his investigations on the territory of

modern Vyborgsky District (Thesleff, 1920) with mention “ekskog” (oak forests). According to the list of localities, he visited oak forests in three localities: around Vyborg Bay (“kring Viborgska viken i Viborgs socken”), Vesennii Island (“Luuri-holmen i St Johannes socken”) and Malyi Beryozovyi Island (“holmen Vasikkasaari i Finska viken, Björkö socken”). Thus, up to 2000 there were only literature data based on century-old observations of the species from the territory of North-Western Russia with no specimens deposited in collections.

New findings (2000 – nowadays). First data on *A. phalloides* findings from the territory of St. Petersburg confirmed by specimens belongs to the 2010s when the species was found in Primorsky and Kurortny districts of St. Petersburg. Since 2011, death cap basidiomata collected from the territory of St. Petersburg and Leningrad Oblast were regularly exposed during the annual autumn mushroom exhibition organized by St. Petersburg Mycological Society (Fig. 2, g). In 2018 the species was included in Red Data Book of St. Petersburg (Arslanov, 2018). In 2018, 2020, and 2021 authors of present paper found new localities of the species in Leningrad Oblast (Kingiseppsky and Luzhsky districts).

In Pskov Oblast the species is included in the Red Data Book (Sudnitsyna, 2014) as protected on the territory of Sebezhsky National Park with reference to Kovalenko et al. (2003). Nevertheless, in the latter paper the species is not mentioned and its presence in the protected area is not confirmed. Later it was found in Loknyansky district (Popov et al., 2013), Polistovskiy Nature Reserve (Kalinina, 2021) and in the Pushkin Museum-Reserve (Morozova et al., 2022). Notewor-

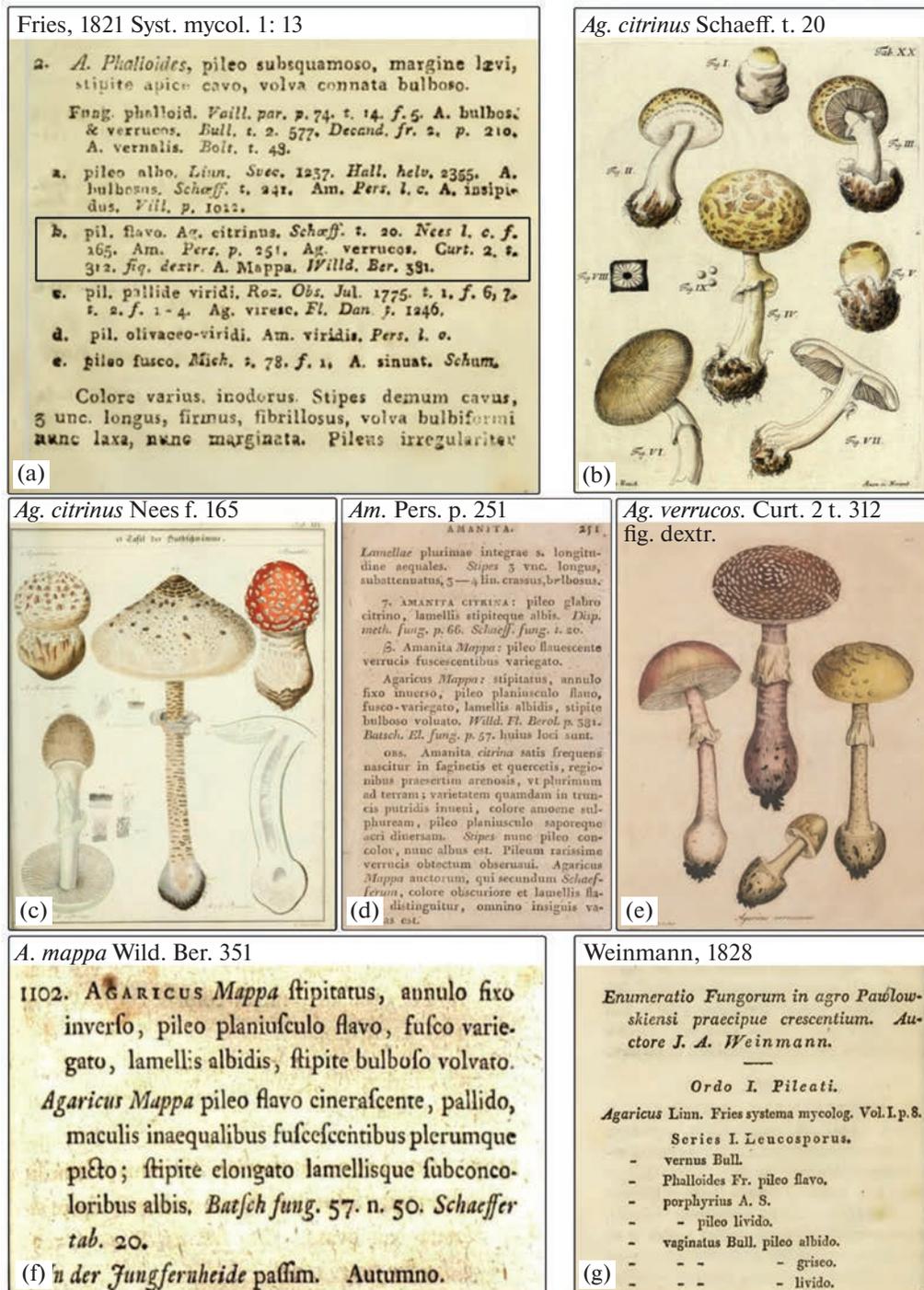


Fig. 1. Original descriptions of taxa associated with *Amanita phalloides* concept: a – “forms” of *Agaricus phalloides* from Systema Mycologicum (Fries, 1821). We collect here iconography ascribed to “b. pil. flavo” (encased in rectangle); b – illustration of *Agaricus citrinus* from Schaeffer (1762); c – illustration from Nees von Esenbeck (1817); d – description of *Amanita citrina* by Persoon (1801), there is also reference to Schaeffer’s plate; e – illustration of *Agaricus verrucosus* from Curtis (1787); f – description of *Agaricus mappa* from Willdenow, 1787; g – page from Weinmann (1828).

thy, that in 2021 large population of *A. phalloides* was firstly detected in particular site of a forest regularly inspected since 1995.

No information on *A. phalloides* from Novgorod Oblast is known so far.

***Amanita phalloides* in the North-West of European Russia.** Here we provide list of known occurrences of the species arranged in chronological order (Fig. 3).

St. Petersburg and Leningrad Oblast: Pavlovsk – ?*A. citrina*; no locality given (Weinmann, 1837).



Fig. 2. Original descriptions of taxa associated with *Amanita phalloides* and illustration of the species in modern concept: a – “varieties” of *Agaricus phalloides* from Weinmann (1837); b – plate from Vaillant (1727) that was chosen by Weinmann as main “variety”; c – illustration to variety “c. pileo pallide-viridi”, *A. virescens* from Vahl (1799); d – to the variety “a. pileo albo”, *A. vernalis* from Bolton (1788); e – to the “b. pileo flavo”, *A. bulbosus* from Bulliard (1798); f – to the “d. pileo olivaceo-viridi” and “e. pileo fuscescens”, *A. bulbosus* from Bulliard (1798); g – basidiomata of *Amanita phalloides* exposed during mushroom exhibition in St. Petersburg in 2018; h – *A. phalloides* in situ.

St. Petersburg: Primorsky district, vicinity of former station “Morskaya”, pine forest, coll. and det. S.N. Arslanov, 30.09.2016, LE 311893, LE 311894; Kurortny district (Arslanov, 2018); Primorsky district, Reserve “Severnoe Poberezhye Nevskoy Guby” (Morozova

et al., 2020); Kurortny district, vicinity of Zelenogorsk, 05.09.2020 (A. A. Khovpachev, pers. observ.).

Leningrad Oblast: Vyborgsky District (Thesleff, 1920); Kingiseppsky district, vicinities of Velikino settlement, in oak valley (remnants of manor park) and

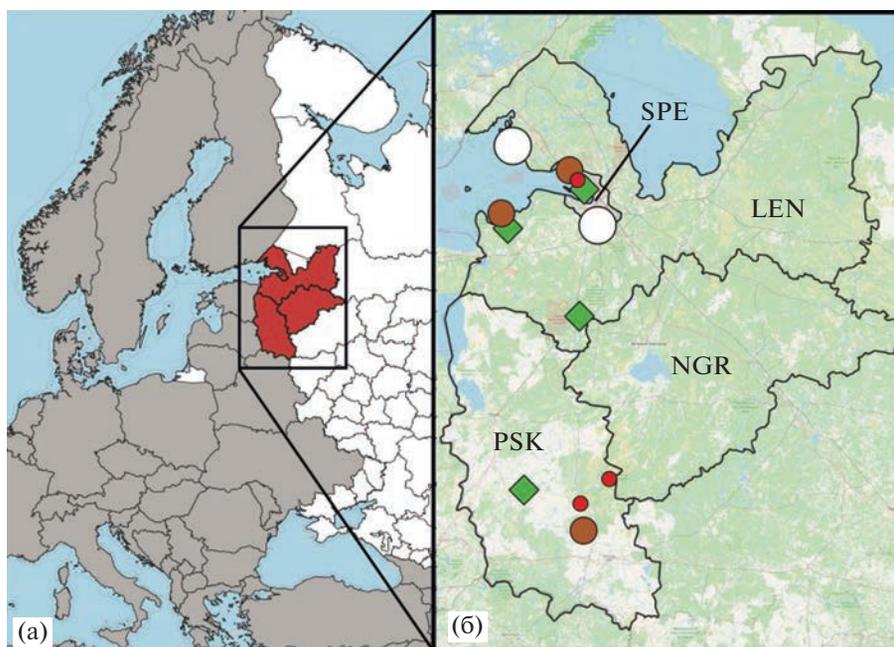


Fig. 3. Occurrences of *Amanita phalloides* in the Northwestern European Russia: a – North-West of European Russia (in brown) on the map of Russia; b – Leningrad (LEN), Novgorod (NGR), Pskov (PSK) Oblasts and the city of St. Petersburg (SPE). The white circles represent data from XIX century, brown dots – personal observations, red dots – published data not confirmed by specimens kept in LE and green diamonds represent localities of specimens kept in LE.

coniferous-broadleaved forest, coll. and det. D.A. Tomchin, 14.09.2018, LE F-332058, LE 315730; Luzhsky district, Shalovo-Perechitsky protected area, mixed forest with *Quercus robur*, *Tilia cordata* and *Corylus avellana* in undergrowth, coll. and det. D.A. Tomchin, 25.07.2020, LE 312591; Kingissepky district, vicinity of Vistino village, 25.08.2020 (A.A. Khovpachev, pers. observ.); Kingissepky district, Kotelsky protected area, vicinity of Glubokoe lake, mixed forest with *Quercus robur*, 26.08.2020 (L.Yu. Semyonova, pers. observ.); Kingissepky district, Kurgalsky protected area, mixed forest with *Tilia cordata* and *Corylus avellana* in undergrowth, 12.09.2020 (D.A. Tomchin, pers. observ.); Luzhsky district, Cheremenetsky protected area, mixed forest with *Corylus avellana* in undergrowth, 26.08.2021 (D.A. Tomchin, pers. observ.).

Pskov Oblast: Loknyansky district, vicinity of Bashovo, mixed forest, under oak, 10.08.1998 (Popov et al., 2013); Sebezhsy district – doubtful (Sudnitsyna, 2014); Bezhanitsky district, Polistovsky State Nature Reserve, 17.08.2017 (Kalinina, 2021); Loknyansky district, Polistovsky State Nature Reserve, 04.09.2017 (Kalinina, 2021); Loknyanskiy district, vicinity of Skrabyy village, under oak, 20.08.2017 (E.S. Popov, pers. observ.); Pushkinogorsky district, museum “Mikhailovskoye”, Mikhailovskoye manor, on the grass under lime and oaks, coll. and det. O.V. Morozova, 11.09.2018, LE 315731 (Morozova et al., 2022); Loknyansky district, vicinity of Maloye Koskovo village, forest with *Quercus robur* and *Corylus avellana* in undergrowth, 14.09.2019 (L.B. Kalinina, pers. observ.);

Loknyansky district, Bashovo, forest dominated by *Alnus incana* with admixture of *Quercus robur* and *Fraxinus excelsior* and numerous *Corylus avellana* in undergrowth, under hazel, 21.08.2021 (E.S. Popov, pers. observ.); Loknyansky district, vicinity of Koshnevo village, mixed forest, under oaks, 30.08.2021 (E.S. Popov, pers. observ.).

Phylogenetic analysis. Our findings can be considered as conspecific with specimens from Central Russia, Northern and Western Europe as a common clade is formed on the phylogenetic tree derived from ITS nrDNA sequences (Fig. 4).

DISCUSSION

A. phalloides, a conspicuous and attractive mushroom, is responsible for numerous human poisonings due to presence of amatoxins (Wieland, 1968; Wienland, Faulstich, 1991; Gurevich, Zhurkovich, 1995; Khovpachev et al., 2020) and is considered as one of the most feared fungi (Hyde et al., 2018). The species is native to Europe and widespread. In mycological literature of the XX century, the species was reported also from Asia (Imazeki, Hongo, 1987; Teng, 1996), but recent studies showed that Asian lethal amanitas represent several distinct taxa endemic to East Asia (Zhang et al., 2010; Cui et al., 2018). Outside Europe it is known as invasive from North America (Pringl et al., 2009; Wolfe et al., 2010) and from Australia (Trim et al., 1999). The species is easily exported with its symbionts (Tulloss, 2023), and there is evidence that

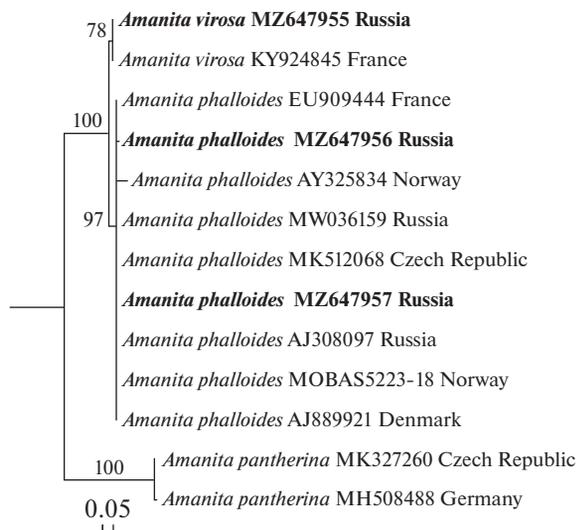


Fig. 4. Phylogenetic tree of *Amanita phalloides* reconstructed from an ITS dataset using ML analysis. Newly generated sequences are given in boldface.

the species is able to host shift (Berch et al., 2016). Regarding distribution in Russia, the species is common and widespread in the nemoral zone in the European part (Bolshakov et al., 2021). The most frequent habitats are pine and pine-birch forests, oak and coniferous-broadleaved ones are less frequent. In addition, the species is drawn to anthropogenic habitats such as aspen forests, birch stands with grasses, pine plantings (Kiyashko, 2015).

Habitats of our findings can be divided into two groups – old artificial stands with *Quercus robur* and deciduous or coniferous-broadleaved forest with *Quercus robur*, *Tilia cordata* and/or *Corylus avellana* in undergrowth. Probably, in the artificial stands the species was brought with tree seedlings used for numerous manor parks foundation in XVIII–XIX century. Noteworthy, that during the long-termed survey of genus *Amanita* in Cyprus, *A. phalloides* was found only from a *Corylus avellana* plantation and was absent from native habitats (Loizides et al., 2018). The second group of habitats is presented by deciduous or coniferous-broadleaved forests with *Quercus robur*, *Tilia cordata* and/or *Corylus avellana* in undergrowth. These habitats are not very common and readily accessible, so thorough mycological studies have not been done until recently. Possibly, in such habitats species is native but is not observed. In oak forest situated on the northwest of Izhora Upland Leningrad Oblast (protected area “Oak forests near Velkoto village”), *Amanita phalloides* was not found despite the regular surveys since 2012. Interestingly, that in 2021 large population of *A. phalloides* was firstly detected in particular site of a forest (Bashovo, Pskov Oblast) regularly inspected since 1995.

The authors are very grateful to O.V. Morozova (BIN RAS, Saint Petersburg) and L.Yu. Semyonova

for kindly providing information about the findings of the species. The work was supported by the institutional research project of the Komarov Botanical Institute [“Herbarium collections of the BIN RAS (history, conservation, research and replenishment)”, № 122011900032-7] using the equipment of the Core Facility Centre “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute, RAS (St. Petersburg, Russia).

REFERENCES

- Arslanov S.N. *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.) Link. In: D.V. Geltman (ed.). Red data book of St. Petersburg. Dition, St. Petersburg, 2018. P. 58 (in Russ.).
- Berch S.M., Kroeger P., Finston T. The death cap mushroom (*Amanita phalloides*) moves to a native tree in Victoria, British Columbia. *Botany*. 2016. V. 95 (4). P. 435–440. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0183>
- Bolshakov S., Kalinina L., Palomozhnykh E. et al. Agaricoid and boletoid fungi of Russia: the modern country-scale checklist of scientific names based on literature data. *Biological Communications*. 2021. V. 66 (4). P. 316–325. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.404>
- Bolton J. *An History of Fungusses, growing about Halifax*. Huddersfield, 1788.
- Bulliard J.B.F. *Herbier de la France, ou Collection Complète des Plantes Indigènes de ce Royaume; avec leurs Détails Anatomiques, leurs Propriétés, et leurs Usages en Médecine*. Paris, 1780–1798.
- Cui Y.-Y., Cai Q., Tang L.-P. et al. The family *Amanitaceae*: molecular phylogeny, higher-rank taxonomy and the species in China. *Fungal Diversity*. 2018. V. 91 (1). P. 5–230. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0405-9>
- Curtis W. *Flora Londinensis*. London, 1775–1798.
- Fries E. *Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, hucusque cognitae, quas ad normam naturalis determinavit. Volumen I*. Lund, Ex Officina Berlingiana, 1821.
- Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molec. Ecol.* 1993. V. 2 (2). P. 113–118. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1993.tb00005.x>
- Gurevich L.S., Zhurkovich I.K. Toxins of some species of the genus *Amanita* Pers. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1995. V. 29 (1). P. 41–50 (in Russ.).
- Hyde K.D., Al-Hatmi A.M.S., Andersen B. et al. The world’s ten most feared fungi. *Fungal Diversity*. 2018. V. 93 (1). P. 161–194. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0413-9>
- Imazeki R., Hongo T. *Colored illustrations of mushrooms of Japan*. V. 1. Hoikusha Publishing Co. Ltd., Osaka, 1987.
- Kalinina L.B. *Agaricoid fungi of Polistovsky Nature Reserve (annotated check-list)*. *Tovarishhestvo nauchnykh izdaniy KMK*, Moscow, 2021 (in Russ.).
- 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>

- Khovpachev A.A., Basharin V.A., Chepur S.V. et al.* Actual concepts of higher fungi's toxins: cyclic peptides. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2020. V. 140 (6). P. 584–600 (in Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0042132420060058>
- Kiyashko A.A.* A word about toadstools. *Planeta gribov*. 2015. V. 8. P. 20–25 (in Russ.).
- Kovalenko A.E., Kolmakov P.Yu., Morozova O.V. et al.* Macromycetes of the Sebezhsky National Park. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2003. V. 37 (5). P. 37–48 (in Russ.).
- Loizides M., Bellanger J.-M., Yiangou Y. et al.* Preliminary phylogenetic investigations into the genus *Amanita* (*Agaricales*) in Cyprus, with a review of previous records and poisoning incidents. *Doc. Mycol.* 2018. V. 37. P. 201–218.
- Morozova O.V., Popov E.S., Kotkova V.M. et al.* Fungi of the Pushkinsky Reserve. St. Petersburg, 2022 (in Russ.).
- Morozova O.V., Smirnov L.E., Krivosheev S.V. et al.* Agaricoid and gasteroid basidiomycetes. In: *E.A. Volkova, G.A. Isachenko, V.N. Khrantsov* (eds). Nature of the Reserve “Severnoe Poberezhye Nevskoy Guby”. St. Petersburg, 2020. P. 123–138 (in Russ.).
- Nees von Esenbeck C.G.* Das System der Pilze und Schwämme. Stahelschen Buchhandlung, Würzburg, 1817.
- Persoon C.H.* Synopsis methodica fungorum. Göttingen, 1801.
- Popov E.S., Kovalenko A.E., Gapienko O.S. et al.* Mycobiota of the Belarus-Valday Lakeland. *Tovarishhestvo nauchnyh izdaniy KMK, Moscow, St. Petersburg*, 2013 (in Russ.).
- Pringle A., Adams R.I., Cross H.B. et al.* The ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* was introduced and is expanding its range on the west coast of North America. *Molec. Ecol.* 2009. V. 18 (5). P. 817–833.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04030.x>
- Ratnasingham S., Hebert P.D.N.* BOLD: The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). *Molec. Ecology Notes*. 2007. V. 7. P. 355–364.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01678.x>
- Schaeffer J.C.* Fungorum, qvi in Bavaria et Palatinatu circa Ratisbonam nascuntur. V. 1. Typis Zunkelianis, Ratisbonae, 1762.
- Sudnitsyna D.N.* *Amanita phalloides*. In: *Red Data book of Pskov Region*. Pskov, 2014. P. 251 (in Russ.).
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al.* MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*. 2012. V. 30 (12). P. 2725–2729.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- Teng S.C.* Fungi of China. Mycotaxon Ltd, Ithaca, 1996.
- Thesleff A.* Studier öfver basidsvampfloran i sydöstra Finland med hänsyn till dess sammansättning, fysiognomi, fenologi och ekologi. *Bidrag till Kännedom av Finlands Natur och Folk*. 1920. V. 79 (1). P. 1–140.
- Trifinopoulos J., Nguyen L.T., von Haeseler A. et al.* W-IQ-TREE: A fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*. 2016. V. 44. P. W232–W235.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>
- Trim G.M., McKeown R.V., Couteur D.G.L. et al.* Poisoning by *Amanita phalloides* (“deathcap”) mushrooms in the Australian Capital Territory. *Medical J. Australia*. 1999. V. 171 (5). P. 247–249.
<https://doi.org/10.5694/j.1326-5377.1999.tb123631.x>
- Tulloss R.E., Possiel L.* *Amanita phalloides*. *Amanitaceae studies*. <http://www.amanitaceae.org/?Amanita%20phalloides>. Accessed 31.01.2023.
- Vahl M.* *Flora Danica*. V. 7, fasc. 21. 1799.
- Vaillant S.* *Botanicon Parisiense*. Jean et Herman Verbeek et Balthazar Lakeman, Leiden, Amsterdam, 1727.
- Weinmann J.A.* Enumeratio Fungorum in agro Pawlowskiensi praecipue crescentium. In: *Sylloge plantarum novarum itemque minus cognitatarum. A praestantissimis botanicis adhuc viventibus collecta et a Societate regia botanica Ratisbonensi edita*. 1828. V. 2. P. 82–118.
- Weinmann J.A.* Enumeratio stirpium in agro Petropolitano sponte crescentium, secundum systema sexuale linneanum composita. Petropoli, 1837.
- Wieland T.* Poisonous principles of mushrooms of the genus *Amanita*. *Science*. 1968. V. 159 (3812). P. 946–952.
<https://doi.org/10.1126/science.159.3818.946>
- Wieland T., Faulstich H.* Fifty years of amanitin. *Experientia*. 1999. V. 47 (11). P. 1186–1193.
<https://doi.org/10.1007/BF01918382>
- Willdenow C.L.* *Florae berolinensis prodromus secundum systema Linneanum ab illustr. viro ac Eq. C.P. Thunbergio emendatum conscriptus*, Berlin, 1787.
- Wolfe B.E., Richard F., Cross H.B. et al.* Distribution and abundance of the introduced ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* in North America. *New Phytologist*. 2010. V. 185 (3). P. 803–816.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03097.x>
- Zhang P., Chen Z.H., Xiao B. et al.* Lethal amanitas of East Asia characterized by morphological and molecular data. *Fungal Diversity*. 2010. V. 42 (1). P. 119–133.
<https://doi.org/10.1007/s13225-010-0018-4>
- Арсланов С.Н.* (Arslanov) Бледная поганка *Amanita phalloides* (Vail. ex Fr.) Link. // *Красная книга Санкт-Петербурга / ред. Д.В. Гельтман*. СПб.: Дитон, 2018. С. 58.
- Гуревич Л.С., Журкович И.К.* (Gurevich, Zhurkovich) Токсичность некоторых видов рода *Amanita* Pers. // *Микология и фитопатология*. 1995. Т. 29. № 1. С. 41–50.
- Калинина Л.Б.* (Kalinina) Агарикоидные грибы Полистовского заповедника (Аннотированный список видов). Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 58 с.
- Ховпачев А.А., Башарин В.А., Ченур С.В. и др.* (Khovpachev et al.) Современные представления о токсинах высших грибов: циклические пептиды // *Успехи современной биологии*. 2020. Т. 140. № 6. С. 584–600.
- Кияшко А.А.* (Kiyashko) Слово о поганках // *Планета грибов*. 2015. Т. 8. С. 20–25.
- Коваленко А.Е., Колмаков П.Ю., Морозова О.В. и др.* (Kovalenko et al.) Макромицеты национального парка “Себежский” // *Микология и фитопатология*. 2003. Т. 37. № 5. С. 37–48.
- Морозова О.В., Попов Е.С., Коткова В.М. и др.* (Morozova et al.) Грибы Пушкинского Заповедника. СПб.: Марафон, 2022. 128 с.
- Морозова О.В., Смирнов Л.Э., Кривошеев С.В. и др.* (Morozova et al.) Агарикоидные и гастероидные базидиомицеты // *Е.А. Волкова, Г.А. Исаченко*

В.Н. Храмцов (ред.). Природа заказника “Северное побережье Невской губы”. СПб., 2020. С. 123–138.
 Попов Е.С., Коваленко А.Е., Гапоненко О.С. и др. (Popov et al.)
 Микобиота Белорусско-Валдайского поозерья. М.;

СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 399 с.
 Судницына Д.Н. (Sudnitsyna) Бледная поганка // Красная книга Псковской области. Псков, 2014. С. 251.

***Amanita phalloides* на северо-западе европейской части России**

**Л. Б. Калинина^{a,b,#}, С. В. Волобуев^{a,##}, А. А. Ховпачев^{c,###}, Д. А. Томчин^{d,####}, Е. А. Паломозных^{a,#####},
 С. Ю. Большаков^{a,#####}, Н. В. Шахова^{a,#####}, Е. С. Попов^{a,#####}**

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

^bГосударственный природный заповедник “Полистовский”, Бежаницы, Россия

^cВоенно-медицинская академия им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

^dФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем машиноведения
 Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

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

^{##}e-mail: sergyolobuev@binran.ru

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

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

^{#####}e-mail: epalomozhnykh@binran.ru

^{#####}e-mail: sbolshakov@binran.ru

^{#####}e-mail: nshakhova@binran.ru

^{#####}e-mail: epopov@binran.ru

В статье приведен обзор имеющихся сведений о находках смертельно ядовитой бледной поганки (*Amanita phalloides*) на территории Северо-Запада европейской части России (Санкт-Петербург, Ленинградская, Новгородская и Псковская области). Проанализированы литературные сведения, проведен обзор экологических предпочтений вида на исследуемой территории. Высказано предположение, что вид может являться как аборигенным, так и заносным и был интродуцирован вместе с саженцами широколиственных деревьев при создании многочисленных приусадебных парков в XVIII–XIX вв. Проведен молекулярно-генетический анализ, показавший, что последовательности ITS-образцов *A. phalloides* из Ленинградской обл. образуют единую кладу с последовательностями коллекций из Центральной России, а также Северной и Центральной Европы.

Ключевые слова: бледная поганка, биоразнообразие, ядовитые виды, *Amanitaceae*

РОД *TRICHAPTUM* В СЕВЕРНОЙ АЗИИ

© 2023 г. В. А. Мухин^{1,2,*}, Х. Кнудсен^{3,***}, П. Корфиксен^{3,****}, Е. В. Жуйкова^{1,**},
И. О. Непряхин^{2,*****}, Д. К. Диярова^{1,*****}

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

²Уральский федеральный университет, 620002 Екатеринбург, Россия

³Ботанический музей, 1123 Копенгаген, Дания

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

**e-mail: e.zhuykova@list.ru

***e-mail: hknudsen23@outlook.dk

****e-mail: peerc@snm.ku.dk

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

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

Поступила в редакцию 27.04.2023 г.

После доработки 01.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Показано, что в Северной Азии (Урал, Сибирь, Дальний Восток) род *Trichaptum* представлен четырьмя широко распространенными симпатрическими видами (*Trichaptum abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum*) и *T. quescinum*, встречающимся на Дальнем Востоке. Ареалы *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum* и *T. biforme* охватывают всю Северную Азию, а *T. laricinum* отсутствует на Дальнем Востоке. Предположение о симпатрии перечисленных видов основывается на преимущественном использовании в качестве питательного субстрата древесных остатков разных видов хвойных (*T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. laricinum*) и лиственных (*T. biforme*) пород. Наиболее широкая трофическая ниша выявлена у *T. fuscoviolaceum*, которая на 70–80% перекрывается с трофическими нишами *T. abietinum* и *T. laricinum*. Узкая и неперекрывающаяся с остальными видами рода трофическая ниша выявлена у *T. biforme*. Трофические спектры и преферендумы всех четырех видов в Северной Азии близки к таковым в Европе, и это говорит об устойчивости и видовой специфичности этих экологических характеристик ксилотрофных грибов. Филогенетически наиболее близкими по ITS и LSU региону рДНК являются *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum*, а *T. biforme* и *T. laricinum* сильно и в равной степени дистанционированы как от них, так и друг от друга. При кластеризации последовательности ITS и LSU группируются в полном соответствии с особенностями строения гименофора базидиокарпов, из которых они были выделены, в эти же группы входят и соответствующие последовательности грибов из Европы, Китая и Северной Америки. Это показывает, что у *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. biforme* и *T. laricinum* строение гименофора является хорошим видовым диагностическим признаком, а также то, что их североазиатские популяции не обнаруживают существенных отличий от европейских и североамериканских. Созданная база данных по разнообразию, распространению, экологии грибов рода *Trichaptum* в Северной Азии доступна в GBIF.

Ключевые слова: биоразнообразие, распространение, экология, *Basidiomycota*

DOI: 10.31857/S0026364823040074, **EDN:** VUZLDI

ВВЕДЕНИЕ

В современной микологии большое внимание уделяется изучению малочисленных, редких видов, составляющих, несомненно, очень важный компонент биологического и генетического разнообразия микобиоты. Их результаты ложатся в основу “красных списков” редких, нуждающихся в охране видов грибов. В то же время, грибам с высокой численностью или обычным видам, играющим в силу этого важную роль в природных процессах, уделяется, как мы считаем, необоснованно мало внимания. К числу таковых, в частности,

относятся грибы рода *Trichaptum* Murrill – космополитного таксона, представленного 20–42 (Farr et al., 1989; Index Fungorum, 2023) видами, из которых четыре встречаются в Евразии и Северной Америке: *Trichaptum abietinum* (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden, *T. biforme* (Fr.) Ryvarden, *T. fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryvarden, *T. laricinum* (P. Karst.) Ryvarden. Они участвуют в процессах биологического разложения как лиственного (*T. biforme*), так и хвойного (*T. abietinum*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum*) дебриса (Gilbertson, Ryvarden, 1987; Bondartseva, 1998; Ryvarden, Gilbertson, 1994), имеют большое экологи-



Рис. 1. Физико-географические страны азиатской части России: 1 – Уральская горная страна; 2 – Западная Сибирь; 3 – Центральная Сибирь; 4 – Алтайско-Саянская горная страна; 5 – Забайкалье и Прибайкалье; 6 – Даурия; 7 – Северо-Восточная Сибирь; 8 – Амуро-Сахалинская страна; 9 – Северо-Притихоокеанская страна (Nizovtsev et al., 2004).

ческое и экономическое значение (Mukhin, 1993; Ko et al., 1997; Vlasák, Vlasák, 2017).

В России специальных работ по изучению грибов рода *Trichaptum* не было и, как результат, мы имеем лишь самые общие данные об их разнообразии, распространении и экологии (Bondartsev, 1953; Bondartseva, 1998). Отчасти это связано с эволюцией взглядов на филогенетические связи *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum* (Bondartseva, 1998). До 70-х гг. прошлого века *T. laricinum* рассматривали не как вид, а как форму *T. fuscoviolaceum* (Bondartsev, 1953; Parmasto, 1977). Поэтому в работах того времени (Kolesnikov, Lyubarsky, 1963; Chelysheva, 1965; Parmasto, 1977; Bondartseva, 1973, 1975) данных о *T. laricinum* нет. Они появляются в более поздних работах (Parmasto, 1977; Vasilyeva, Nazarova, 1977; Bondartseva, Uranchimeg, 1993; Mikhaleva, 1993; Mukhin, 1993; Barsukova, 1998, 1999; Mukhin, Kotiranta, 2001; Mukhin, Ushakova, 2003; Kotiranta et al., 2016). К настоящему времени установлено, что в России род *Trichaptum* представлен *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum* (Bondartseva, 1998; Bolshakov et al., 2022) и *T. quecinum* (Parmasto) D.C. Dai (Parmasto, Parmasto, 1987; Dai, 1996).

В настоящей статье представлены и обсуждаются данные по изучению распространения, экологии и биоразнообразия грибов рода *Trichaptum* в Северной Азии – обширной территории, охватывающей азиатскую часть России от Урала до Дальнего Востока включительно.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы по биоразнообразию, распространению и экологии грибов рода *Trichaptum* получены в ходе многолетних экспедиционных работ в Северной Азии в Уральской горной стране, Западной Сибири, Центральной Сибири, Алтайско-Саянской горной стране, Забайкалье и Прибайкалье, Амуро-Сахалинской и Северо-Притихоокеанской странах (рис. 1). Экспедиционные работы в большей части регионов были проведены в одно, наиболее благоприятное для изучения ксилотрофных грибов время: вторую – третью декаду августа и первую декаду сентября.

В каждом регионе обследовали наиболее типичные и, по возможности, наименее нарушенные леса. Для выявления видового состава грибов, их субстратной приуроченности и оценки относительного обилия использовали маршрутный ме-

Таблица 1. Физико-географические страны Северной Азии и субъекты Российской Федерации, охваченные экспедиционными исследованиями

Физико-географическая страна, регион (количество обследованных участков)	Субъект РФ
Урал (25)	Республика Башкортостан, Республика Коми, Пермский край, Свердловская обл., Челябинская обл.
Западная Сибирь (30)	Красноярский край (Таймырский Долгано-Ненецкий район), Курганская обл., Свердловская обл., Тюменская обл., Ханты-Мансийский автономный округ, Ямало-Ненецкий автономный округ
Центральная Сибирь (37)	Красноярский край (Таймырский Долгано-Ненецкий район), Республика Саха (Якутия)
Алтайско-Саянская горная страна (40)	Красноярский край (Ермаковский район), Республика Тыва, Республика Алтай
Забайкалье и Прибайкалье (19)	Иркутская обл., Республика Бурятия
Амуро-Сахалинская страна (67)	Амурская обл., Приморский край, Сахалинская обл., Хабаровский край
Северо-Притихоокеанская страна (51)	Камчатский край, Магаданская обл.

тод (Tolmachev, 1974). Продолжительность учетов в зависимости от размера и доступности обследуемого участка варьировала от получаса до нескольких ч, а в среднем составляла один ч. В общей сложности число таких участков, а соответственно и маршрутных учетов, составило 269 (табл. 1). Во время каждого из маршрутных учетов в обязательном порядке брали и гербаризировали по одному образцу базидиокарпов грибов исследуемого рода с разных субстратов. Все маршрутные учеты и сборы выполнены одним человеком, результаты учетов других участников экспедиции не учитывали. Это позволило по соотношению базидиокарпов в сборах охарактеризовать а) относительное обилие исследуемых грибов в том или ином регионе и б) особенности их трофических, субстратных спектров и преферендумов (Vladykina et al., 2020).

Относительное обилие грибов рассчитывали по формуле: $Pr = Sj/ST \times 100\%$, где Pr – относительное обилие анализируемого вида грибов, Sj – количество его находок в регионе, шт., ST – количество находок грибов всех видов рода *Trichaptum* в рассматриваемом регионе, шт.

Трофические особенности грибов оценивали а) по количественному и качественному составу их трофических, или субстратных спектров (на скольких и на каких видах древесных остатков они встречаются) и б) по субстратным, или трофическим преферендумам. Последние рассчитывали по формуле: $Si = Nj/N \times 100\%$, где Si – относительная встречаемость, обилие гриба на данном виде древесных остатков, Nj – количество его находок в регионе на данном субстрате, шт., N – количество его находок в регионе на всех видах древесных остатков, шт.

Для сравнительной оценки трофических особенностей исследуемой группы грибов рассчиты-

вали ширину и перекрывание их трофических ниш (Pianka, 1973). Ширину ниш рассчитывали по формуле: $B = 1/\sum Pi^2$, перекрывание по формуле: $Ojk = \sum Piy \times Pik/\sqrt{Piy^2 \times Pik^2}$, где Piy и Pik – доля ресурсов (в нашем случае древесных субстратов), используемых y и k видами грибов соответственно.

По результатам экспедиционных работ подготовлена коллекция “Грибы рода *Trichaptum* Северной Азии”, насчитывающая 252 экземпляра базидиокарпов и находящаяся в Гербарии института экологии растений и животных УрО РАН (SVER). Полная информация о ней представлена в базе данных “The genus *Trichaptum* in the Asian part of Russia”, размещенной на сайте GBIF (Mukhin, Nepriakhin, 2022). Видовая диагностика грибов проведена по морфологическим признакам базидиокарпов (Bondartseva, 1998; Ryvardeen, Gilbertson, 1994; Hansen, Knudsen, 1997), их видовые названия сверены с базой данных Index Fungorum (2023).

Диагностика грибов по морфологическим признакам базидиокарпов дополнена их молекулярно-генетическим анализом (табл. 2). У трех видов (*T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*) удалось выделить и секвенировать последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров, фланкирующих ген 5.8S рибосомальной ДНК (ITS-1–5.8S–ITS-2), у всех четырех – частичные последовательности гена рДНК большой субъединицы (LSU). В качестве референсных были выбраны последовательности типовых образцов из работ Vlasák, Vlasák (2017), Seierstad et al. (2021), а также последовательности наиболее типичных штаммов (most central strains) из MycoBank.

Выделение ДНК из базидиокарпов проводили с использованием набора для выделения ДНК из растительной ткани (diaGene, Россия). Два прай-

Таблица 2. Список образцов видов рода *Trichaptum*, использованных в филогенетическом анализе

Последовательность, ее номер в GenBank	Вид	Субъект РФ	Субстрат
ITS, OQ534532; LSU, OQ723333	<i>Trichaptum abietinum</i>	Свердловская обл.	5
ITS, OQ534533	<i>T. abietinum</i>	Хабаровский край	4
ITS, OQ534534; LSU, OQ723335	“ ”	Республика Коми	5
LSU, OQ723332	“ ”	Республика Бурятия	7
LSU, OQ723334	“ ”	Хабаровский край	4
ITS, OQ534535	<i>T. fuscoviolaceum</i>	Свердловская обл.	1
ITS, OQ534536	“ ”	“ ”	1
LSU, OQ723340	“ ”	Республика Коми	5
LSU, OQ723341	“ ”	Красноярский край	6
ITS, OQ534538	“ ”	Свердловская обл.	1
ITS, OQ534539	“ ”	“ ”	1
ITS, OQ534540	“ ”	“ ”	1
ITS, OQ534537	<i>T. biforme</i>	“ ”	2
LSU, OQ723336	“ ”	Красноярский край	2
LSU, OQ723337	“ ”	Республика Саха (Якутия)	2
LSU, OQ723338	“ ”	Свердловская обл.	2
LSU, OQ723339	“ ”	Республика Саха (Якутия)	2
LSU, OQ723342	<i>T. laricinum</i>	Иркутская обл.	3

Примечание. 1 – *Abies sibirica* Ledeb.; 2 – *Betula pendula* Roth; 3 – *Larix sibirica* Ledeb.; 4 – *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.; 5 – *P. obovata* Ledeb.; 6 – *P. sylvestris* L.; 7 – *P. pumila* (Pall.) Regel.

мера – ITS1F и ITS4B (Gardes, Bruns, 1993) – были использованы для амплификации ITS, еще два – LR0R и LR7 (Porter, Golding, 2012) – для амплификации LSU. ПЦР проводили с помощью C1000 Touch Amplifier (Bio-Rad Laboratories, США) в 25 мкл реакционной смеси, содержащей буферный раствор с 2.5 мМ Mg²⁺, 0.2 мМ dNTP, 0.12 мкМ прямого и обратного праймеров, 0.12 ед./мкл HS Taq ДНК-полимеразы (ЗАО “Евроген”) и 5 мкл раствора ДНК. Программа ПЦР включала первичную денатурацию при 95°C в течение 5 мин, 35 циклов амплификации и заключительную элонгацию в течение 10 мин при 72°C. Каждый цикл амплификации включал денатурацию 30 с при 95°C, отжиг праймеров при 55°C для ITS и 56°C для LSU в течение 45 с, элонгацию в течение 45 с при 72°C. Результаты ПЦР оценивали визуально методом электрофореза в 1.2%-м агарозном ТАЕ геле, окрашенном бромистым этидием. Длину фрагментов сверяли относительно маркера длин ДНК 100 + bp DNA Ladder (ЗАО “Евроген”, Россия) с помощью системы гель-документирования Gel Doc XR + Gel (Bio-Rad Laboratories, США).

Выравнивание производили методом Muscle; филогенетические деревья построены методом максимального правдоподобия с использованием двухпараметрической модели Kimura (Kimura, 1980) с применением гамма-распределения (+G,

5 категорий скоростей). Исходные деревья для эвристического поиска были получены автоматически с применением метода максимальной экономии. Рядом с ветвями показан процент повторяющихся деревьев, в которых ассоциированные таксоны сгруппированы вместе в бутстреп-тесте (500 повторов). Деревья нарисованы в масштабе, длина ветвей измеряется количеством замен на сайт. Все позиции с охватом сайта менее 95% для последовательностей ITS и 100% для LSU были исключены. Выравнивание, подбор наиболее подходящей модели (Nei, Kumar, 2000) и собственно построения проведены в программе MEGA7 (Kumar et al., 2016). Нуклеотидное разнообразие и нуклеотидная дивергенция были рассчитаны на основе выравнивания, не содержащего неоднозначных позиций, в программе DnaSP v. 6.12 (Rozas et al., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биоразнообразие

В Северной Азии род *Trichaptum* представлен четырьмя видами (*T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum*) с характерными для них видовыми морфологическими признаками: пластинчатый гименофор у *T. laricinum*, зубчатый у *T. fuscoviolaceum*, трубчатый у *T. abietinum* и трубчато-ирпексовидный у *T. biforme* (рис. 2).



Рис. 2. Базидиокарпы (а – верхняя часть шляпки, б – гименофор): 1 – *Trichaptum abietinum* (ITS – OQ534532); 2 – *T. biforme* (ITS – OQ534537); 3 – *T. fuscoviolaceum* (ITS – OQ534540); 4 – *T. laricinum* (LSU – OQ723342). В скобках указаны номера последовательностей ITS и LSU в GenBank, полученных из данных базидиокарпов.

Молекулярно-генетический анализ последовательностей ITS показывает, что они образуют три кластера в полном соответствии со строением гименофора базидиокарпов, из которых были выделены: I – трубчатый, II – зубчатый, III – трубчато-ирпексовидный. В эти же кластеры входят и референсные изоляты соответствующих видов грибов из Германии, Канады, Китая, Кореи, США и Чехии: I – *T. abietinum*, II – *T. fuscoviolaceum*, III – *T. biforme* (рис. 3). Аналогичные результаты получены и при анализе по LSU региону: последовательности разделяются на кластеры в полном соответствии с морфологией гименофора грибов, из которых они были получены (I – трубчатый, II – зубчатый, III – трубчато-ирпексовидный, IV – пластинчатый) и в эти же клады входят и референсные последовательности LSU соответствующих видов грибов из США и Канады: I – *T. abietinum*, II – *T. fuscoviolaceum*, III – *T. biforme* и IV – *T. laricinum* (рис. 4). Можно видеть, что результаты видовой диагностики грибов и по морфологическим, и по генетическим признакам полностью совпадают. Это показывает, что а) у грибов рода *Trichaptum* строение гименофора является хорошим видовым диагностическим признаком; б) по ITS и LSU регионам рДНК они не отличаются существенно от географически удаленных популяций.

Филогенетический анализ по ITS региону показывает, что уровень дивергенции ниже всего между *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum*: в среднем 22.4 п.о., или 3.33%. Это соответствует среднему значению внутривидовой изменчивости ITS базидиальных грибов – 3.33% (Nilsson et al., 2008). Скорее всего, *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* – это филогенетически близкие, сестринские таксоны с взаимосвязанной эволюционной историей (Kausegud, Schumacher, 2003). В 2–4 раза более высокая дивергенция регистрируется у *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* с *T. biforme*: с *T. abietinum* она составля-

ет в среднем 61 п.о. или 9.2%, а с *T. fuscoviolaceum* – в среднем 73.4 п.о., 10.25%.

Аналогичные результаты дает и анализ последовательностей LSU: минимальная нуклеотидная дивергенция отмечается между *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* (в среднем 4.5 п.о., 0.75%). Между ними и *T. biforme* она существенно более выражена: в среднем 23 п.о., 3.76% и 24.5 п.о., 4.07% с *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* соответственно. Максимально и практически в равной степени от всех трех видов в филогенетическом отношении обособлен *T. laricinum*. Его дивергенция с *T. abietinum* составляет в среднем 48 п.о., 7.82%, с *T. fuscoviolaceum* – 45.5 п.о., 7.49%, а с *T. biforme* – 42 п.о., 6.53%.

В юго-восточной части Северной Азии (Амурская обл., Приморский край) Parmasto, Parmasto (1987) нашли и описали еще один вид рода *Trichaptum* – *T. quercinum* (Parmasto) Y.C. Dai. Морфологически и анатомически он очень близок к *T. biforme* и, по мнению Dai (1996), необходимы дополнительные исследования для выяснения их филогенетических связей. Основным и наиболее очевидным видовым признаком *T. quercinum*, по видимому, является его приуроченность к *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.

В наших сборах по итогам трехлетних экспедиционных работ на Дальнем Востоке есть всего шесть базидиокарпов, собранных на *Q. mongolica* в Хабаровском и Приморском краях, которые по морфологическим признакам можно диагностировать как *Trichaptum* cf. *quercinum* (рис. 5). Это со всей очевидностью говорит о том, что данный гриб крайне редкий для Дальнего Востока. Как редкий он отмечен и в Северо-Восточном Китае (Changbai Mts.), где также встречается на *Quercus* (Dai, 1996). Учитывая крайне ограниченное количество его находок, отсутствие четких анатомо-морфологических различий с *T. biforme*, мы рассматриваем наши данные о находках этого гриба на Дальнем Востоке как предварительные, нуждающиеся в

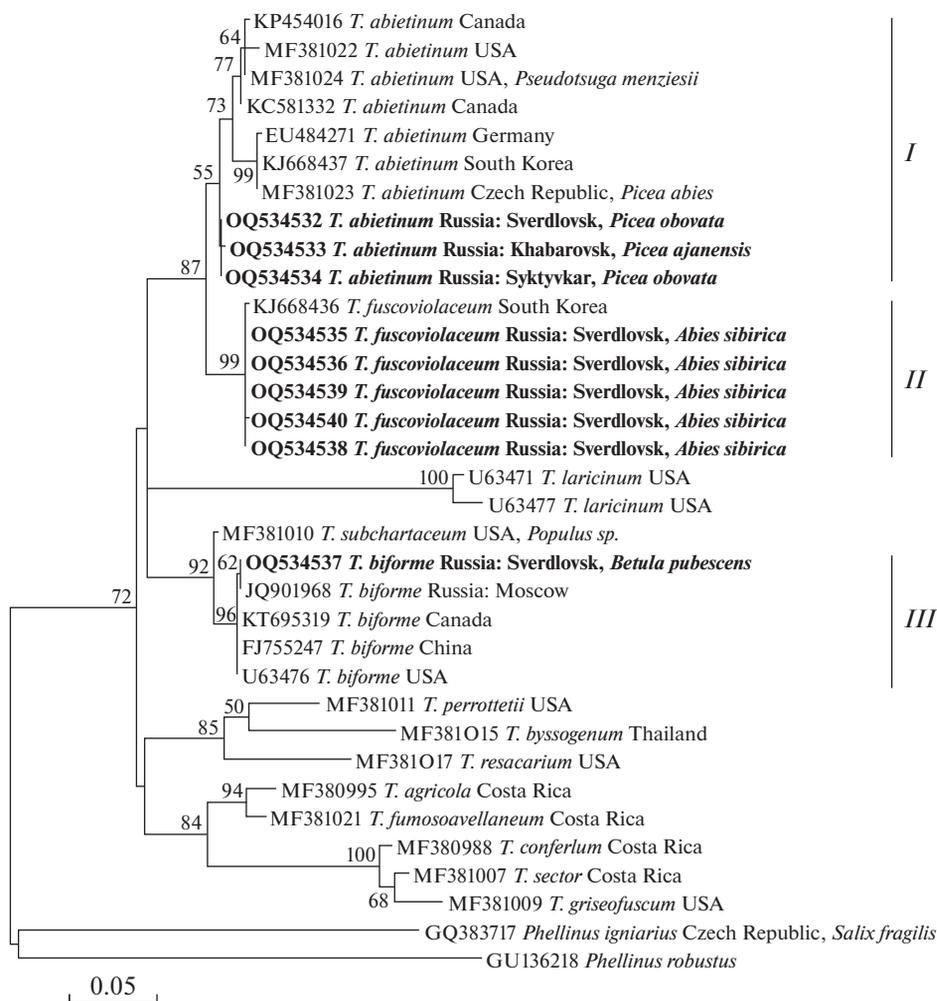


Рис. 3. Филогенетическое дерево последовательностей ITS видов рода *Trichaptum*.

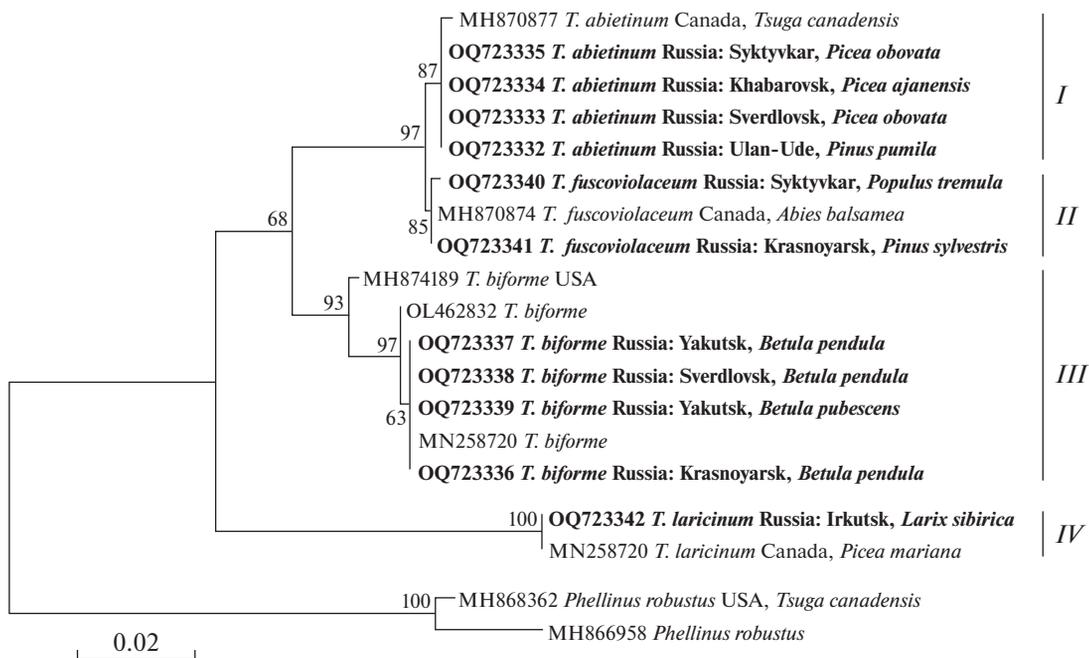


Рис. 4. Филогенетическое дерево последовательностей LSU видов рода *Trichaptum*.



Рис. 5. Базидиокарпы *Trichaptum* cf. *quercinum* (а – верхняя часть шляпки, б – гименофор): 1 – образец, собранный с *Quercus mongolica*, Хабаровский край, окр. п. Чирки (15.08.1998), 2 – образец, собранный с *Q. mongolica*, окр. п. Лазо (6.08.2003).

уточнении с использованием молекулярно-генетических методов.

Распространение

В Северной Азии *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum* имеют широкое распространение и их ареалы в значительной степени перекрываются (табл. 3). Наибольшим относительным обилием отличается *T. fuscoviolaceum*, особенно часто он встречается на Урале, в Западной Сибири, на Алтае и Саянах. В более восточных регионах (Центральная Сибирь, Забайкалье и Прибайкалье, Амуро-Сахалинский, Северо-Притихоокеанский) количество его находок существенно (в 2–4 раза) меньше, но и здесь это самый обильный вид рода.

Как и *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum* и *T. biforme* представлены во всех регионах Северной Азии, но их относительное обилие заметно ниже и, в зави-

симости от региона, варьирует от 11 до 39%, а в среднем составляет около 20% (табл. 3). Наиболее часто *T. abietinum* встречается в Западной Сибири (около половины всех находок в Северной Азии), а также на Урале, Алтае и Саянах. В Центральной Сибири, Прибайкалье и Забайкалье, в Амуро-Сахалинском и Северо-Притихоокеанском регионах это уже редкий вид, представленный в наших сборах единичными экземплярами. Его нет в списке трутовых грибов Якутии (Центральная Сибирь), подготовленном Parmasto (1977), а в Магаданской обл. (Северо-Притихоокеанский регион) он как редкий вид включен в региональную Красную книгу (Sazanova, 2009).

Редким во многих регионах Северной Азии видом является и *T. biforme*. Так, он представлен единичными находками в сборах из Забайкалья и Прибайкалья, Алтайско-Саянского, Амуро-Сахалинского и Северо-Притихоокеанского регионов (табл. 3). В последнем он встречается только на

Таблица 3. Распространение и относительное обилие грибов рода *Trichaptum* в разных регионах азиатской части России: количество находок, шт./относительное обилие, %

Физико-географическая страна, регион (находок, шт.)	Виды			
	1	2	3	4
Урал (54)	8/14.8	14/25.9	29/53.7	3/9.4
Западная Сибирь (104)	25/24.0	17/16.3	44/42.3	18/56.3
Центральная Сибирь (31)	5/16.1	12/38.8	9/29.0	5/15.6
Забайкалье и Прибайкалье (18)	2/11.1	2/11.1	13/72.2	1/3.1
Алтайско-Саянская (38)	9/23.7	3/7.9	22 /57.9	4/12.5
Амуро-Сахалинская (15)	5/33.3	3 /20.0	6 /40.0	–
Северо-Притихоокеанская (17)	4/23.6	1/5.8	12 /70.6	1/ 3.1
Азиатская часть России в целом	58/20.9	52/18.8	135/48.7	32/11.6

Примечание. 1 – *T. abietinum*; 2 – *T. biforme*; 3 – *T. fuscoviolaceum*; 4 – *T. laricinum*; прочерк – вид не обнаружен.

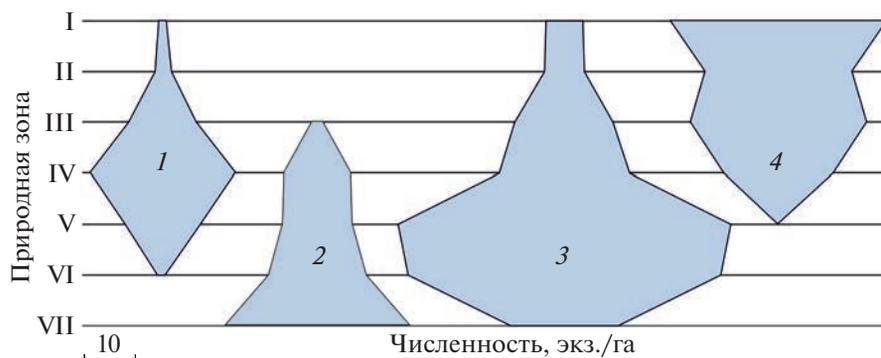


Рис. 6. Широтная динамика численности *T. abietinum* (1), *T. biforme* (2), *T. fuscoviolaceum* (3), *T. laricinum* (4) в Западной Сибири: I – лесотундра, II – предлесотундровые редколесья, III – северная тайга, IV – средняя тайга, V – южная тайга, VI – подтайга, VII – лесостепь (Mukhin, 1993).

полуострове Камчатка, а в Магаданской обл., по нашим, а также данным Sazanova (2009), отсутствует. К исключительно редким для Центральной и Северной Якутии (Центральная Сибирь) видам трутовых грибов его относит Parmasto (1977). Однако, по нашим данным, полученным через четверть века после работ Э. Пармасто, Центральная Якутия – один из тех регионов, где *T. biforme* отличается относительно высоким обилием (табл. 3).

Относительное обилие *T. laricinum* в среднем около 10% и в Северной Азии он встречается в 5 раз реже, чем *T. fuscoviolaceum* и 2 раза, чем *T. abietinum* и *T. biforme*. Более половины всех его находок приходится на Западную Сибирь, а в сборах из всех других регионов Северной Азии он представлен единичными находками (табл. 3). Наши оценки обилия *T. laricinum* в Центральной Якутии (Центральная Сибирь) и в Магаданской обл. (Северо-Притихоокеанский регион) расходятся с таковыми Parmasto (1977), Mikhaleva (1993), Sazanova (2009), которые характеризуют его как обычный для этих регионов вид. В Амуро-Сахалинском регионе *T. laricinum* нами не обнаружен, и это подтверждает данные М.А. Бондарцевой (Bondartseva, 1989), согласно которым на Дальнем Востоке этот вид не встречается.

Помимо отмеченных особенностей регионального распространения, каждый из четырех рассматриваемых видов, как было показано нами на примере Западной Сибири, имеет значительные и, как мы считаем, видоспецифичные паттерны широтного распространения (рис. 6). В соответствии с ними, *T. fuscoviolaceum* мы относим к полизональным бореально-лесостепным, *T. laricinum* – бореально-гипоарктическим, *T. abietinum* – бореальным, а *T. biforme* – бореально-лесостепным видам ксилотрофных грибов (Mukhin, 1993).

Экология

Как показывают материалы табл. 4, в Северной Азии грибы рода *Trichaptum* встречаются на дре-

весных остатках как хвойных (*Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*), так и лиственных (*Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*) деревьев. Однако преимущественно (в 78% случаев) в трофических спектрах грибов данного таксона преобладают древесные остатки хвойных, лиственная древесина в них представлена в основном *Betula* (19%), единично – *Alnus*, *Populus*, *Salix*.

Для каждого из видов рода характерен свой особый в качественном и количественном отношении спектр используемых им в качестве трофического ресурса древесных остатков. Наиболее сильно по этим характеристикам отличается *T. biforme*: его трофический спектр наиболее узкий и включает древесные остатки *Betula* и *Alnus*. У *T. laricinum* в трофическом спектре присутствуют только древесина *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*. Основу трофических спектров *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* также составляют хвойные древесные остатки, но в них присутствует и лиственный древесный дебрис. Последнее особенно выражено у *T. fuscoviolaceum*, трофический спектр которого наиболее широкий и включает как хвойную (*Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*), так и лиственную (*Betula*, *Alnus*, *Populus*, *Salix*) древесину.

В пределах трофического спектра у каждого из видов есть древесные остатки, на которых они чаще всего встречаются – трофические преферендумы. Так, *T. abietinum* преимущественно развивается на древесных остатках *Picea* (54% находок), *T. biforme* – *Betula* (96% находок), *T. laricinum* – *Larix* (56% находок), а *T. fuscoviolaceum* с одинаковой частотой (22–27%) встречается на древесных остатках *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus* (табл. 4). Трофические спектры и преферендумы *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum* в Северной Азии близки или соответствуют таковым в Европе, и это говорит об их устойчивости и видовой специфичности.

Наиболее полно в количественном выражении эколого-трофические особенности рассматриваемой группы грибов характеризуют ширина и перекрывание их трофических ниш. Самая узкая,

Таблица 4. Трофические спектры и преферендумы (выделены жирным шрифтом) грибов рода *Trichaptum* в азиатской части России: относительная встречаемость, %

Древесные остатки (находок, шт.)	Виды			
	1	2	3	4
<i>Abies</i> (42)	17.2 (*)	—	23.0 (*)	3.1 (*)
<i>Alnus</i> (4)	— (*)	3.8	1.5	—
<i>Betula</i> (53)	1.7 (*)	96.2 (**)	1.5 (*)	—
<i>Larix</i> (57)	5.2 (*)	—	26.7 (*)	56.2 (*)
<i>Picea</i> (72)	53.5 (**)	—	23.0 (*)	31.3 (*)
<i>Pinus</i> (46)	22.4 (*)	—	22.1 (**)	9.4 (*)
<i>Populus</i> (2)	— (*)	— (*)	1.5 (*)	—
<i>Salix</i> (1)	—	—	0.7	— (*)

Примечание. 1 — *T. abietinum*; 2 — *T. biforme*; 3 — *T. fuscoviolaceum*; 4 — *T. laricinum*; (*) — древесные остатки, на которых гриб отмечен и (**) преимущественно встречается в Европе (по: Jülich, 1984; Ryvarden, Gibertson, 1994; Hansen, Knudsen, 1997).

практически минимально возможная, трофическая ниша у *T. biforme*: $B = 1.09$. Она не перекрывается или перекрывается крайне слабо с трофическими нишами других видов рода: $Ojk = 0-0.03$. В 3–5 раз более широкие трофические ниши у *T. abietinum*, *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum* и они существенно (на 70–80%) перекрываются (табл. 4). Коэффициент перекрывания ниш, как известно, является показателем возможной интенсивности межвидовой конкуренции (Levins, 1968; MacArthur, 1972; Vandermeer, 1972; Pianka, 1973). Соответственно этому, высокий уровень конкуренции за трофические ресурсы можно предполагать между *T. abietinum*, *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum*, входящих в “*Polyporus abietinus*-complex” (Burnett, 1983), и отсутствие таковой между ними и *T. biforme*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Северной Азии род *Trichaptum* представлен четырьмя широко распространенными симпатрическими видами (*T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum*) и одним редким дальневосточным видом *T. quercinum*. Они отличаются уровнем филогенетической дивергенции, паттернами географического распространения, видоспецифичными трофическими спектрами и преферендумами. Ареалы *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum* охватывают Урал, Сибирь и Дальний Восток, а *T. laricinum* — Урал и Сибирь. Наиболее обычным, массовым для Северной Азии является *T. fuscoviolaceum* — эвритрофный вид, одинаково успешно развивающийся на древесине всех видов хвойных и встречающийся на лиственной древесине. *T. abietinum*, *T. laricinum* не только более редкие, но и более специализированные, нежели *T. fuscoviolaceum* в трофическом отношении виды, однако трофические ниши всех трех

видов существенно перекрываются и это позволяет предполагать активную между ними конкуренцию за трофические ресурсы. *T. biforme* — существенно обособленный в экологическом отношении вид с узкой, не перекрывающейся с другими видами рода трофической нишей.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00970).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barsukova T.N.* Xylotrophic basidiomycetes of the Altai State Reserve. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1998. V. 32 (5). P. 11–17 (in Russ.).
- Barsukova T.N.* Addition to the flora of xylotrophic basidiomycetes of the Altai State Reserve. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1999. V. 33 (5). P. 319–321 (in Russ.).
- Bolshakov S.Yu., Volobuev S.V., Ezhov O.N. et al.* Aphyllophoroid fungi of the European part of Russia: an annotated list of species. S.Yu. Bolshakov, S.V. Volobuev (eds.). SPbETU “LETI”, SPb., 2022 (in Russ.).
- Bondartsev A.S.* Polypore fungi of the European part of the USSR and the Caucasus. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1953 (in Russ.).
- Bondartseva M.A.* Definitorium fungorum Rossiae. Ordo *Aphyllophorales*. Fasc. 2. Familiae *Albatrellaceae*, *Aporpiaceae*, *Boletopsidaceae*, *Bondarzewiaceae*, *Corticaceae* (genera tubuliferae), *Fistulinaceae*, *Ganodermataceae*, *Lachnocladiaceae* (genus tubiliferus), *Phaeolaceae*, *Polyporaceae* (genera tubuliferae), *Poriaceae*, *Rigidopora*. Nauka, SPb., 1998 (in Russ.).
- Bondartseva M.A.* To the flora of tinder fungi of Siberia. 1. Tinder fungi of Altai. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 1973. V. 10. P. 127–133 (in Russ.).
- Bondartseva M.A.* To the flora of tinder fungi of Siberia. 2. Tinder fungi of the Irkutsk region. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 1975. V. 12. P. 192–196 (in Russ.).

- Bondartseva M.A., Uranchimeg G.* Aphylloroid fungi of the Khentei region of Mongolia. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy.* 1993. V. 29. P. 41–44 (in Russ.).
- Burnett J.H.* Speciation in fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1983. V. 81 (1). P. 1–14.
- Chelysheva L.P.* The most important wood-decaying fungi in the drying spruce forests of Northern Sikhote-Alin. *Trudy Dalnevostochnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva.* 1965. № 7. P. 345–355 (in Russ.).
- Dai Y.C.* Changbai wood-rotting fungi. 7. A checklist of the polypores. *Fung. Sci.* 1996. V. 11 (3, 4). P. 79–105.
- Farr D.F., Bills G.F., Chamuris G.P. et al.* Fungi on plants and plant products in the United States. St. Paul, Minnesota, The American Phytopathological Society (APS) Press, 1989.
- Gardes M., Bruns T.D.* ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology.* 1993. V. 2 (2). P. 113–118.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x>
- Gilbertson R.L., Ryvar den L.* North American Polypores, vol. 2: *Megasporia–Wrightoporia.* Oslo, Fungiflora A/S, 1987.
- Hansen L., Knudsen H.* Nordic macromycetes. Vol. 3. Heterobasidioid, aphylloroid and gastromycetoid basidiomycetes. Copenhagen, Nordsvamp, 1997.
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2023. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 23.03.2023.
- Jülich W.* Kleine Kryptogamenflora. Band IIb/1. Basidiomyceten 1. Teil. Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. Jena, VEB Gustav Fisher Verlag, 1984.
- Kauserud H., Schumacher T.* Ribosomal DNA variation, recombination and inheritance in the basidiomycete *Trichaptum abietinum*: implications for reticulate evolution. *Heredity (Edinb).* 2003. V. 91 (2). P. 163–172.
- Kimura M.* A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution.* 1980. V. 16. P. 111–120.
- Ko K.S., Hong S.G., Jung H.S.* Phylogenetic analysis of *Trichaptum* based on nuclear 18S, 5.8S and ITS ribosomal DNA sequences. *Mycologia.* 1997. V. 89 (5). P. 727–734.
<https://doi.org/10.2307/3761129>
- Kolesnikov B.P., Lyubarsky L.V.* Wood-decaying fungi of the Eastern slopes of the middle Sikhote-Alin. *Trudy Sikhote-Alinskogo gosudarstvennogo zapovednika.* 1963. № 3. P. 59–70 (in Russ.).
- Kotiranta H., Shiryaev A.G., Spirin V.* Aphylloroid fungi (Basidiomycota) of Tuva Republic, southern Siberia, Russia. *Folia Cryptog. Estonica.* 2016. Fasc. 53. P. 51–64.
<https://doi.org/10.12697/fce.2016.53.07>
- Kumar S., Stecher G., Tamura K.* MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molec. Biol. Evol.* 2016. V. 33 (7). P. 1870–1874.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Levins R.* Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, 1968.
- MacArthur R.H.* Geographical ecology: Patterns in the distribution of Species. New York, Harper and Row, 1972.
- Mikhaleva L.G.* Preliminary materials for the study of wood-decaying aphylloroid fungi in Yakutia. *Mikologiya i fitopatologiya.* 1993. V. 27 (5). P. 16–25 (in Russ.).
- Mukhin V., Nepriakhin I.* The genus *Trichaptum* in the Asian part of Russia. Occurrence dataset accessed via GBIF.org on 2022-08-17.
<https://doi.org/10.15468/g9uf65>
- Mukhin V.A.* Biota of xylotrophic basidiomycetes of the West Siberian Plain. Ural publishing company “Nauka”, Ekaterinburg, 1993 (in Russ.).
- Mukhin V.A., Kotiranta H.* Wood-decaying fungi of northernmost forests in river Khatanga basin. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2001. V. 35 (5). P. 41–47.
- Mukhin V.A., Ushakova N.V.* Geoelemental composition of xylotrophic polypore fungi in Central Yakutia. In: Flora and vegetation of the cryolithozone. Part 1. Flora of permafrost: Materials of scientific and practical conference. Yakutsk, 2003, pp. 90–105 (in Russ.).
- Nei M., Kumar S.* Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, N.Y., 2000.
- Nilsson R.H., Kristiansson E., Ryberg M. et al.* Intraspecific ITS variability in the kingdom *Fungi* as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification. *Evolutionary Bioinformatics.* 2008. V. 4. P. 193–201.
- Nizovtsev V.A., Marchenko N.A., Prokhorov B.B.* Physical-geographical natural zoning. Great Russian Encyclopedia: site [Electronic resource]. 2004–2017. www.old.bigenc.ru/geography/text/11315 Accessed 18.04.2023 (in Russ.).
- Parmasto E.* Studies on Yakutian fungi. III. *Izvestiya Akademii nauk Estonskoy SSR.* 1977. P. 15–28.
- Parmasto E., Parmasto I.* Variation of basidiospores in the *Hymenomycetes* and its significance to their taxonomy. *Bibi. Mycol.* 1987. V. 115. P. 1–168.
- Pianka E.R.* The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1973. V. 4. P. 53–74.
- Porter T.M., Golding G.* Factors that affect large subunit ribosomal DNA amplicon sequencing studies of fungal communities: Classification method, primer choice, and error. *PLoS One.* 2012. 7 (4). e35749.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035749>
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-Del Barrio J.C. et al.* DnaSP 6: DNA Sequence polymorphism analysis of large datasets. *Mol. Biol. Evol.* 2017. V. 34 (12). P. 3299–3302.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Ryvar den L., Gilbertson R.L.* European polypores. V. 7. Pt 2: *Meruliopsis – Tyromyces.* Fungiflora, Oslo, 1994.
- Sazanova N.A.* Macromycetes of the Magadan region. North-Eastern Scientific Center FEB RAS, Magadan, 2009 (in Russ.).
- Seierstad K.S., Fossdal R., Miettinen O. et al.* Contrasting genetic structuring in the closely related basidiomycetes *Trichaptum abietinum* and *Trichaptum fuscoviolaceum* (*Hymenochaetales*). *Fungal Biol.* V. 125 (4). 2021. P. 269–275.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2020.11.001>
- Tolmachev A.I.* Introduction to plant geography. Publishing house of LSU, Leningrad, 1974 (in Russ.).

- Vandermeer J.H. Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1972. V. 3. P. 107–132.
- Vasák J., Vlasák J.Jr. *Trichaptum* (Basidiomycota) in tropical America: a sequence study. *Mycosphere.* 2017. V. 8 (6). P. 1217–1227.
<https://doi.org/10.5943/MYCOSPHERE/8/6/8>
- Vasilyeva L.N., Nazarova M.M. Fungi of the station “Snow Valley”. In: Components of biogeocoenoses of tundra-forests of the Northern Sea of Okhotsk. Vladivostok, DVNTs AN SSSR, 1977. P. 57–61 (in Russ.).
- Vladykina V.D., Mukhin V.A., Badalyan S.M. *Daedaleopsis* genus in Siberia and the Far East of Russia. In: III Russian National Conference “Information Technology in Biodiversity Research”, vol. 2: Proceedings. Ekaterinburg, 2020. P. 17–26.
- Барсукова Т.Н. (Barsukova) Ксилотрофные базидиомицеты Алтайского государственного заповедника // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. № 5. С. 11–17.
- Барсукова Т.Н. (Barsukova) Дополнение к флоре ксилотрофных базидиомицетов Алтайского государственного заповедника // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. № 5. С. 319–321.
- Большаков С.Ю., Волобуев С.В., Ежов О.Н. и др. (Bolshakov et al.) Афиллофороидные грибы европейской части России: аннотированный список видов. С.Ю. Большаков, С.В. Волобуев (отв. ред.) СПб.: Изд-во СПбЭТУ “ЛЭТИ”, 2022. 578 с.
- Бондарцев А.С. (Bondartsev) Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) К флоре трутовых грибов Сибири. 1. Трутовики Алтая // Новости систематики низших растений. 1973. Т. 10. С. 127–133.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) К флоре трутовых грибов Сибири. 2. Трутовики Иркутской области // Новости систематики низших растений. 1975. С. 192–196.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Бондарцева М.А., Уранчимэг Г. (Bondartseva, Uranchimeg) Афиллофоровые грибы Хэнтэйского района Монголии // Новости систематики низших растений. 1993. Т. 29. С. 41–44.
- Васильева Л.Н., Назарова М.М. (Vasilyeva, Nazarova) Грибы стационара “Снежная долина”. Компоненты биогеоценозов тундролесий Северного Охотоморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 57–61.
- Колесников Б.П., Любарский Л.В. (Kolesnikov, Lyubarsky) Дереворазрушающие грибы Восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня // Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника. 1963. Вып. 3. С. 59–70.
- Михалева Л.Г. (Mikhaleva) Предварительные материалы к изучению дереворазрушающих афиллофоровых грибов Якутии // Микология и фитопатология. 1993. Т. 27. № 5. С. 16–25.
- Мухин В.А. (Mukhin) Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1993. 231 с.
- Мухин В.А., Ушакова Н.В. (Mukhin, Ushakova) Геоэлементный состав ксилотрофных трутовых грибов центральной Якутии. Флора и растительность криолитозоны. Ч. 1. Флора криолитозоны: Мат-лы научно-практической конф. Якутск, ЯФ ГУ “Изд-во СО РАН”, 2003. С. 90–105.
- Низовцев В.А., Марченко Н.А., Прохоров Б.Б. (Nizovtsev et al.) Физико-географическое (природное) районирование. Большая Российская энциклопедия: сайт [Электронный ресурс]. 2004–2017. www.old.bigenc.ru/geography/text/11315. Просмотрено 18.04.2023.
- Сазанова Н.А. (Sazanova) Макромицеты Магаданской области. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 197 с.
- Толмачев А.И. (Tolmachev) Введение в географию растений. Л., Изд-во ЛГУ, 1974. 124 с.
- Чельшева Л.П. (Chelysheva) Важнейшие дереворазрушающие грибы в усыхающих ельниках Северного Сихотэ-Алиня // Тр. ДальНИИЛХ. 1965. Вып. 7. С. 345–355.

The genus *Trichaptum* in North Asia

V. A. Mukhin^{a,b,#}, H. Knudsen^{c,###}, P. Corfixen^{c,####}, E. V. Zhuykova^{a,##},
I. O. Nepriakhin^{a,#####}, and D. K. Diyarova^{a,#####}

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

^b*Ural Federal University, 620002 Ekaterinburg, Russia*

^c*Botanical Museum, 1123 Copenhagen, Denmark*

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

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

^{###}*e-mail: hknudsen23@outlook.dk*

^{####}*e-mail: peerc@snm.ku.dk*

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

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

It is shown that in North Asia (Urals, Siberia, Far East) the genus *Trichaptum* is represented by four widespread sympatric species (*Trichaptum abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum*) and *T. quercinum* found in the Far East. The geographic range of *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. biforme* cover the whole of North Asia, whereas *T. laricinum* is absent in the Far East. The revealed sympatric nature of species is based on their predominant use of wood various coniferous (*T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. laricinum*) and deciduous (*T. biforme*)

tree species. The widest trophic niche is in *T. fuscoviolaceum* and it overlaps by 70–80% with the niches of *T. abietinum*, *T. laricinum*. The narrowest trophic niche that does not overlap with other species of the genus is in *T. biforme*. The trophic spectra and preferences of all species in North Asia are close to those in Europe, and it shows stability and species specificity of these ecological characteristics. Phylogenetically, *T. abietinum* and *T. fuscoviolaceum* are the closest in ITS and LSU rDNA regions, while *T. biforme* and *T. laricinum* are strongly and equally distant from each other and from *T. abietinum* and *T. fuscoviolaceum*. During ITS and LSU clustering, the sequences are grouped in full accordance with the hymenophore structure of the fungi from which they were isolated; the same groups also include sequences of the corresponding fungi from Europe, China, and North America. This shows that in *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. laricinum*, the structure of the hymenophore is a good diagnostic species character, and also that their North Asian populations do not show significant differences from European and North American populations. A database on diversity, distribution, ecology of fungi of the genus *Trichaptum* in North Asia has been uploaded to GBIF for public access.

Keywords: Basidiomycota, biodiversity, distribution, ecology

МИКОБИОТА КНИГ В БИБЛИОТЕКАХ РОССИИ

© 2023 г. Е. А. Попихина^{1,*}, Е. С. Трепова^{1,**}, Т. Д. Великова^{1,***}, С. С. Хазова^{1,****}

¹Федеральный центр консервации библиотечных фондов, Российская национальная библиотека, 191069 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: popikhina@mail.ru

**e-mail: k.trepova@gmail.com

***e-mail: velikova@nlr.ru

****e-mail: seti_77@mail.ru

Поступила в редакцию 19.08.2022 г.

После доработки 01.12.2022 г.

Принята к публикации 21.12.2022 г.

Многочисленные исследования микроорганизмов, выделенных с поверхности объектов культурного наследия, в том числе библиотечных документов, регулярно проводятся в разных странах. С каждой коллекции книг в библиотеках изолируют определенный комплекс микромицетов, однако существуют виды, которые обнаруживаются постоянно. В 57 городах России, расположенных в семи федеральных округах (Северо-Западном, Центральном, Южном, Приволжском, Уральском, Сибирском, Дальневосточном) исследовали структуры сообществ микромицетов библиотечных документов. Выделено и идентифицировано 95 видов из 32 родов. Микобиота поверхности документов библиотек представлена отделами *Ascomycota*, на который приходится более 90% видового богатства, *Mucoromycota* – 3–9%, *Basidiomycota* – 3–4%. Семейство *Aspergillaceae* является лидирующим: на него приходилось от 48.5 до 67.3% всего видового богатства. Во всех регионах видовое разнообразие умеренное: индекс Шеннона варьировался от 2.7 до 3.3. Значения индекса видового богатства Макинтоша всюду были достаточно высокими (48–126), за исключением Уральского (15.3). Значения индексов доминирования Макинтоша (0.76–0.84) и Пиелоу (0.80–0.91) свидетельствовали о высоком уровне выровненности видов в микобиоте. Полученные величины характеризовали стабильность микобиоты документов в библиотеках различных регионов. С помощью расчета бинарных коэффициентов выявили значительное видовое сходство между регионами: коэффициент Жаккара составлял от 0.44 до 0.60; качественная мера сходства Сёрнсена – от 0.63 до 0.75; меры сходства Сёрнсена (количественная) – от 0.44 до 0.71, а Мориситы–Хорна – от 0.66 до 1.0. Группы доминантных видов в различных регионах достаточно схожи. Изучение экологического разнообразия микобиоты библиотечных документов позволило выявить умеренное видовое разнообразие и достаточную стабильность описываемого сообщества, установить высокую степень сходства таксономической структуры независимо от климатических условий обследуемых регионов и выявить типичных представителей изучаемой микобиоты. Космополиты с высокими значениями численности составили основное ядро микобиоты поверхности документов: *Alternaria alternata*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium cladosporioides*, *Mucor plumbeus* и *Penicillium aurantiogriseum*.

Ключевые слова: библиотеки, биоразнообразие, грибы, книги, культурное наследие, микобиота

DOI: 10.31857/S0026364823040098, **EDN:** VVAOYU

ВВЕДЕНИЕ

В мире хранится множество музейных, библиотечных и архивных коллекций, представляющих историческую и культурную ценность. Исследование микобиоты экспонатов и документов проводится с целью выявления и изучения микроорганизмов, представляющих опасность для материалов объектов культуры, и принятия мер для предотвращения или устранения их биоповреждения.

Многочисленные исследования микроорганизмов, выделенных с документов, проводятся в

разных странах, причем состав сообществ различен, хотя некоторые микромицеты обнаруживаются постоянно. В одной из первых монографий, посвященных повреждению бумаги, с книг выделено 288 видов микромицетов 167 родов (Nyuksha, 1994). В обзоре, охватывающем данные микробиологического обследования документов в 71 учреждении в 27 странах с 1997 по 2018 год, было выделено 580 видов из 207 родов грибов. С пергаменных переплетов выделено 299 видов грибов, принадлежащих к 100 родам, и 35 штаммов бактерий, принадлежащих к родам *Streptomyces*, *Bacillus*,

Pseudomonas, *Serratia* и др. (Barbara et al., 2009; Ciceroa et al., 2018; Zhang et al., 2022). При исследовании микробиоты 80 книг на пергамене, принадлежащих к пяти различным коллекциям, получено 230 изолятов микромицетов, принадлежащих к 42 видам из 22 родов. Наиболее часто встречались шесть видов – *Alternaria alternata*, *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium cladosporioides*, *Epicoccum nigrum*, *Penicillium citrinum*, *P. glabrum* и *P. spinulosum* (de Carvalho et al., 2016). Этими авторами сделан вывод, что более старые коллекции содержали большее количество микромицетов.

В области диагностики уникального культурного наследия используются традиционные методы культивирования и отбора проб наряду с инновационными технологиями. Развитие современных молекулярных методов способствует выявлению новых видов микроорганизмов, которые колонизируют библиотечные материалы. Например, с книг выделено 85 родов грибов, причем 80 родов выделены с бумаги, 29 – с пергамена. Молекулярными методами идентифицированы дополнительно 40 родов грибов с бумаги и 15 – с пергамена (Pinzari et al., 2021). С поверхности поврежденной книги XVI века выделены восемь видов: *Penicillium commune*, *P. chrysogenum*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium cladosporioides* и *C. herbarum*. С использованием молекулярных методов по базе данных EMBL (Ensemble Fungi) провели филогенетическую идентификацию еще семи видов грибов: *Aspergillus versicolor*, *A. nidulans* (*Emericella nidulans*), *Penicillium pinophilum*¹, *Epicoccum nigrum* и *Rhizopus oryzae*² (da Silva et al., 2006).

Не все микромицеты, изолированные с документов, вызывают биоповреждение. Наибольшую опасность представляют виды, продуцирующие ферменты протеазы, амилазы, целлюлазы, разрушающие кожу и пергамен, связующие бумагу и деревянные крышки переплетов. С поврежденных рукописей из библиотеки Медины Феса был выделен 31 вид микромицетов, девять из которых способны разлагать карбоксиметилцеллюлозу. Наиболее частыми видами были *Penicillium chrysogenum*, *Aspergillus niger*, *A. oryzae* и *Mucor racemosus* (El-Bergadi et al., 2014). Целлюлолитическая активность и присутствие на книгах свидетельствует об участии в повреждении бумаги *Aspergillus niger* и *Penicillium citrinum* (da Silva et al., 2006), *Aspergillus tubingensis*, *Penicillium crustosum* (Martins et al., 2018). Высокую амилитическую и целлюлолитическую активность проявляли *Aspergillus versicolor*, выделенный со старинных книг (da Silva et al., 2006) и *A. flavus* и *Penicillium brasilianum* с документов XX в. (Okpalanozie et al., 2018); *Penicillium pinophilum* продуцирует целлюлазы и глюкозидазы (Krogh et al., 2004).

¹ Современное название – *Talaromyces pinophilus*.

² Современное название – *Rhizopus arrhizus*.

Представители грибов, изолированных из одной и той же коллекции документов, имеющих сходные повреждения, бывают ограничены несколькими видами, например, четыре вида: *Aspergillus fumigatus*, *Mucor spinosus*³, *Phoma herbarum* и *Penicillium funiculosum*, причем *A. fumigatus* и *P. funiculosum*⁴ присутствовали почти на всех исследованных документах и были выделены как из черных, так и из розовых пигментных пятен на бумаге. С пергамена выделены виды родов *Mucor*, *Phoma* и *Penicillium* (Kraková et al., 2012). С поврежденных журналов 1970–1984 гг. изолировано шесть видов: *Aspergillus niger*, *A. tamari*, *A. flavus*, *Penicillium georgiense*, *P. citrinum* и *Trichoderma atroviride*, причем *Penicillium georgiense* никогда не ассоциировался с бумагой, а *Aspergillus tamari* предположительно участвовал в деградации чернил (Okpalanozie et al., 2018). Иногда с поврежденных книг выделяли два-три вида: *Cladosporium cladosporioides* и *Penicillium chrysogenum* – единственные виды поврежденных книг 1870 г. (Dunca, 2014); *Aspergillus fumigatus*, *A. pseudoglaucus* и *A. amstelodami* – Кодекса Алеппо XV в. (Zilbersteina, 2020). *A. versicolor*, *A. nidulans* (*Emericella nidulans*) и *Penicillium pinophilum*⁵ являются активными биодеструкторами, повреждая бумагу книг (Michaelsen et al., 2009).

Редкие виды осмофильных грибов, растущие только на средах с низкой активностью воды (aw 0.675) – *Eurotium halophilicum* и *Diploospora rosea* – выделены с поврежденных корешков книг (Pinzari et al., 2021), *Eurotium halophilicum* – с белых пятен переплетов, хранящихся на мобильных стеллажах (Montanari et al., 2012), *Aspergillus versicolor* – с книги XVI в. (aw < 8) (da Silva et al., 2006).

Кроме того, многие микромицеты рассматриваются как случайные контаминанты: *Debaryomyces hansenii* и *Botryotinia fuckeliana*⁶ (Michaelsen et al., 2009), *Chloridium minutum*⁷, *Cladosporium apiculatum*, *Chaetostilum fresenii*⁸, *Mucor flavus*, *Syncephalastrum racemosum* (Nyuksha, 1994), *Hypocrea lixii*⁹, *Aspergillus melleus*, *Schizophyllum commune* (El-Bergadi et al., 2014) и др.

Известно свыше 90 видов микромицетов, образующих пигменты при росте на бумаге (Nyuksha, 1994). Фиолетовые пятна образуются при росте *Aspergillus nidulans*, оранжевые – *Aspergillus versicolor* (Michaelsen et al., 2009), черные, розовые – *A. fumigatus*, *Penicillium funiculosum*¹⁰ (Michaelsen, 2009), желтые – *Aspergillus terreus*, *A. ochraceus* (El Monssef

³ Современное название – *Mucor plumbeus*.

⁴ Современное название – *Talaromyces funiculosus*.

⁵ Современное название – *Talaromyces pinophilus*.

⁶ Современное название – *Botrytis cinerea*.

⁷ Современное название – *Chaetosphaeria innumera*.

⁸ Современное название – *Helicostylum pulchrum*.

⁹ Современное название – *Trichoderma lixii*.

¹⁰ Современное название – *Talaromyces funiculosus*.

et al., 2016). *A. versicolor* выделяет розово-оранжевый пигмент (versicolorine), цвет которого соответствовал пятнам на листах бумаги, что свидетельствует о его участии в биоповреждении книги XVI в. (da Silva et al., 2006). Описание пигментов и тем более их химический состав встречается в статьях редко, как и данные о количестве микромицетов (в КОЕ/дм²) на поверхности документов.

Таким образом, наиболее распространенные контаминанты документов принадлежат к родам *Acremonium*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Chaetomium*, *Chrysosporium*, *Cladosporium*, *Epicoccum*, *Fusarium*, *Microsporium*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Trichoderma*, *Trichophyton* (Barbara et al., 2009; Michaelsen et al., 2009; Carvalho et al., 2016; El Monsséf et al., 2016; Pinheiro et al., 2019; Zhang et al., 2022). Наличие микроорганизмов на поврежденных участках книг в сочетании с выделением целлюлолитических штаммов, подтвержденных во многих исследованиях, убедительно указывает на то, что микромицеты представляют опасность для письменного наследия.

Цель данной работы – оценка видового богатства и таксономической структуры микромицетов, выделенных с документов библиотек различных регионов России, и выявление комплекса микромицетов, характерных для документов на бумаге независимо от региона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Количество микроорганизмов на поверхности документов определяли методом отпечатков с использованием влажных стерильных дисков фильтровальной бумаги или хлопковых тампонов (Velikova, Khosid, 1994; Velikova, Popikhina, 2018). Отбор проб проводили на питательную среду Чапека–Докса. Культивировали в течение 5–14 сут при $29 \pm 2^\circ\text{C}$.

Выделенные с поверхности документов микромицеты изолировали и идентифицировали на основании культурально-морфологических признаков при помощи световой микроскопии и общепринятой техники микроскопирования в проходящем свете в светлом поле при прямом освещении на микроскопах Olympus BX 53M и Leica DM2000, используя определители отечественных и зарубежных авторов (Raper, Thom, 1968; Arx, 1974; Raper, Fennel, 1977; Egorova, 1986; Sutton et al., 1997; Domsh et al., 2007). Наименования таксонов представлены в соответствии с электронной базой данных Index Fungorum (2022).

Наличие видов грибов на поверхности документов характеризовали показателем частоты встречаемости (Mirchink, 1976). Для анализа микобиоты использованы следующие таксономические показатели: пропорции видов в семействе (В/С), родов в семействе (Р/С), видов в роде (В/Р) и видов в классе (В/К). Микобиоты исследуемых сообществ анализировали при помощи индекса видового разнообразия Шеннона, индексов вы-

ровненности Пилоу и Макинтоша (D_{Mc}), индексов доминирования Симпсона и Бергера–Паркера и видового богатства Макинтоша (U) и Менхника. Сравнение видового состава микромицетов, выделенных с поверхности документов в разных регионах, проводили с помощью качественных коэффициентов сходства Жаккара и Сёренсена, и количественных – Сёренсена и Мориситы–Хорна (Leontyev, 2008; Maggugnan, 2013).

В работе представлены данные по микологическому состоянию областных и региональных библиотек России из 57 городов, расположенных в семи федеральных округах (ФО):

- из восьми городов Северо-Западного (СЗФО);
- из 11 городов Центрального (ЦФО);
- из шести городов Южного (ЮФО);
- из 11 городов Приволжского (ПФО);
- из Челябинска и Ханты-Мансийска, принадлежащих к Уральскому (УФО);
- из девяти городов Сибирского (СФО);
- из семи городов Дальневосточного (ДФФО).

Состав микобиоты документов в различных ФО России сравнивали с видовым составом микромицетов, выделенных с поверхности документов шести библиотек Санкт-Петербурга (СПб.).

При обследовании особое внимание обращали на состояние документов редких, краеведческих и национальных фондов. Пробы отбирали преимущественно с документов с затеками, следами пигментации, плесневыми налетами, фоксингами и с деструктурированной бумаги, но при этом стараясь получить данные о зараженности микромицетами фонда в целом.

Статистическая обработка результатов выполнена методами многомерной статистики в программах Microsoft Excel и Statistica Ultimate Academic 13.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Количество проб, отобранных с поверхности библиотечных документов, во всех регионах составило 1551, а общее количество идентифицированных изолятов – 1997. Всего выделено 95 видов из 32 родов (табл. 1).

Во всех ФО отмечено умеренное видовое разнообразие: от 23 до 46 видов, индекс Шеннона варьировал от 2.7 до 3.2. Наибольшее количество видов (50) выделено с документов библиотек Санкт-Петербурга, а индекс Шеннона в этом случае составил максимальное значение (3.3), что также косвенно свидетельствует о наибольшей стабильности данной микобиоты. В табл. 2 приведены значения рассчитанных индексов разнообразия для каждой из выборок микромицетов, выделенных с поверхности библиотечных документов. Значения индекса разнообразия Макинтоша (U),

Таблица 1. Видовой состав микромицетов, выделенных с поверхности документов

Виды микромицетов	СПб.	СЗФО	ЦФО	ЮФО	ПФО	УФО	СФО	ДВФО
<i>Acronium charticola</i> (Lindau) W. Gams								
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. brassicae</i> (Berk.) Sacc.	+	+	+					
<i>A. consortialis</i> (Thüm.) J. W. Groves et S. Hughes								
<i>A. tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire	+	+						
<i>Aspergillus ochraceus</i> G. Wilh.								
<i>A. amstelodami</i> (L. Mangin) Thom et Church				+				
<i>A. flavipes</i> (Bainier et. R. Sartory) Thom et Church				+				
<i>A. flavus</i> Link	+	+	+					
<i>A. fumigatus</i> Fresen.								
<i>A. nidulans</i> (Eidam) G. Winter								
<i>A. niger</i> Tiegh.	+	+	+					
<i>A. ochraceus</i> G. Wilh.								
<i>A. repens</i> (Corda) Sacc.	+	+	+					
<i>A. sclerotiorum</i> G.A. Huber								
<i>A. silvaticus</i> Fennell et Raper								
<i>A. sulphureus</i> (Fresen.) Thom et Church								
<i>A. sydowii</i> (Bainier et. Sartory) Thom et Church	+	+	+					
<i>A. terricola</i> Marchal et É.J. Marchal								
<i>A. ustus</i> (Bainier) Thom et. Church	+	+	+					
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tirab.	+	+	+					
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary et Löwenthal) G. Arnaud								
<i>Boeremia exigua</i> (Desm.) Aveskamp, Gruyter et Verkley		+						
<i>Botrytis cinerea</i> Pers.								
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze	+	+	+					
<i>Chrysosporium</i> sp.								
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	+	+	+					
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link								
<i>C. sphaerospermum</i> Penz.								
<i>Fusarium gibbosum</i> var. <i>acuminatum</i> (Ellis et Everh.) Bilal								
<i>F. incarnatum</i> (Desm.) Sacc.		+						
<i>F. roseum</i> Link								
<i>F. solani</i> (Mart.) Sacc.	+	+						
<i>F. sporotrichioides</i> Sherb.								

Таблица 1. Продолжение

Виды микромицетов	СПб.	СЗФО	ЦФО	ЮФО	ПФО	УФО	СФО	ДФФО
<i>Gamsiella stylospora</i> (Dixon-Stew.) Vandepol et Bonito			+					
<i>Geotrichum asteroides</i> (Castell.) Basgal	+						+	
<i>Hyalocylindrophora rosea</i> (Petch) Réblová et W. Gams							+	
<i>Microascus brevicaulis</i> S.P. Abbott	+				+			
<i>Mucor plumbeus</i> Bonord.		+	+					+
Муселиа sterilia светлоокрашенные								
Муселиа sterilia темноокрашенные								
<i>Neurospora sitophila</i> Shear et. B.O. Dodge			+		+			
<i>Ochroconis ishawytschae</i> (Doty et D.W. Slater) Kiril et Al-Achmed		+						
<i>Oospora lutea</i> Kamyschko			+		+			
<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier	+	+	+					
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	+	+	+					
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx	+	+	+					
<i>P. camemberti</i> Thom	+	+	+					
<i>P. canescens</i> Sopp	+		+					
<i>P. chrysogenum</i> Thom	+		+					
<i>P. commune</i> Thom	+		+					
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling			+					
<i>P. granulatum</i> Bainier	+		+					
<i>P. griseofulvum</i> Dierckx	+		+					
<i>P. herquei</i> Bainier et Sartory	+		+					
<i>P. hirsutum</i> Dierckx	+		+					
<i>P. janczewskii</i> K.W. Zalesky	+		+					
<i>P. jensenii</i> K.W. Zalesky	+		+					
<i>P. lanosocoeruleum</i> Thom Dierckx	+		+					
<i>P. lanosum</i> Westling	+		+					
<i>P. meleagrinum</i> Biourge	+		+					
<i>P. miczynskii</i> K.W. Zalesky	+		+					
<i>P. nalgiovense</i> Laxa	+		+					
<i>P. ochrochloron</i> Biourge	+		+					
<i>P. oxalicum</i> Currie et Thom	+		+					
<i>P. resticulosum</i> Birkinshaw, Raistrick et G. Sm.	+		+					
<i>P. roseopurpureum</i> Dierckx	+		+					
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	+	+	+					

Таблица 1. Окончание

Виды микромицетов	СПб.	СЗФО	ЦФО	ЮФО	ПФО	УФО	СФО	ДВФО
<i>P. solitum</i> Westling	+							+
<i>P. spinulosum</i> Thom	+							
<i>P. verrucosum</i> Dierckx	+							
<i>P. cycloporium</i> var. <i>echinulatum</i> Raper et Thom	+							
<i>P. janczewskii</i> K. W. Zalesky	+							
<i>Phanerodontia chrysosporium</i> (Burd.) Hjortstam et Ryvarden	+		+					
<i>Rectifusarium ventricosum</i> (Appel et Wollenw.) L. Lombard et Crous			+		+		+	+
<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill.	+	+						+
<i>Sarocladium strictum</i> (W. Gams) Summerb.				+				+
<i>Sporotrichum verticillatum</i> Spreng.								+
<i>Stachybotrys alternans</i> Bonord.	+							
<i>S. chartarum</i> (Ehrenb.) S. Hughes		+						
<i>Stemphylium botryosum</i> Wallr.							+	
<i>Talaromyces diversus</i> (Raper et Fennell) Samson, N. Yilmaz et Frisvad	+							
<i>T. funiculosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	+				+		+	
<i>T. purpureogenus</i> (Stoll) Samson, N. Yilmaz, Houbraeken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga et Frisvad	+		+		+		+	+
<i>T. variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	+	+						
<i>Torula expansa</i> (Kunze) Pers.							+	
<i>T. herbarum</i> (Pers.) Link		+			+	+	+	
<i>T. lucifuga</i> Oudem.	+							
<i>Trichocladium griseum</i> (Traaen) X. Wei Wang et Houbraeken								
<i>Trichoderma aureoviride</i> Rifai	+							
<i>T. koningii</i> Oudem.	+							
<i>T. viride</i> Pers.	+		+				+	+
<i>T. polysporum</i> (Link) Rifai	+		+		+		+	
<i>Trichosporiella cerebriiformis</i> (G.A. de Vries et Kleine-Natrop) W. Gams								
<i>Verticillium glaucum</i> Bonord.	+					+		

Таблица 2. Экологическое разнообразие микромицетов на поверхности библиотечных документов регионов России

Параметр	СПб.	СЗФО	ЦФО	ЮФО	ПФО	УФО	СФО	ДВФО
Общее количество изолятов (N)	205	205	516	260	233	57	163	261
Всего проб	165	165	375	217	195	39	155	146
Всего видов	34	34	46	29	30	23	33	39
Индекс Симпсона (D)	0.05	0.05	0.06	0.09	0.08	0.06	0.08	0.07
Индекс выровненности Пиелу (E)	0.88	0.88	0.83	0.80	0.82	0.91	0.81	0.82
Индекс Шеннона (H)	3.12	3.12	3.19	2.70	2.79	2.86	2.83	3.04
Индекс Макинтоша (U)	48.9	48.9	126.2	66.9	67.8	15.3	48.2	72.1
Индекс выравнивания Макинтоша (D_{Mc})	0.82	0.82	0.79	0.79	0.76	0.84	0.76	0.77
Индекс Бергера–Паркера	0.11	0.11	0.14	0.16	0.16	0.14	0.18	0.18
Индекс Менхиника	2.37	2.37	2.03	1.80	1.97	3.05	2.58	2.41

зависящего от количества видов и образцов в выборке, свидетельствуют о наибольшем богатстве видов в сообществе грибов, выделенных с документов в ЦФО (126.2), тогда как наименьшее видовое богатство (15.3) отмечено в сообществе грибов УФО, очевидно, из-за недостаточного количества данных, полученных в этом регионе. В микобиотах других регионов видовое богатство находилось в пределах от 48.2 до 72.1. Для нивелирования влияния различий объема выборок использовали индекс Менхиника, рассчитав который получили значительно меньший разброс видового богатства: от наибольшего (3.05) в библиотеках СФО до наименьшего (1.80) – в ЦФО, что свидетельствует о высоком видовом богатстве в микобиоте поверхности документов во всех регионах.

В каждой выборке уровень доминирования микромицетов невысок, что подтверждается как низкими значениями индекса доминирования Симпсона, который не превысил 0.1 ни в одном из округов, так и альтернативным индексом доминирования Бергера–Паркера. Последний индекс показывает степень доминирования самого обильного вида, и в нашем случае также имеет достаточно невысокие значения (от 0.13 до 0.18).

О высоком уровне выровненности видового состава свидетельствуют индексы Пиелу ($E = 0.80–0.91$) и Макинтоша ($D_{Mc} = 0.76–0.84$), причем на последний не влияет размер выборки. Наибольшая выровненность видов была у сообщества УФО ($E = 0.84$ и $D_{Mc} = 0.91$), где отмечено наименьшее количество значимых видов, что подтверждается самым низким значением индекса Макинтоша ($U = 15.3$). Полученные коэффициен-

ты свидетельствуют об отсутствии конкуренции видов в каждом сообществе микромицетов, выделенных с поверхности документов при обычных условиях хранения.

С одной стороны, индексы разнообразия характеризуют достаточно стабильную экосистему видов на поверхности библиотечных документов за счет сходных условий хранения: при обследовании в летне-осенний период температура окружающего воздуха была в диапазоне 20–25°C, а относительная влажность не превышала 50% (Velikova et al., 2017; Тгерова et al., 2011a, 2011b). Ввиду отсутствия в большинстве библиотек климатического оборудования, нормализация температурно-влажностного режима осуществляется путем проветривания, при этом грибы извне неизбежно попадают с потоками воздуха в хранилища и оседают на поверхности документов. Не все из них могут адаптироваться к достаточно специфическим условиям, то есть сохранять жизнеспособность на поверхности бумаги с низким содержанием капиллярной воды, доступной для потребления грибами, что подтверждено сравнением видового состава микобиоты воздушной среды и документов (Тгерова et al., 2011a).

На разнообразие микромицетов, обитающих на поверхности документов, климат региона влияет слабо, что можно увидеть по результатам факторного анализа методом ординации главных компонент (РСА). Матрица различия составлена из количества видов, индексов видового богатства, доминирования, выравнивания и разнообразия (табл. 2). Расхождение по первой оси описывает 43.6% варьирования, а по второй оси –

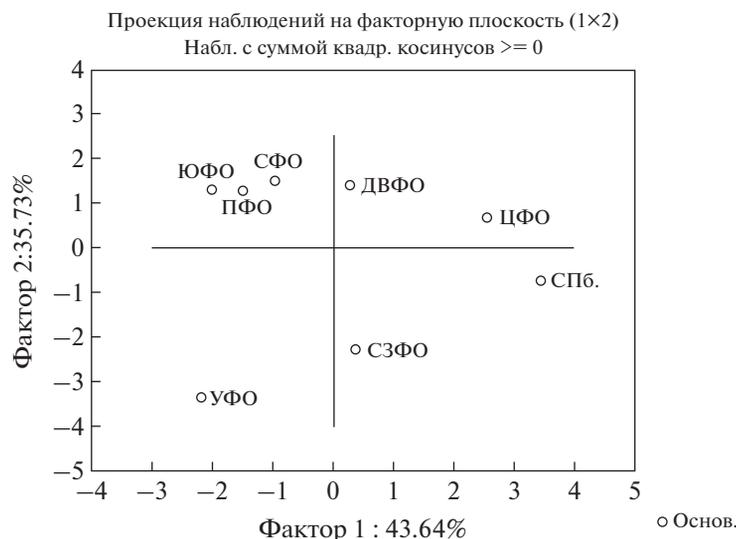


Рис. 1. Распределение комплексов микромицетов, выделенных с документов, в пространстве главных компонент.

35.7%. На долю остальных факторов пришлось 20.7% общей дисперсии, их в анализ не включили. Ординация полученных данных видовой разнообразия показывает четкое разделение микобиот на две обособленные группы (рис. 1): 1) ЦФО и СПб и 2) ЮФО, ПФО, СФО и ДВФО, за исключением находящихся в обособленном положении СЗФО и УФО. Регионы ЮФО и ПФО, обладающие сходным умеренно-континентальным климатом, хотя и попали в одну группу, но не объединены с регионами со схожим климатом (УФО и ЦФО). В то же время ЮФО и ПФО образовали один кластер с регионом СФО, расположенным в умеренном и субарктическом климатических поясах, и с ДВФО, для южной части которого характерен муссонный, а для северной – резко континентальный (Якутск) и субарктический климат, с чертами морского муссонного (Магадан).

Таксономическая структура микобиоты поверхности документов библиотек представлена тремя отделами: *Ascomycota*, который представляет более 90% видовой богатства, *Mucoromycota* – 3–9% и самый малочисленный отдел *Basidiomycota* – 3–4%, микромицеты из которого присутствовали только в трех обследованных округах – СФО, ДВФО и СПб.

Рассматривая таксономическую структуру микобиоты библиотечных документов в разных ФО России в среднем и в библиотеках СПб. в частности, выявлено, что соотношение видов в семействе (В/С) составляет 2.8 и 4.3 соответственно, родов в семействе (Р/С) – 1.4 и 1.3, видов в роде (В/Р) – 2.2 и 3.3, видов в классе (В/К) – 6.5 и 8.7 (табл. 3). Такие таксономические соотношения, как Р/С и В/Р в большинстве случаев стабильны и не меняются в зависимости от региона. Отсутству-

ет классическое увеличение количества видов в семействе с севера на юг. Большинство соотношений, рассчитанных для выборки микромицетов, выделенных с документов СПб., выше соотношений, полученных при обследовании региональных библиотечных фондов, что свидетельствует о более высоком таксономическом богатстве данной выборки.

Наиболее богаты по числу видов во всех библиотеках округов России (рис. 2) следующие классы грибов: *Eurotiomycetes*, *Sordariomycetes* и *Dothideomycetes*. Доля видов от общего числа у первых двух классов варьировалась в довольно узких интервалах: 51.5–60.9 и 12.8–20.7% соответственно, за исключением УФО, где видовой богатство класса *Sordariomycetes* не превышало 5.0%. Богатство класса *Dothideomycetes* варьировалось в более широком диапазоне: от 8.7 до 30.4% в зависимости от региона. Видовой богатство остальных классов не превышало 6.9%.

При сравнении видовой богатства грибов в библиотеках разных округов отмечены следующие особенности: наибольшее количество видов класса *Eurotiomycetes* (60.9% от общего числа) выделено в ЦФО, *Sordariomycetes* (20.7 и 19.6%) – в ЮФО и ЦФО соответственно, наиболее богатый класс *Dothideomycetes* был в УФО (30.4%), а классы *Leotiomycetes* и *Mucoromycetes* – в ЮФО (по 6.9%).

Среди микромицетов, выделенных с поверхности поврежденных документов в СПб., на класс *Eurotiomycetes* также приходится наибольшее количество видов, причем их количество больше, чем количество видов данного класса, выделенных в любом из округов России. Виды класса *Saccharomycetes* обнаружены исключительно с доку-

Таблица 3. Таксономические соотношения микобиоты поверхности документов

Таксономические соотношения микобиоты	СПб	СЗФО	ЦФО	ЮФО	ПФО	УФО	СФО	ДВФО
В/С	4.3	3.1	3.5	2.2	2.5	2.9	2.5	3.0
Р/С	1.3	1.4	1.3	1.2	1.3	2.3	1.2	1.3
В/Р	3.3	2.3	2.7	1.9	2.0	2.1	2.1	2.3
В/К	8.7	8.5	7.7	5.8	6.0	4.6	6.6	6.5

ментов СПб. и не встречались при обследовании библиотек в других округах.

Анализ таксономических групп выявил четыре ведущих семейства, виды которых встречались как во всех регионах России, так и в СПб. Подавляющим в спектре видового богатства было семейство *Aspergillaceae*, которое в зависимости от региона насчитывало от 48.5 до 67.3% всего видового богатства, богатство остальных семейств значительно скуднее. На втором месте, но с большим отрывом, находится семейство *Pleosporaceae*, включающее 4.3–10.0% видов, на третьем месте семейство *Cladosporiaceae* с 1.9–9.1% и на четвертом месте – семейство *Torulaceae*, насчитывающее от 1.9 до 8.7% всего видового богатства.

Микобиота некоторых регионов представлена семействами, характерными именно для этих регионов: представители *Didymellaceae* встречались исключительно в СЗФО, *Mortierellaceae* – в ЦФО, *Onygenaceae* – в ДВФО, *Dipodascaceae*, *Phanerochaetaceae* и *Plectosphaetrellaceae* – во время обследования библиотек СПб., но видовое богатство этих семейств невелико: на долю входящих в них видов приходилось всего от 1.9 до 3.8% от общего видового богатства. Представители редких семейств, обнаруженных в каждом регионе, не являются характерными видами для микобиоты поверхности документов.

В большинстве обследованных округов России у двух лидирующих родов *Penicillium* и *Aspergillus* из ведущего семейства *Aspergillaceae* соотношения видового богатства и степени доминирования близки к единице. На род *Penicillium* приходится 21.2–30.0% от общего числа видов, которые занимают от 20 до 34% суммарного количества изолятов, а на род *Aspergillus* – 16.7–26.5% видового богатства и от 23 до 31% общего количества изолятов. В ПФО род *Penicillium* преобладает над родом *Aspergillus* по сравнению с другими регионами значительно больше как по количеству видов (в два раза), так и изолятов (в 1.6 раза).

Сообщество микромицетов на поверхности документов библиотек СПб. имеет незначительные отличия: видовое богатство рода *Penicillium* составило 46% от общего числа видов, что в 1.5–2 раза

больше, чем в округах России; рода *Aspergillus* – 13.5%, что в 1.5 раза меньше. Степень доминирования видов по их численности для рода *Penicillium* составила 51.7%, что в 1.5–2.6 раза больше, чем на документах в библиотеках округов России; для рода *Aspergillus* – незначительно меньше – 21.2%. Видовое богатство и степень доминирования остальных родов во всех выборках варьировались от 2 до 10%.

Микромицеты, выделенные в библиотеках различных регионов, отличаются, поэтому их можно рассматривать как выборку из генеральной совокупности, а присутствующие различия отнести на счет пространственной и временной составляющей. Виды микромицетов *Alternaria alternata*, *A. consortialis*, *Aspergillus niger*, *A. ustus*, *A. versicolor*, *Cladosporium cladosporioides*, *Mucor plumbeus*, *Penicillium aurantiogriseum*, *P. commune*, *Torula herbarum*, хотя и встречались повсеместно, но не все из них можно отнести к характерным представителям микобиоты поверхности документов из-за невысоких значений частоты встречаемости. Методом кластерного анализа на основании частот встречаемости и численности видов грибов для каждого региона сформирован комплекс, состоящий только из характерных для него видов (в табл. 4 эти ячейки выделены серым цветом). Чаще всего в полученные комплексы входили *Aspergillus niger* и *Cladosporium cladosporioides*. Космополиты с высокими значениями численности составили основное ядро микобиоты поверхности документов: *Alternaria alternata*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium cladosporioides*, *Mucor plumbeus* и *Penicillium aurantiogriseum*.

Большинство видов в описываемых сообществах малочисленны: частоты встречаемости видов, не включенных в комплексы, составленные при помощи кластерного анализа, варьировались от 1.4 до 6.5%, в этом случае их относили к редким или, если не превышали 1.2%, – к случайным. Представители семейств, встречающихся только в одном из регионов (*Boeremia exigua*, *Chrysosporium* sp., *Gamsiella stylospora*, *Geotrichum asteroides*, *Phanerochaetia chrysosporium*, *Sporotrichum verticillatum*, *Verticillium glaucum*), также относились к случайным видам.

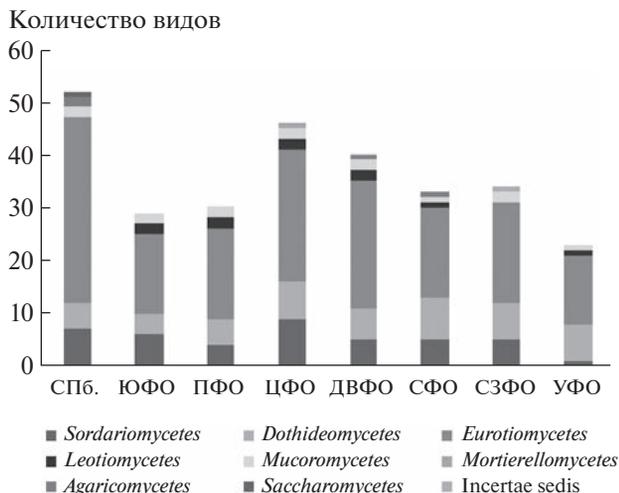


Рис. 2. Спектры наиболее крупных классов микромицетов, выделенных с документов.

Анализ и сравнение видового состава микромицетов, выделенных с поверхности документов библиотек регионов России и Санкт-Петербурга, позволил выявить особенности биологического разнообразия каждого отдельного исследуемого

региона и установить их сходство между собой с точки зрения видового состава или обилия видов.

Для анализа меры сходства микобиоты поверхности документов в библиотеках разных регионов между собой (β -разнообразии) использовали как бинарные коэффициенты, так и метрический коэффициент Мориситы–Хорна, так как значения мер разнообразия этих выборок отличались друг от друга. При сравнении с УФО из-за сильного различия объема выборки метрический коэффициент Мориситы–Хорна исключили из расчетов.

Рассчитав все коэффициенты для семи исследуемых федеральных округов, выявили достаточно высокое видовое сходство: коэффициент Жаккара составлял от 0.44 до 0.60; качественная мера сходства Сёренсена варьировалась от 0.63 до 0.75; количественная мера сходства Сёренсена – от 0.44 до 0.71, а Мориситы–Хорна – от 0.66 до 0.95.

Коэффициенты сходства, рассчитанные для сравнения микобиоты документов библиотек Санкт-Петербурга с микобиотой документов в регионах России, показали самую высокую степень различия. Минимальный коэффициент Жаккара был получен для пары СПб. и УФО (0.15), максимальный – для пары СПб. и ЦФО (0.34). Мера Сёренсена (количественные данные) показывают

Таблица 4. Представители микобиоты поверхности документов библиотек России

Виды микромицетов	Федеральные округа России							
	СПб.	СЗФО	ЦФО	ЮФО	ПФО	УФО	СФО	ДВФО
<i>Alternaria alternata</i>	0.4	9.7	10.9	19.4	6.2	7.7	9.0	6.2
<i>A. consortialis</i>	0.0	1.2	0.8	0.5	1.0	5.1	1.3	2.7
<i>Aspergillus flavus</i>	1.5	6.1	2.9	5.5	3.6	0.0	5.8	4.8
<i>A. niger</i>	14.7	12.1	18.9	18.0	18.5	10.3	14.2	24.7
<i>A. ustus</i>	2.7	4.8	4.8	1.4	1.5	2.6	2.6	5.5
<i>A. versicolor</i>	1.5	4.2	5.6	1.4	3.1	2.6	1.3	11.6
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	3.5	11.5	12.3	15.2	9.7	17.9	7.7	10.3
<i>C. herbarum</i>	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	15.4	0.6	2.1
<i>Mucor plumbeus</i>	0.4	4.8	6.9	7.4	9.7	2.6	10.3	10.3
<i>Paecilomyces variotii</i>	3.1	7.3	4.5	7.4	5.6	0.0	3.9	10.3
<i>Penicillium aurantiogriseum</i>	13.9	7.3	7.5	11.5	15.4	10.3	6.5	10.3
<i>P. canescens</i>	8.9	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7
<i>P. commune</i>	0.0	13.3	13.6	7.4	16.4	20.5	0.0	32.2
<i>Torula herbarum</i>	0.0	0.6	1.3	2.3	0.5	5.1	0.6	1.4

Примечание. Полужирным шрифтом выделены микроскопические грибы, отобранные в комплекс характерных представителей в результате кластерного анализа.

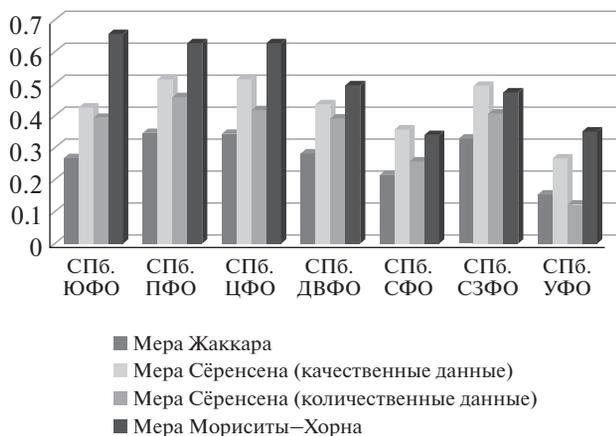


Рис. 3. Сравнение видового состава микромицетов, выделенных с документов в библиотеках Санкт-Петербурга, с микобиотой документов в различных регионах России.

высокую степень этого различия, тогда как для микобиоты поверхности документов библиотек некоторых регионов коэффициент Сёренсена (качественные данные) – уже большее сходство (рис. 3). Индекс Мориситы–Хорна имеет самые высокие значения сходства почти для всех сравниваемых регионов.

При вычислении индексов сходства учитывается только наличие или отсутствие вида в отобранных пробах. При этом как обнаружение одного изолята, так и большого количества изолятов интерпретируется одинаково, а виды, характерные для сообщества и случайные получают одинаковый статус. Для адекватного сравнения изучаемых комплексов микромицетов методом кластерного анализа использованы численность и частота встречаемости видов, что позволило объединить регионы со схожим составом микобиоты: на библиотечных документах даже географически отдаленных районов видовой состав микромицетов может быть однотипным. На основании этого проведено разделение на следующие кластеры: 1) ЦФО; 2) СПб.; 3) ЮФО, ПФО, и ДВФО и 4) СФО, СЗФО и УФО (рис. 4). Распределение регионов на группы по составу микобиоты поверхности документов, полученное методом кластерного анализа, и по ее разнообразию методом главных компонент, показывает сходство этих распределений и отсутствие влияния климата на формирование кластеров в обоих случаях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таксономическая структура сообщества микромицетов поверхности документов библиотек представлена в основном отделом *Ascomycota*, который представляет более 90% видового богат-

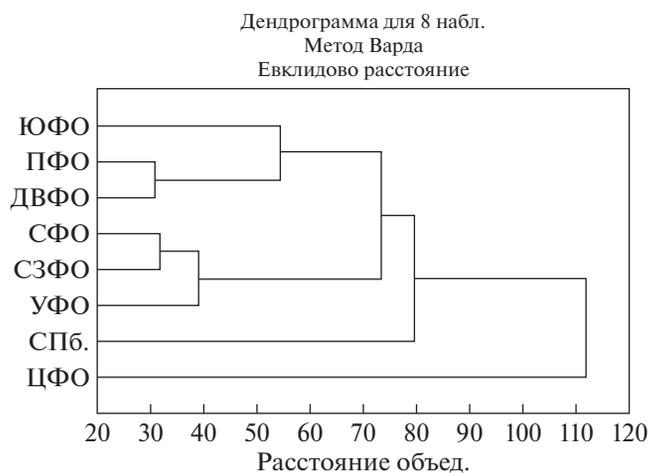


Рис. 4. Дендрограмма сходства комплексов микромицетов, выделенных с документов.

ства. Наиболее богатым по числу видов на поверхности документов во всех библиотеках округов России являлся класс *Eurotiomycetes*, подавляющим семейством – *Aspergillaceae*. Роды *Aspergillus* и *Penicillium* являются самыми многочисленными представителями изучаемой микобиоты. Анализ экологического разнообразия микобиоты библиотечных документов позволил продемонстрировать умеренное видовое разнообразие и достаточную стабильность описываемого сообщества, установить высокую степень сходства таксономической структуры независимо от климатических условий обследуемых регионов и выявить типичных представителей изучаемой микобиоты. Ядро микобиоты поверхности документов составляют виды *Alternaria alternata*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium cladosporioides*, *Mucor plumbeus* и *Penicillium aurantiogriseum*. Причина стабильности экосистемы – способность сохранять жизнеспособность у характерных для нее видов в условиях температурно-влажностного режима, сложившегося в книгохранилищах.

Обследования библиотек регионов выполнялось в рамках Национальной программы сохранения библиотечных фондов Российской Федерации (National program..., 2000) и Основных направлений развития деятельности по сохранению библиотечных фондов в Российской Федерации на 2011–2020 гг. (The main directions..., 2013). Обследования библиотек Санкт-Петербурга в 2021 г. выполнены при финансовой поддержке государства в лице Минобрнауки России, Соглашение № 075-15-2021-1053.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arx J.A.* The Genera of fungi. Sporulating in pure culture A.R. Gantner Verlag KG., Vaduz, 1974.
- Barbara B.* Fungi utilizing keratinous substrates. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2009. V. 63 (6). P. 631–653. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2009.02.006>
- Cicerio C., Pinzari F., Mercuri F.* 18th Century knowledge on microbial attacks on parchment: Analytical and historical evidence *Int. Biodeterior. Biodegradation*. V. 134. 2018. P. 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2018.08.007>
- de Carvalho H.P., Mesquita N., Trovao J. et al.* Diversity of fungal species in ancient parchments collections of the Archive of the University of Coimbra. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2016. V. 108. P. 57–66. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2015.12.001>
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.-H.* Compendium of soil fungi. IHV-Verlag, Echingn, 2007.
- Dunca S.I., Tanase C., Padurariu C. et al.* Study of the contaminating microbiota of old paper supports. *Eur. Sci. J. Special edn*. 2014. V. 3. P. 237–251.
- Egorova L.N.* Soil fungi of the Far East. Hyphomycetes. Leningrad: Sience, 1986 (in Russ.).
- El Monssef R.A.A., Hassan E.A., Ramadan E.M.* Production of laccase enzyme for their potential application to decolorize fungal pigments on aging paper and parchment. *Ann. Agric. Sci*. 2016. V. 61 (1). P. 145–154. <https://doi.org/10.1016/j.aos.2015.11.007>
- El-Bergadi F., Laachari F., Elabed S. et al.* Cellulolytic potential and filter paper activity of fungi isolated from ancient manuscripts from the Medina of Fez. *Ann. Microbiol*. 2014. V. 64. P. 815–822. <https://doi.org/10.1007/s13213-013-0718-6>
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2022. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 23.08.2022.
- Kraková L., Chovanová K., Selim S.A. et al.* A multiphasic approach for investigation of the microbial diversity and its biodegradative abilities in historical paper and parchment documents. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2012. V. 70. P. 117–125. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2012.01.011>
- Krogh K.B.R., Mørkeberg A., Jørgensen H. et al.* Screening genus *Penicillium* for producers of cellulolytic and xylanolytic enzymes. *Appl. Biochem. Biotechnol*. 2004. V. 114. P. 389–401. <https://doi.org/10.1385/ABAB:114:1-3:389>
- Leontyev D.V.* Floristic analysis in mycology. Kharkov, 2008 (in Russ.).
- Magurran A.E.* Measuring biological diversity. John Wiley et Sons, Hoboken, 2013.
- Martins C., Pereira C.S., Plechkova N.V. et al.* Mycobiota of silk-faced ancient Mogao Grottoes manuscripts belonging to the Stein collection in the British library *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2018. V. 134. P. 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2018.07.010>
- Michaelsen A., Pinar G., Montanari M. et al.* Biodeterioration and restoration of a 16th-century book using a combination of conventional and molecular techniques: A case study. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2009. V. 63. P. 161–168. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2008.08.007>
- Mirchink T.G.* Soil mycology. Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, Moscow, 1976 (in Russ.).
- Montanari M., Melloni V., Pinzari F. et al.* Fungal biodeterioration of historical library materials stored in Compact movable shelves. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2012. V. 75. P. 83–88. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2012.03.011>
- National Program for the Preservation of Library Collections of the Russian Federation. MK, Moscow, 2000 (in Russ.).
- Nyuksha Yu.P.* Biological deterioration of paper and books. Russian Academy of Science, SPb., 1994.
- Okpalanozie O.E., Adebuseyeb S.A., Troiano F. et al.* Assessment of indoor air environment of a Nigerian museum library and its biodeteriorated books using culture-dependent and independent techniques. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2018. V. 132. P. 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2018.03.003>
- Pinheiro A.C., Sequeira S., Macedo M.F.* Fungi in archives, libraries, and museums: a review on paper conservation and human health. *Critical Rev. Microbiol*. 2019. V. 45 (5–6). P. 686–700. <https://doi.org/10.1080/1040841X.2019.1690420>
- Pinzari F., Gutarowska B.* Extreme colonizers and rapid profiteers: The challenging world of microorganisms that attack paper and parchment In: *Microorganisms in the deterioration and preservation of cultural heritage*. Springer, Cham, 2021, pp. 79–113.
- Popikhina E.A., Khazova S.S., Velikova T.D.* Mycobiota of newspaper storages. *Problemy meditsinskoy mikologii*. 2018. V. 2. P. 105 (in Russ.).
- Raper K.B., Fennel D.I.* The genus *Aspergillus*. Robert E. Krieger Publishing Company, N.Y., 1977.
- Raper K.B., Thom C.* A manual of the *Penicillia*. Hafner Publishing Company, N.Y., 1968.
- da Silva M., Moraes A.M.L., Nishikawa M.M. et al.* Inactivation of fungi from deteriorated paper materials by radiation. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2006. V. 57 (3). P. 163–167. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2006.02.003>
- Sutton D., Fothergill A., Rinaldi M.* Guide to clinically significant fungi. Williams et Wilkins, Baltimore, 1997.
- The main directions of development of activities for the preservation of library collections in the Russian Federation for 2011–2020. *Mezhregionalnyy tsentr bibl. sotrudnichestva*, Moscow, 2013 (in Russ.).
- Trepova E.S., Goryaeva A.G., Popikhina E.A. et al.* Micromycetes in libraries of various regions of Russia. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2011. V. 45. №. 5. P. 427–435 (in Russ.).

- Trepova E.S., Mamaeva N.Yu., Shulenkova E.I. et al.* Monitoring conditions of document storage in the Russian National Library. *Trudy laboratorii konservatsii i restavratsii dokumentov SPF ARAN*. 2011. № 2. P. 65–72 (in Russ.).
- Velikova T.D., Khosid E.G.* Study of the microflora of the collections of the Russian National Library. In: Storage of exhibits in small sealed volumes: 3rd annual seminar on the problems of preventive conservation and storage of cultural property. SPb., 1994, pp. 61–62 (in Russ.).
- Velikova T.D., Goryaeva A.G., Trepova E.S.* Storage of rare books in the collections of Russian libraries: positive and negative aspects. In: Theory and practice of preservation of cultural monuments. V. 25. SPb., 2017 (in Russ.).
- Velikova T.D., Popikhina E.A.* Instructions for taking microbiological samples from surfaces in storage facilities. SPb., 2019. P. 73–79 (in Russ.).
- Zhang M., Hu Y., Liu J. et al.* Biodeterioration of collagen-based cultural relics: A review. *Fungal Biol. Rev.* 2022. V. 39. P. 46–59.
<https://doi.org/10.1016/j.fbr.2021.12.005>
- Zilbersteina G., Zilbersteina S., Maora U. et al.* Surface analysis of ancient parchments via the EVA film: The Aleppo Codex. *Anal. Biochem.* 2020. V. 604.
<https://doi.org/10.1016/j.ab.2020.113824>
- Великова Т.Д., Попихина Е.А. (Velikova, Popikhina)* Инструкция по отбору микробиологических проб с поверхностей в хранилищах // Лабораторные методики и технологические инструкции по практической консервации документов. СПб.: РНБ, 2019. С. 73–79.
- Великова Т.Д., Хосид Е.Г. (Velikova, Khosid)* Исследование микрофлоры фондов Российской национальной библиотеки // Хранение экспонатов в малых герметизированных объемах. Сб. докл. участников III ежегодного семинара по проблемам превентивной консервации и хранения культурных ценностей. СПб.: ГРМ, 1994. С. 61–62.
- Егорова Л.Н. (Egorova)* Почвенные грибы Дальнего Востока. Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 192 с.
- Леонтьев Д.В. (Leontyev)* Флористический анализ в микологии. Харьков, 2008. 108 с.
- Мирчинк Т.Г. (Mirchink)* Почвенная микология. Москва: Изд-во Московского ун-та, 1976. 205 с.
- Национальная программа сохранения библиотечных фондов Российской Федерации (National program). М.: МК, 2000. 77 с.
- Нюкша Ю.П. (Nyuksha)* Биологическое повреждение бумаги и книг. СПб.: БАН, 1994. 233 с.
- Основные направления развития деятельности по сохранению библиотечных фондов в Российской Федерации на 2011–2020 гг. (Main directions) М.: Межрегиональный центр библиотечного сотрудничества, 2013. 36 с.
- Попихина Е.А., Хазова С.С., Великова Т.Д. (Popikhina, Khazova)* Микобиота хранилищ газет // Проблемы медицинской микологии. 2018. Т. 2. С. 105.
- Третьякова Е.С., Горяева А.Г., Попихина Е.А. и др. (Trepova et al.)* Микробиоты в библиотеках различных регионов России // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 5. С. 427–435.
- Третьякова Е.С., Мамаева Н.Ю., Шуленкова Е.И. и др. (Trepova et al.)* Мониторинг условий хранения документов в Российской национальной библиотеке // Труды Лаборатории консервации и реставрации документов СПФ АРАН. № 2. СПб.: Изд. “Реликвия (реставрация, консервация, музей)”, 2011. С. 65–72.

Mycobiota of the Library's Books in Russia

E. A. Popikhina^{a,#}, E. S. Trepova^{a,##}, T. D. Velikova^{a,###}, and S. S. Khazova^{a,####}

^a*Federal Document Conservation Center. The National Library of Russia, St.-Peterburg, Russia*

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

^{##}*e-mail: k.trepova@gmail.com*

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

^{####}*e-mail: seti_77@mail.ru*

Numerous studies of microorganisms isolated from the surface of cultural heritage objects, including library documents, are regularly carried out in different countries. Although the micromycetes composition in each case varies, some species are constantly isolated. The structure of micromycetes communities inhabiting library documents was studied in 57 cities of Russia located in seven federal districts (Northwestern, Central, Southern, Volga, Ural, Siberian, Far Eastern). Micromycetes of 95 species from 32 genera were isolated and identified. The mycobiota of the library documents represented by *Ascomycota* occupies more than 90% of the species richness, *Mucoromycota* – 3–9%, *Basidiomycota* – 3–4%. The *Aspergillaceae* family was the leading one: it accounted for

48.5–67.3% of the total species richness. In all regions, species diversity is moderate: the Shannon index ranged from 2.7 to 3.3. The McIntosh species richness index is sufficiently high everywhere (48.2–126.2), except the Ural (15.3). The McIntosh dominance indices (0.759–0.843) and Pielow (0.80–0.91) indicate a high level of species evenness in the mycobiota. The obtained values demonstrate the stability of the documents' mycobiota in libraries from different regions. Significant species similarity between the districts was revealed by calculation of binary coefficients: the Jaccard coefficient was from 0.44 to 0.60; the Sørensen's qualitative measure of similarity was from 0.63 to 0.75; the quantitative similarity measure of Sørensen was from 0.44 to 0.71, and Morisita–Horn was from 0.66 to 1.0. Groups of dominant species in different regions are quite similar. The study of the ecological diversity of librarian books mycobiota demonstrates moderate diversity and sufficient stability of the community. A high degree of similarity of taxonomic structures was established regardless of the climatic conditions of the regions. Cosmopolitans characterized by high frequency of occurrence formed the major core of the library's book mycobiota: *Alternaria alternata*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium cladosporioides*, *Mucor plumbeus* and *Penicillium aurantiogriseum*.

Keywords: biodiversity, books, cultural heritage, fungi, libraries, mycobiota

УДК 582.28 : 581.95

NEW SPECIES OF MACROMYCETES FOR REGIONS OF THE RUSSIAN FAR EAST. 4

© 2023. Yu. A. Rebriev^{1,*}, A. V. Bogacheva^{2,**}, N. V. Bukharova^{2,***}, E. A. Erofeeva^{3,****},
V. I. Kapitonov^{4,*****}, N. A. Kochunova^{5,*****}, E. S. Popov^{6,*****}, N. V. Psurtseva^{6,*****},
N. A. Sazanova^{7,*****}, and A. G. Shiryaev^{8,*****}

¹Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 344006 Rostov-on-Don, Russia

²Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
690022 Vladivostok, Russia

³Institute for Complex Analysis of Regional Problems of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
679016 Birobidzhan, Russia

⁴Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 626152 Tobolsk, Russia

⁵Amur Branch of Botanical Garden-Institute of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
675000 Blagoveshensk, Russia

⁶Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 St. Petersburg, Russia

⁷Institute of Biological Problems of the North of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, 685000 Magadan, Russia

⁸Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 620144 Ekaterinburg, Russia

*e-mail: rebriev@yandex.ru

**e-mail: anya.bogachewa@yandex.ru

***e-mail: nadya808080@mail.ru

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

*****e-mail: kapitonovvi@tobscience.ru

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

*****e-mail: epopov@binran.ru

*****e-mail: nadyapsu@binran.ru

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

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

Received March 10, 2023; revised April 14, 2023; accepted May 7, 2023

The paper continues a series of publications devoted to the new finds of macrofungi (*Ascomycota*, *Basidiomycota*) in regions of the Russian Far East. A total of 77 species of macromycetes are reported for the first time from 7 administrative units of the Russian Far East: Amur Oblast, Jewish Autonomous Oblast, Magadan Oblast, Sakhalin Oblast, Kamchatka Krai, Khabarovsk Krai and Primorskiy Krai. 13 species are reported as the first records for the Russian Far East, and 4 (*Calycina subtilis*, *Cistella fugiens*, *Lachnum roridum* and *Lasiobelonium horridulum*) are new for Russia. For some of the rare species, notes are given about the main differences in morphology and ecology, about the features of distribution. The identification of *Jahnporus brachiatus* is confirmed by molecular genetic data, and this specimen was isolated into pure culture. The material was deposited in ABGI, LE, MAG, SVER, TOB, VLA herbaria as well as in the Yu. Rebriev (YuR) and A. Shiryaev (Shiryaev) personal collections.

Keywords: *Ascomycota*, *Basidiomycota*, biodiversity, fungal distribution, rare species, Russia

DOI: 10.31857/S0026364823040104, **EDN:** VVGAQB

INTRODUCTION

The paper is a third in the series of publications devoted to the new finds of macrofungi in the regions of the Russian Far East (Rebriev et al., 2020, 2021, 2022b). The data contained in these publications are deposited on the GBIF resource (Rebriev et al., 2022a, 2023a, b).

Each annotated record provides details about specimen ecology and collection information: locality, habitat, substrate, specimen herbarium numbers, col-

lectors and identifiers as well as notes on rarity and peculiar features of some species.

MATERIALS AND METHODS

Material was collected and identified by Anna V. Bogacheva (abbreviated as AB), Nadezhda V. Bukharova (NB), Elena A. Erofeeva (EE), Vladimir I. Kapitonov (VK), Natalia A. Kochunova (NK), Eugene S. Popov

(EP), Nadezhda V. Psurtseva (NP), Yury A. Rebriev (YuR), Nina A. Sazanova (NS), Anton G. Shiryaev (AS) and others, as indicated in the text. If the specimen was collected and determined by the same specialist, such notes as “coll. and det.” are omitted in the text. The coordinates may be indicated less accurately for samples with incomplete data on the label. The taxa names are actualized in accordance with the Index Fungorum database (2023).

The identification was carried out mainly by morphological methods. One species, *Jahnporus brachiatatus*, is confirmed by molecular genetic method, and this specimen was isolated into pure culture and preserved in the Komarov Botanical Institute Basidiomycetes Culture Collection (LE-BIN). The material was accessioned in ABGI (Blagoveshchensk), LE F (Saint Petersburg), MAG (Magadan), SVER (Ekaterinburg), TOB (Tobolsk), VLA (Vladivostok) herbaria, as well as in the A. Shiryaev and Yu. Rebriev (YuR) personal collections.

The novelty of finding the species in the region was assessed on the analysis of numerous publications. The main source of information for agaricoid and boletoid taxa is a cumulative checklist summarized the majority of published data on the distribution of agaricoid and boletoid fungi in Russia since 1824 (Bolshakov et al., 2021). One else important source of information about species finds is Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org>).

RESULTS

Ascomycota

Helotiales

Albotricha acutipila (P. Karst.) Raitv. – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Nikolaevskiy District, valley of Kady river, 51.85°N, 140.78°E, broad-leaved forest, on dead stems of *Poa* sp., 02.08.2005, AB (VLA D-3209).

Notes: On the mainland of the Russian Far East, this species was found for the first time, before that it was recorded only on the territory of the Sakhalin region (Raitviir, 1991; Bogacheva, 2012).

A. albotestacea (Desm.) Raitv. – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Ulchskiy District, valley of Salasu river, 51.15°N, 138.88°E, broad-leaved forest, on dead stems of *Poa* sp., 08.07.2005, AB (VLA D-3196).

Amicodisca virella (P. Karst.) Huhtinen – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Ulchskiy District, valley of Yai river, 51.24°N, 139.82°E, broad-leaved forest, on dead wood of *Quercus mongolica*, 30.07.2005, AB (VLA D-3670).

Calycina subtilis (Fr.) Baral – new for Russia.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Sovetsko-Gavanskiy District, Botcha Nature Reserve, 48.1037°N,

139.1781°E, *Abies* sp. forest, floodplain of the stream Teply, on fallen needles of *Abies* sp., 12.06.2021, AB (VLA D-4542); *Prymorskiy Krai:* Shkotovskiy District, upper reaches of the Steclyanuha river, 43.20°N, 132.28°E, floodplain forest, on leaves of *Populus* sp., 11.06.2017, AB (VLA D-4106).

Cistella fugiens (W. Phillips) Matheis – new for Russia.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Nikolaevskiy District, valley of Kady river, 51.85°N, 140.78°E, broad-leaved forest, on dead wood of *Salix* sp., 02.08.2005, AB (VLA D-3676); Sovetsko-Gavanskiy District, Botcha Nature Reserve, valley of Mulpa river, 48.10°N, 139.17°E, floodplain *Salix* spp. forest, on leaves of *Spiraea* sp., 19.08.2017, AB (VLA D-4104).

Dasyscyphella nivea (R. Hedw.) Raitv. – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Nikolaevskiy District, valley of Chernaya river, 51.89°N, 141.08°E, broad-leaved forest, on dead wood of *Fraxinus* sp., 03.08.2005, AB (VLA D-3681).

Hyaloscypha herbarum Velen. – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Nikolaevskiy District, valley of Muty river, 50.55°N, 140.06°E, broad-leaved forest, on leaves of *Salix* sp., 02.08.2005, AB (VLA D-3683).

Lachnum caricis (Desm.) Höhn. – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Ulchskiy District, valley of Yai river, 51.24°N, 139.82°E, broad-leaved forest, on dead leaves of *Carex* sp., 02.08.2005, AB (VLA D-3223).

L. nudipes (Fuckel) Nannf. – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Ulchskiy District, valley of Yai river, 51.24°N, 139.82°E, broad-leaved forest, on stems of *Apiaceae*, 30.07.2005, AB (VLA D-3188).

Notes: On the mainland of the Russian Far East, this species was found for the first time, before that it was recorded only on the territory of the Sakhalin region (Bogacheva, 2012).

L. rhytmatis (W. Phillips) Nannf. – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Ulchskiy District, valley of Yai river, 51.24°N, 139.82°E, broad-leaved forest, on dead wood of *Abies* sp., 30.07.2005, AB (VLA D-3206).

Notes: On the mainland of the Russian Far East, this species was found for the first time, before that it was recorded only on the territory of the Sakhalin region (Bogacheva, 2012).

L. roridum (Wallr.) Rehm – new for Russia.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Ulchskiy District, valley of Yai river, 51.24°N, 139.82°E, broad-leaved forest, on stems of *Rubus* sp., 31.07.2005, AB (VLA D-3201).

L. sesleriae (Svrček) Baral – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Nikolaevskiy District, valley of Kady river, 51.85°N, 140.78°E, broad-leaved forest, on dead stems of *Poa* sp., 02.08.2005, AB (VLA D-3215); Nikolaevskiy District, valley of Chernaya river, 51.89°N, 141.08°E, broad-leaved forest, on dead branches of *Calamagrostis* sp., 03.08.2005, AB (VLA D-D-3175).

Notes: On the mainland of the Russian Far East, this species was found for the first time, before that it was recorded only on the territory of the Sakhalin region (Bogacheva, 2012).

Lasiobelonium horridulum (Desm.) Dougloud – new for Russia.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai*: Ulchskiy District, valley of Yai river, 51.24°N, 139.82°E, broad-leaved forest, on dead stems of *Poa* sp., 30.07.2005, AB (VLA D-3187, D-3178, D-3217).

Psilachnum inquilinum (P. Karst.) Dennis – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai*: Nikolaevskiy District, valley of Kady river, 51.85°N, 140.78°E, broad-leaved forest, on dead stems of *Equisetum* sp., 03.08.2005, AB (VLA D-3697); Ulchskiy District, valley of Yai river, 51.24°N, 139.82°E, broad-leaved forest, on dead stems of *Equisetum* sp., 30.07.2005, AB (VLA D-3696, D-3656).

Hypocreales

Hydropisphaera peziza (Tode) Dumort. – new for Russian Far East.

Specimen examined: *Kamchatka Krai*: Bystrinskiy District, Bystrinskiy Nature Park, vicinity of Esso village, riverbank near the bridge across the Bystraya river, 55.9242°N, 158.7154°E, floodplain *Populus* sp. and *Chosenia* sp. forest, on rotten wood of *Populus maximowiczii*, 11.08.2005, EP (LE 235767).

Xylariales

Hypomontagnella submonticulosa (Y.M. Ju et J.D. Rogers) Sir, L. Wendt et C. Lamb. – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Primorskiy Krai*: Shkotovskiy District, Ussuriskiy Nature Reserve, Suvorovskoye forestry, valley of the Suvorovka river near the Peishula ranger station, 43.6382°N, 132.5542°E, riverine broad-leaved forest, on wood of a snag of *Fraxinus* sp., 20.08.2020, EP (LE 324263).

Notes: Two Russian records of *H. submonticulosa* were previously known from North Ossetia–Alania (Cherepanov, 1989, as *Hypoxylon investiens* (Schwein.) M.A. Curtis) and Rostov Oblast (Akulov et al., 2008). This is the first record of this species from Asiatic part of Russia.

Hypoxylon cyanescens Hai X. Ma, Lar.N. Vassiljeva et Yu Li – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai*: Nanayskiy District, Anyuyskiy National Park, mouth of Solomi brook, 49.3576°N, 137.5585°E, broad-leaved forest, on dead branches of a hardwood, 08.06.2010, coll. EE, det. Lar. Vasilyeva (LE 324176).

Notes: A rare species reported previously from Amur Oblast and Primorskiy Krai (Vasilyeva et al., 2013).

Basidiomycota

Agaricales

Amanita battarrae (Boud.) Bon – new for Jewish Autonomous Oblast and for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast*: Birobidzhanskiy District, 17th km of Birshosse road, 48.6976°N,

132.7989°E, broad-leaved forest, on soil, 03.08.2013, EE (VLA M-24257); Smidovichskiy District, Cluster Zabelovskoye lake, 48.4332°N, 134.2224°E, deciduous forest, on soil, 04.08.2015, EE (VLA M-24740); *Khabarovsk Krai*: Nanayskiy District, Anyuyskiy National Park, 55th km of Lidoga – Vanino road, 49.4672°N, 137.5998°E, broad-leaved with *Pinus koraiensis* forest, on soil, 21.08.2014, EE (VLA M-24611).

Notes: This species was previously pointed as *A. ceciliae* (Erofeeva, Bulakh, 2015b; Erofeeva, Bulakh, 2016; Erofeeva et al., 2019).

A. olivaceogrisea Kalamees – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Magadan Oblast*: Olskiy District, Zavyalov Island, right bank of the Malaya Rechka stream, 59.0750°N, 150.6463°E, forest with *Betula lanata* and *Duschekia fruticosa*, on soil, 13–16.08.2019, NS (MAG 5788, MAG 5669).

Notes: The species is typical for subalpine alder-birch forests of Europe (Funga Nordica, 2012). Morphologically similar to variable *A. vaginata*. The defining difference is the dominance of spherocysts rather than hyphae in the universal veil.

Arrhenia auriscalpium (Fr.) Fr. – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Magadan Oblast*: Olskiy District, Zavyalov Island, western steep slope of Rassvet Bay, 59.0807°N, 150.6368°E, rocky seaside slope with fragments of herbs, on dense soil with small green mosses, 26.07.2021, coll. E. Zheludeva, det. NS (MAG 5806; fig. 1a).

A. obscurata (D.A. Reid) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Magadan Oblast*: Olskiy District, mouth of the Ola River, 59.5631°N, 151.2769°E, silty-sandy wet area with *Rhodiola integrifolia* and *Carex* spp., on soil with small mosses, 29.05.2022, coll. O. Mochalova, det. NS (MAG 5880).

A. velutipes (P.D. Orton) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Magadan Oblast*: Olskiy District, Spafaryev Island, northern part, 59.1510°N, 149.0032°E, tundra above the lighthouse, on bare ground under *Salix sphenophylla*, 20.07.2013, NS (MAG 3971).

Bogbodia uda (Pers.) Redhead – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai*: Verkhnebureinskiy District, upper reaches of Samyr river, 52.2571°N, 134.2887°E, *Picea* sp.-dominated forest with *Pinus pumila* and *Larix dahurica*, on dead wood and litter, 31.08.2013, coll. EE, det. E. Bulakh (VLA M-24296).

Chromosera cyanophylla (Fr.) Redhead, Ammirati et Norvell – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai*: Nanayskiy District, Anyuyskiy National Park, valley of Anyui river, middle part, 49.3750°N, 137.7117°E, mixed forest, on litter, 14.09.2012, EE (VLA M-24434; fig. 1b).

Notes: This species was previously pointed as *Chrysomphalina chrysophylla* (Erofeeva, Bulakh, 2015a).

Clavulinopsis umbrinella (Sacc.) Corner – new for Kamchatka Krai.



Fig. 1. Fruiting bodies of some rare species of macromycetes: a – *Arrhenia auriscalpium* MAG 5806 (photo by N. Sazanova); b – *Chromosera cyanophylla* VLA M-24434 (photo by E. Erofeeva); c – *Entocybe turbida* VLA M-24307 (photo by E. Erofeeva); d – *Lignomyces vetlinianus* ABGI 1292/157446 (photo by N. Kochunova); e – *Jahnporus brachiatus* LE F-347957 (photo by N. Psurtseva); f – *Russula pascua* MAG 5843 (photo by N. Sazanova).

Specimens examined: *Kamchatka Krai*: Petropavlovskiy District, Khalakhtyrsky beech, 10 km east of Petropavlovsk city, 52.9997°N, 158.8610°E, meadow, on litter, 08.09.2015, AS (Shiryayev 1489-15).

Clitocybe metachroa (Fr.) P. Kumm. – new for Magadan Oblast.

Specimens examined: *Magadan Oblast*: vicinity of Magadan city, Nagaevskaya hill, 59.5664°N, 150.7412°E, thickets of *Duschekia fruticosa*, roadside, on soil, 18.08.2022, NS (MAG 5907); Olskiy District, Magadan Nature Reserve, Kava-Chelomdzhinskiy section, cordon Moldot, 60.0183°N, 148.0362°E, mixed *Larix-Betula* forest, on the litter-covered soil, 22.08.2017, NS (MAG 5062).

Cortinarius trivialis J.E. Lange – new for Jewish Autonomous Oblast.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast*: Bastak Nature Reserve, Dubovaya Sopka hill, 48.9066°N, 132.8747°E, mixed forest, on soil, 15.09.2022, EE (VLA M-27836).

Entocybe turbida (Fr.) T.J. Baroni, V. Hofst. et Largent – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai*: Verkhnebureinskiy District, upper reaches of Samyr river, 52.2571°N, 134.2887°E, bog with *Larix* sp., *Pinus pumila* and shrub *Betula* spp., among green moss and sphagnum, 30.08.2013, coll. EE, det. E. Bulakh (VLA M-24307; fig. 1c).

Hygrophorus speciosus Peck – new for Jewish Autonomous Oblast.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast:* Bastak Nature Reserve, valley of Bastak river, 49.0250°N, 133.0293°E, boggy *Abies* sp.-dominated forest with *Pinus koraiensis* and *Larix* sp., on soil, 12.09.2022, EE (VLA M-27833).

Lignomyces vetlinianus (Domański) R.H. Petersen et Zmitr. – new for Amur Oblast and for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Amur Oblast:* Selezhdzhinskiy District, Nora Nature Reserve, vicinity of cordon Antonovskaya, 52.8362°N, 130.1155°E, mixed forest, on dead trunk of *Populus tremula*, 18.07.2019, NK (ABGI 1292/157446; fig. 1d); *Khabarovsk Krai:* Komsomolskiy District, Komsomolsk Nature Reserve, valley of Zolotoy brook, 50.8797°N, 137.4492°E, mixed forest, on wood of *Populus tremula*, 02.09.1985, E. Bulakh (VLA M-781); Verkhnebureinskiy District, Bureya Nature Reserve, bank of Bureya river near cordon “Strelka”, 51.6430°N, 134.2569°E, *Populus suaveolens* forest, on log of *P. suaveolens*, 23.07.2008, coll. EE, det. E. Bulakh (VLA M-21921); Nanayskiy District, Anyuyskiy National Park, middle part of Anyui river, southern slope of the hill, 49.3784°N, 137.7168°E, mixed forest, on dead trunk of deciduous tree, 25.08.2010, coll. EE, det. E. Bulakh (VLA M-22885).

Notes: The specimens VLA M-21921 and VLA M-22885 were pointed as *Lentinus martianoffianus* in Bulakh et al., 2010 and in Erofeeva, Bulakh, 2015a, respectively.

Limacellopsis guttata (Pers.) Zhu L. Yang, Q. Cai et Y.Y. Cui – new for Jewish Autonomous Oblast and for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast:* Bastak Nature Reserve, Dubovaya Sopka hill, 48.9771°N, 132.8909°E, deciduous forest, on soil covered by a thick layer of litter, 15.09.2022, EE (VLA M-27969); *Khabarovsk Krai:* Amurskiy District, left bank of Tunguska river, 48.5978°N, 134.6922°E, *Quercus mongolica*-dominated forest, on soil, 07.09.2017, EE (VLA M-27975).

Mallochybe agardhii (N. Lund) Matheny et Esteve-Rav. – new for Magadan Oblast.

Specimens examined: *Magadan Oblast:* Tenkinskiy District, Orotuk station, upper part of Kolyma river, 62.0582°N, 148.6044°E, steppe slope with thyme, on soil, 25.07.2011, NS (MAG 3265).

Pholiota lundbergii Jacobsson – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Magadan Oblast:* Magadan city, Oktyabrskaya street, 59.5620°N, 150.7823°E, sports ground of school No. 21, on compacted soil, 08.09.1998, NS (MAG 1133); *ibid.*, 31.08.2000, NS (MAG 1788); Magadan city, microdistrict Nagaevo, 59.5613°N, 150.7853°E, wasteland, on soil, 02.09.2006, NS (MAG 1791); Magadan city, Portovaya street 18, 59.5648°N, 150.7843°E, lawn around the Institute of Biological Problems of the North, on soil, 30.08.2002, NS (MAG 1798); *ibid.*, 03.09.2002, NS (MAG 1799); Magadan city, Gorky proezd, 59.5653°N, 150.8085°E, square, on soil, 03.09.1998, coll. K. Regel, det. NS, (MAG 1134); Magadan city, microdistrict Pioneerniy, 59.6182°N, 150.8060°E, road to garden, on soil, 23.08.2006, coll. V. Ulyanova, det. NS, (MAG 1789); Olskiy District,

Armanskiy pass, 59.6973°N, 150.3858°E, dirt road side, on pebble-sandy soil, 27.09.2019, NS (MAG 5190).

Pleurocybella porrigens (Pers.) Singer – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Sovetsko-Gavanskiy District, Botcha Nature Reserve, Solonchakovyy brook, 48.3052°N, 139.5781°E, coniferous forest with *Picea* sp., *Abies* sp., on fallen trunk of *Abies* sp., 24.08.2008, E. Bulakh (VLA M-21670); Verkhnebureinskiy District, Bureya Nature Reserve, bank of Bureya river near cordon “Strelka”, 51.6430°N, 134.2569°E, mixed forest, on fallen trunk of *Abies* sp., 11.06.2008, coll. EE, det. E. Bulakh (VLA M-21909).

Notes: The specimen VLA M-21670 was pointed as *Tapinella panuoides* (Bulakh, 2013), and the specimen VLA M-21909 was pointed as *Cheimonophyllum candidissimum* (Bulakh et al., 2010).

Pluteus rangifer Justo, E.F. Malysheva et Bulyonk. – new for Magadan Oblast.

Specimens examined: *Magadan Oblast:* vicinity of Magadan city, Novaya Veselaya, valley of Kedrovyy Klyuch brook, 59.5228°N, 150.8977°E, anthropogenic site, on soil with rotten wood of *Dushekia fruticosa* and *Betula lanata*, 06.08.2018, NS (MAG 5700).

Porodisculus pendulus (Fr.) Murrill – new for Amur Oblast.

Specimens examined: *Amur Oblast:* Tambovskiy district, near the village of Muravyovka, Muravyovskiy Nature Park, 49.8729°N, 127.7038°E, *Quercus*-dominated forest, on dead trunk of *Quercus mongolica*, 05.06.2020, NK (ABGI 1451/156107).

Porotheleum fimbriatum (Pers.) Fr. – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: *Sakhalin Oblast:* Kunashir Island, vicinities of Tretyakovo village, 43.9938 °N, 145.6611°E, *Abies-Picea* forest, on dead wood, 28.08.2016, coll. E. Bulakh, det. NB (VLA M- 25227).

Schizophyllum commune Fr. – new for Magadan Oblast.

Specimens examined: *Magadan Oblast:* Olskiy District, Spafaryev Island, Bering Bay, 59.1520°N, 149.0086°E, light-house territory, stack of timber imported from Primorye, on dead wood of *Betula* sp., 25.07.2013, NS (MAG 3970).

Strobilurus stephanocystis (Kühner et Romagn. ex Hora) Singer – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai:* Verkhnebureinskiy District, Chegdomyn town, park, 51.1317°N, 133.0411°E, lawn, on litter, 01.05.2009, coll. EE, det. E. Bulakh (VLA M-27639); *Amur Oblast:* Svobodnenskiy District, vicinity of Yukhta-3 village, 51.4825°N, 128.1524°E, *Pinus sylvestris*-dominated mixed forest with *Betula platyphylla*, on soil (buried pinecones?) under *Pinus sylvestris*, 30.05.2022, VK (TOB 1760877).

Tricholoma frondosae Kalamees et Shchukin – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast:* Obluchenskiy District, 10 km north-east from Bira town, local hill, 49.0675°N, 132.5575°E, *Quercus mongolica*-dominated forest with *Populus tremula*, *Pinus koraiensis* and *Betula* spp., on soil, 10.09.2016, EE (VLA M-26880).

Auriculariales

Heteroradulum kmetii (Bres.) Spirin et Malysheva – new for Amur Oblast.

Specimens examined: *Amur Oblast*: Selemdzhinskiy district, Nora Nature Reserve, vicinity of cordon Meun, 52.9691°N, 130.1228°E, forest with dominance of *Populus* sp., *Picea* sp., on dead wood of *Populus* sp., 08.07.2020, NK (ABGI 2058/156114).

Boletales

Boletinus glandulosus Peck – new for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai*: Vaninskiy District, vicinities of Oktyabrskiy town, 49.0489°N, 140.2674°E, coniferous forest with *Picea* sp., *Abies* sp., on soil under *Abies nephrolepis*, 28.08.1973, E. Bulakh (VLA M-7745); Sovetsko-Gavanskiy District, Botcha Nature Reserve, Solonchakovyy brook, 48.3052°N, 139.5781°E, coniferous forest with *Picea* sp., *Abies nephrolepis*, on soil under *A. nephrolepis*, 21.08.2008, E. Bulakh (VLA M-21396); *ibid.*, coniferous forest with *Picea* sp., *Abies nephrolepis*, on soil under *A. nephrolepis*, 06.08.2007, E. Bulakh (VLA M-21425); *ibid.*, *Abies nephrolepis*-dominated forest, on soil under *A. nephrolepis*, 19.06.2008, E. Bulakh (VLA M-21397).

Notes: Specimens from Botcha Nature Reserve were pointed as *Suillus tridentinus* (Bres.) Singer (Bulakh, 2013).

B. spectabilis (Peck) Murrill – new for Jewish Autonomous Oblast.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast*: Bastak Nature Reserve, valley of Bastak river, 49.0250°N, 133.0293°E, *Larix* sp.-dominated forest with *Pinus koraiensis*, on soil, 12.09.2022, EE (VLA M-27834).

Boletus paluster Peck – new for Jewish Autonomous Oblast.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast*: Bastak Nature Reserve, valley of Bastak river, 49.0250°N, 133.0293°E, mixed forest, on buried wood among green moss, 12.09.2022, EE (VLA M-27835).

Notes: Morphologically and ecologically similar *Suillus ochraceo-seus* (Snell) Singer differs quite distinctly in the field by its hymenophore with angular pores only up to 2–3 mm wide and relatively somewhat thicker stipe (Zvyagina et al., 2022).

Scleroderma furfuraceum Rebriev et Zvyagina – new for Khabarovsk Krai and for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: *Khabarovsk Krai*: Bolshekhehtsirskiy Nature Reserve, Bykov River valley, 48.27°N, 134.83°E, broad-leaved forest, on soil, 19.08.1983, coll. E. Bulakh, det. YuR (VLA M-21144); Komsomolsk Nature Reserve, Siu-Taru brook basin, 50.82°N, 137.53°E, mixed forest, on soil, 20.08.1985, coll. E. Bulakh, det. YuR (VLA M-21110); *Sakhalin Oblast*: Yuzhno-Kurilsky Urban Okrug, Kunashir Island, vicinity of Tretyakovo village, 43.99°N, 145.64°E, on humified wood, 28.08.2016, coll. E. Bulakh, det. YuR (VLA M-25607); Kunashir Island, Golovnin volcano, 43.84°N, 145.50°E, on soil, 29.08.2016, coll. E. Bulakh, det. YuR (VLA M-25615).

Notes: The specimen VLA M-21144 was pointed as *S. citrinum* Pers. (Bau et al., 2011).

S. venenatum Y.Z. Zhang, C.Y. Sun et Hai J. Li – new for Amur Oblast, for Sakhalin Oblast and for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Amur Oblast*: Blagoveshchenskiy District, Mukhinskiy Nature Park, 38 km north of Blagoveshchensk city, 50.68°N, 127.65°E, mixed forest, on soil, 11.08.2001, coll. NK, det. YuR (VLA M-18263); *Sakhalin Oblast*: Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsk city, Botanical Garden, 46.94°N, 142.76°E, on soil, 18.08.2016, coll. E. Bulakh, det. YuR (YuR 4020); Yuzhno-Kurilsky Urban Okrug, Kunashir Island, vicinity of Tretyakovo village, slope by the hot brook, 43.99°N, 145.64°E, on soil, 28.08.2016, coll. E. Bulakh, det. YuR (VLA M-25614); *ibid.*, 28.08.2017, coll. E. Bulakh, det. YuR (YuR 4019); *Khabarovsk Krai*: Bolshekhehtsirskiy Nature Reserve, vicinity of Korfovskiy settlement, 48.23°N, 135.09°E, coniferous forest with *Abies* sp., *Picea* sp., on soil, 20.08.1985, coll. E. Bulakh, det. YuR (VLA M-21141).

Suillus punctipes (Peck) Singer – new for Jewish Autonomous Oblast.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast*: Bastak Nature Reserve, Dubovaya Sopka hill, 48.9665°N, 132.8823°E, mixed forest, on soil under *Pinus koraiensis*, 15.09.2022, EE (VLA M-27970).

Cantharellales

Clavulina ornatipes (Peck) Corner – new for Kamchatka Krai.

Specimens examined: *Kamchatka Krai*: Petropavlovskiy District, Khalakhtyrskiy beech, 10 km east of Petropavlovsk city, 52.9997°N, 158.8610°E, meadow, on soil, 08.09.2015, AS (Shiryayev 1483-15).

Gomphales

Ceratellopsis acuminata (Fuckel) Corner – new for Primorskiy Krai.

Specimens examined: *Primorskiy Krai*: Ussury Nature Reserve, Suvorovskiy cordon, 43.6370°N, 132.5535°E, coniferous forest with *Abies* sp., *Quercus* sp., *Acer* sp., on fallen leaves, 30.07.18, AS [SVER(F) 90115].

C. equiseticola (Boud.) Corner – new for Kamchatka Krai.

Specimens examined: *Kamchatka Krai*: Kommandors Islands, Bering Island, Nikolskoye village, vicinities of airport, 55.1833°N, 166.0319°E, dead stems of *Equisetum* sp., 29.08.2015, AS (Shiryayev 1147-15).

Ramaria americana (Corner) R.H. Petersen – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: *Sakhalin Oblast*: Nevelskiy District, 25 km south of Shebunino village, 46.1974°N, 141.9363°E, coniferous *Abies*-dominated forest with *Quercus* sp., *Acer* sp., *Sasa* sp., on soil, 20.08.2008, AS [SVER(F)18458].

R. araiospora Marr et D.E. Stuntz – new for Jewish Autonomous Oblast and for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast*: border of Birobidzhanskiy and Obluchenskiy Districts, 25 km west of Birobidzhan city, eastern slope of Schuki-Poktoi mountain, 48.8451°N, 132.6869°E, deciduous forest with single trees *Picea* sp., *Abies* sp., on soil, 16.09.2005, coll. G. Pichugina, det. AS [SVER(F) 48632].

Khabarovsk Krai: Vyazemskiy District, 10 km south-east of Vyazemskiy town, 47.4674°N, 134.8881°E, mixed forest with *Abies* sp., *Quercus* sp., *Acer* sp., on soil, 19.09.2002, coll. I. Lobanov, det. AS (Shiryaev 3117-02).

R. candida Corner – new for Jewish Autonomous Oblast.

Specimens examined: Jewish Autonomous Oblast: border of Birobidzhanskiy and Obluchenskiy Districts, 25 km west of Birobidzhan city, eastern slope of Schuki-Poktoi mountain, 48.8453°N, 132.6864°E, mixed forest with *Picea* sp., *Acer* sp., *Populus* sp., *Betula* spp., on soil, 15.09.2005, coll. G. Pichugina, det. AS [SVRF(4)8624].

Hymenochaetales

Coltricia cinnamomea (Jacq.) Murrill J. Li – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: Sakhalin Oblast: Kunashir Island, vicinity of Tretyakovo village, 43.9938°N, 145.6611°E, *Abies-Picea* forest, on soil, 28.08.2016, coll. E. Bulakh, det. NB (VLA M- 25214).

Inocutis dryophila (Berk.) Fiasson et Niemelä – new for Jewish Autonomous Oblast.

Specimens examined: Jewish Autonomous Oblast: Birobidzhan city, bank of the Bira river, 48.7945°N, 132.8858°E, sparse deciduous forest, on damage to the trunk of a living *Ulmus* sp., 03.09.2021, coll. EE, det. NB (VLA M-28216); Bastak Nature Reserve, ecological trail, 49.0235°N, 133.02554°E, broad-leaved forest, on the trunk of living *Quercus mongolica*, 26.05.2022, NB (VLA M-27882).

Sanguangporus baumii (Pilát) L.W. Zhou et Y.C. Dai – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: Sakhalin Oblast: Kunashir Island, Kurils Nature Reserve, 44.0326°N, 145.7741°E, mixed forest, on wood of living *Euonymus* sp., 23.08.2017, coll. E. Bulakh, det. NB (VLA M- 27336).

Xylodon radula (Fr.) Tura, Zmitr., Wasser et Spirin – new for Amur Oblast.

Specimens examined: Amur Oblast: Selemdzhinskiy District, Nora Nature Reserve, bayou Sorokoverstnaya, 52.4921°N, 129.9630°E, floodplain forest, on dead branches of *Duschekia fruticosa*, 29.06.2022, NK (ABGI 1993/156110); *ibid.*, vicinity of cordon Maltsevskiy, 52.4835°N, 130.0157°E, floodplain forest, on dry dead branches of *Duschekia fruticosa*, 29.06.2022, NK (ABGI 2101/156111).

Polyporales

Daedalea dickinsii Yasuda – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: Sakhalin Oblast: Kunashir Island, Kurils Nature Reserve, vicinities of Dubovoye village, 43.7963°N, 145.5042°E, predominantly *Quercus* sp. forest, on dead wood of *Quercus* sp., 23.08.2017, coll. E. Bulakh, det. NB (VLA M- 25258).

Daedaleopsis sinensis (Lloyd) Y.C. Dai – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: Sakhalin Oblast: Kunashir Island, Kurils Nature Reserve, 13 km from the Yuzhno-Kurilsk town, vicinities of Mendeleev Volcano, 44.0205°N, 145.7278°E, mixed forest, on dead wood of *Alnus* sp., 27.08.2017, coll. E. Bulakh, det. NB (VLA M- 25267).

Ischnoderma benzoinum (Wahlenb.) P. Karst. – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: Sakhalin Oblast: Kunashir Island, Kurils Nature Reserve, ecological trail “Stolbovskaya”, 44.0085°N, 145.7021°E, *Abies-Picea* forest, on dead trunk of *Picea* sp., 01.09.2016, coll. E. Bulakh, det. NB (VLA M- 25193).

Jahnoporus brachiatus Spirin, Vlasák et Miettinen – new for Primorskiy Krai.

Specimens examined: Primorskiy Krai: Shkotovskiy District, vicinity of Anisimovka village, foothills of Mt. Falaza (Litovka), vic. Gribanovka hostel, 43.1166°N, 123.7833°E, broad-leaved forest, on the trunk of living *Betula* sp., 02.09.2021, coll. M. Dyakov, det. NP (LE F-347957, Strain LE-BIN 4914; ITS GenBank OQ428222; fig. 1e).

Panus conchatus (Bull.) Fr. – new for Magadan Oblast.

Specimens examined: Magadan Oblast: Olskiy District, Spafaryev Island, Bering Bay, 59.1520°N, 149.0086°E, abandoned village area, stack of timber imported from Primorye, on dead wood of *Betula* sp., 25.07.2013, NS (MAG 3903).

Gloeoporus pannocinctus (Romell) J. Erikss. – new for Amur Oblast.

Specimens examined: Amur Oblast: Selemdzhinskiy District, Nora Nature Reserve, vicinity of cordon Meun, 52.9691°N, 130.1227°E, floodplain forest, on a dead trunk of *Salix* sp., 07.07.2020, NK (ABGI 2063/156115).

Gyrophanopsis polonensis (Bres.) Stalpers et P.K. Buchanan – new for Amur Oblast and for Khabarovsk Krai.

Specimens examined: Amur Oblast: Selemdzhinskiy District, Nora Nature Reserve, bayou Sorokoverstnaya, 52.4928°N, 129.9639°E, floodplain forest, on a dead trunk of *Salix* sp., 29.06.2022, NK (ABGI 1992/156118); *Khabarovsk Krai*: Khabarovsk Urban Okrug, Khekhtsirskiy Reserve, valley of the Malye Chirki river, 48.2497°N, 135.0092°E, mixed forest, on dead wood of deciduous tree, 14.09.2018, NK (ABGI 2222/156109).

Mycoacia aurea (Fr.) J. Erikss. et Ryvarden – new for Amur Oblast.

Specimens examined: Amur Oblast: Selemdzhinskiy District, Nora Nature Reserve, vicinity of cordon Meun, 52.9691°N, 130.1227°E, forest with dominance of *Populus* sp., *Picea* sp., on dead trunk of *Populus* sp., 08.07.2020, NK (ABGI 2015/156112).

Mycoaciella bispora (Stalpers) J. Erikss. et Ryvarden – new for the Russian Far East.

Specimens examined: Amur Oblast: Selemdzhinskiy District, Nora Nature Reserve, vicinity of cordon Antonovskaya, 52.8362°N, 130.1155°E, mixed forest, on dead trunk of *Populus tremula*, 10.07.2020, NK (ABGI 2022/156113).

Phanerochaete affinis (Burt) Parmasto – new for Amur Oblast.

Specimens examined: Amur Oblast: Selemdzhinskiy District, Nora Nature Reserve, left bank of the valley of the Burunda river, 52.5436°N, 130.0367°E, floodplain forest, on dead trunk of *Duschekia fruticosa*, 27.06.2022, NK (ABGI 2106/156116).

Russulales

Aleurodiscus disciformis (DC.) Pat. – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: *Sakhalin Oblast*: Shikotan Island, Tserkovnaya Bay, 43.7379°N, 146.682°E, mixed forest, on bark of living *Alnus* sp., 20.08.2019, coll. E. Bulakh, det. NB (VLA M-27339).

Lactarius zonarioides Kühner et Romagn. – new for Magadan Oblast.

Specimens examined: *Magadan Oblast*: Olskiy District, Zavyalov island, western part of the island, 59.0780°N, 150.5912°E, damp hummocky tundra with solifluction dips and with shrubs of *Betula exilis*, *Duschekia fruticosa*, *Pinus pumila*, *Salix sphenophylla*, on soil, 14.08.2019, NS (MAG 5268).

Peniophora incarnata (Pers.) P. Karst. – new for Sakhalin Oblast.

Specimens examined: *Sakhalin Oblast*: Kunashir Island, Kurils Nature Reserve, vicinities of Dubovoye village, 43.7963°N, 145.5042°E, predominantly *Quercus* sp. forest, on dead wood of *Alnus* sp., 28.08.2019, coll. E. Bulakh, det. NB (VLA M-27328).

Russula fellea (Fr.) Fr. – new for Jewish Autonomous Oblast.

Specimens examined: *Jewish Autonomous Oblast*: Smidovichskiy District, Cluster Zabelovskiy of the Bastak Nature Reserve, lower part of Chertova river, 48.4225°N, 134.2325°E, *Quercus mongolica*-dominated forest, on soil, 08.08.2015, coll. EE, det. E. Bulakh (VLA M-25127).

R. pascua (F.H. Møller et Jul. Schäff.) Kühner – new for Russian Far East.

Specimens examined: *Magadan Oblast*: Olskiy District, Zavyalov Island, left bank of Rassvet Bay, 59.0803°N, 150.6202°E, shrub tundra with *Arctous alpina* and *Salix sphenophylla*, on soil, 22.08.2021, NS (MAG 5843; fig. 1f).

Thelephorales

Tomentella botryoides (Schwein.) Bourdot et Galzin – new for Amur Oblast.

Specimens examined: *Amur Oblast*: Svobodnenskiy District, vicinity of Yukhta-3 village, 51.4865°N, 128.1969°E, *Quercus mongolica*-dominated forest with *Betula dauurica*, on burnt fallen trunk of *Quercus mongolica*, 03.08.2022, VK (TOB 1810767).

T. crinalis (Fr.) M.J. Larsen – new for Amur Oblast.

Specimens examined: *Amur Oblast*: Selezmdzhinskiy District, Nora Nature Reserve, vicinity of Meun point, 52.9691°N, 130.1228°E, *Picea*-dominated forest with an admixture of *Populus* sp., on dead wood, 08.07.2020, NK (ABGI 1496/156108).

T. punicea (Alb. et Schwein.) J. Schröt. – new for Amur Oblast.

Specimens examined: *Amur Oblast*: Svobodnenskiy District, vicinity of Yukhta-3 village, 51.4865°N, 128.1969°E, *Quercus mongolica*-dominated forest with *Betula dauurica*, on dead fallen trunk of *Quercus mongolica*, 03.08.2022, VK (TOB 1810765).

Trechisporales

Subulicystidium perlongisporum Boidin et Gilles – new for Amur Oblast.

Specimens examined: *Amur Oblast*: Blagoveshchensk city, Komsomolskiy park, 50.2597°N, 127.4949°E, hard-

wood plantations, on a fallen branch of *Betula dauurica*, 27.08.2022, NK (ABGI 2218/156117).

Tremellales

Phaeotremella foliacea (Pers.) Wedin, J.C. Zamora et Millanes – new for Magadan Oblast.

Specimens examined: *Magadan Oblast*: Olskiy District, Spafaryev Island, Bering Bay, 59.1520°N, 149.0086°E, abandoned village area, stack of imported timber, in bark cracks on hardwood logs (*Betula* sp. and cf. *Chozenia arbutifolia*), in bark cracks, 23.07.2013, NS (MAG 5694).

DISCUSSION

A total of 77 species of macromycetes are reported as new for the administrative unites of the Russian Far East. 17 species belong to the *Ascomycota* (*Helotiales*, *Hypocreales*, and *Xylariales*), and 60 – to the *Basidiomycota* (*Agaricales*, *Auriculariales*, *Boletales*, *Cantharellales*, *Gomphales*, *Hymenochaetales*, *Polyporales*, *Russulales*, *Thelephorales*, *Trechisporales* and *Tremellales*). Twelve species (*Amanita olivaceogrisea*, *Arrhenia auriscalpium*, *A. obscurata*, *A. velutipes*, *Hyaloscypha herbarum*, *Hydropisphaera peziza*, *Hypomontagnella submonticulosa*, *Lachnum caricis*, *Mycoaciella bispora*, *Pholiota lundbergii*, *Russula pascua*, *Strobilurus stephanocystis* and *Tricholoma frondosae*) are reported for the first time for the Russian Far East. Four species (*Calycina subtilis*, *Cistella fugiens*, *Lachnum roridum* and *La-siobelonium horridulum*) are a new species for Russia.

The distribution of new records of macromycetes within the regions is as follows:

- 15 – new for Amur Oblast;
- 12 – Jewish Autonomous Oblast;
- 4 – Kamchatka Krai;
- 28 – Khabarovsk Krai;
- 13 – Magadan Oblast;
- 4 – Primorskiy Krai;
- 11 – Sakhalin Oblast.

The studies on fungal diversity in the Far Eastern regions of Russia to be continued.

The study was performed within the framework of the following state assignments of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation: project 122020100332-8 of the Southern Scientific Centre RAS (Yu.A. Rebriev); project No. 122040800085-4 of the Amur Branch Botanical Garden-Institute FEB RAS (N.A. Kochunova); theme No. 1022040500936-0 of the Institute of Biological Problems of the FEB RAS (N.A. Sazanova); theme No. 121031000117-9 of the FSC of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS (A.V. Bogacheva and N.V. Bukharova); theme No. 122021000092-9 of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch RAS (A.G. Shiryayev); theme No 122011900033-4 of the Komarov Botanical Institute RAS (E.S. Popov and N.V. Psurtseva). The work of E.A. Erofeeva has been carried out within the state assignment for Institute for Complex Analysis of Regional Problems of the FEB RAS.

REFERENCES

- Akulov O. Yu., Fournier J., Ju Y.-M.* First records of *Hypoxylon submonticulosum* from Russia. In: Dyakov Yu.T. (ed.) Modern Mycology in Russia. V. 2: Abstracts of the Second Congress of Mycologists of Russia. Moscow: All-Russian National Academy of Mycology, 2008. P. 48.
- Bau T., Bulakh E.M., Govorova O.K.* Basidiomycetes. In: *Azbukina Z.V., Bau T., Bogacheva A.V. et al.* Fungi of Ussuri river valley. Chinese Academy of Sciences: Science Press; Oxford, UK; Elmsford, NY: Distributed by Pergamon Press Beijing, China, 2011. P. 118–293.
- Bogacheva A.V.* Discomycetes (*Leotiomycetes*, *Orbiliomycetes*, *Pezizomycetes*, *Neoelectomycetes*) of Sakhalin, Moneron and the Kuril Islands. In: Flora and fauna of the North-West Pacific islands (Materials of International Kuril Island and International Sakhalin Island Projects). Vladivostok, 2012. P. 138–168 (in Russ.).
- Bolshakov S., Kalinina L., Palomozhnykh E. et al.* Agaricoid and boletoid fungi of Russia: the modern country-scale checklist of scientific names based on literature data. Biological Communications. 2021. V. 66 (4). P. 316–325. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.404>
- Bulakh E.M.* The first data on agaricoid fungi of coniferous forests in the Botchinsky State Nature Reserve (Khabarovsk territory). Mikologiya i fitopatologiya. 2013. V. 47 (2). P. 83–88 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Vassiljeva N.V., Erofeeva E.A.* The first data about fungi Basidiomycetes of the “Bureinskiy” Nature Reserve. Mikologiya i fitopatologiya. 2010. V. 44 (2). P. 89–98 (in Russ.).
- Cherepanov P.S.* Species *Hypoxyli* Bull. ex Ossetia boreali et australi. Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 1989. V. 26. P. 84–91 (in Russ.).
- Erofeeva E.A., Bukharova N.V., Bulakh E.M.* First data on basidial macromycetes at the cluster Zabelovsky of the Bastak Nature Reserve (Jewish Autonomous Region). Turczaninowia. 2019. V. 22 (1). P. 122–131 (in Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.1.11>
- Erofeeva E.A., Bulakh E.M.* First data on the agaricoid basidiomycetes of the Anyuiskiy National Park (Khabarovsk Territory). Mikologiya i fitopatologiya. 2015a. V. 49 (2). P. 80–90 (in Russ.).
- Erofeeva E.A., Bulakh E.M.* To basidial macromycetes diversity studies in the Jewish Autonomous Region. Regional’nye problemy. 2015b. V. 18 (2). P. 14–16 (in Russ.).
- Erofeeva E.A., Bulakh E.M.* To the agaricoid basidiomycetes biota of the Anyuiskiy National Park (Khabarovsk Territory). In: Modern problems of regional development: materials of the VI International Conference. Birobidzhan, 2016. P. 214–216 (in Russ.).
- Funga Nordica: agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera. 2012. Copenhagen: 1083 p.
- GBIF Occurrence Download. 2023. <https://doi.org/10.15468/dl.w4d4wa>
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2023. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 31.03.2023.
- Raitviir A.G.* Helotiales order Nannf. In: Lower plants, fungi and bryophytes of the Soviet Far East. V. 2. Leningrad, 1991. P. 254–393 (in Russ.).
- Rebriev Yu.A., Bulakh E.M., Sazanova N.A. et al.* New species of macromycetes for regions of Russian Far East. 1. Mikologiya i fitopatologiya. 2020. V. 54 (4). P. 278–288. <https://doi.org/10.31857/S0026364820040091>
- Rebriev Yu.A., Bogacheva A.V., Beker H.J. et al.* New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. 2. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (5). P. 318–330. <https://doi.org/10.31857/S002636482105007X>
- Rebriev Yu., Beker H., Bogacheva A. et al.* New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. Version 1.1. Federal Research Centre The Southern Scientific Centre of The Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/rbt4hr>
- Rebriev Yu.A., Bogacheva A.V., Bulakh E.M. et al.* New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. 3. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (4). P. 254–263. <https://doi.org/10.31857/S0026364822040080>
- Rebriev Y., Bogacheva A., Bulakh E. et al.* (2023a). New species of macromycetes for regions of the Russian Far East – 2022. Version 1.1. Federal Research Centre The Southern Scientific Centre of The Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset <https://doi.org/>. Accessed via GBIF.org on 2023-03-26. <https://doi.org/10.15468/4hd63x>
- Rebriev Y., Bogacheva A., Bukharova N. et al.* (2023b). New species of macromycetes for regions of the Russian Far East – 2023. Version 1.3. Yugra State University Biological Collection (YSU BC). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/fbb6cq> accessed via GBIF.org on 2023-05-29.
- Vasilyeva L.N., Ma H.-X., Stephenson S.L.* Biogeography and taxonomy of pyrenomycetous fungi 3. The area around the Sea of Japan. Mycotaxon. 2013. V. 126. P. 1–14. <https://doi.org/10.5248/126.1>
- Zvyagina E.A., Sazanova N.A., Bulyonkova T.M.* *Suillus paluster* and *S. ochraceoroseus* (Boletales) in North Asia. Mikologiya i fitopatologiya. 2022. Vol. 56 (5). P. 332–349. <https://www.doi.org/10.31857/S0026364822050129>
- Богачева А.В.* (Bogacheva) Дискомицеты (*Leotiomycetes*, *Orbiliomycetes*, *Pezizomycetes*, *Neoelectomycetes*) Сахалина, Монерона и Курильских островов // Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана. Владивосток, 2012. С. 138–168.
- Булах Е.М.* (Bulakh) Первые сведения об агарикоидных базидиомицетах хвойных лесов государственного природного заповедника “Ботчинский” (Хабаровский край) // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. № 2. С. 83–88.
- Булах Е.М., Васильева Н.В., Ерофеева Е.А.* (Bulakh et al.) Первые сведения о базидиальных макромицетах государственного природного заповедника “Буринский” // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 2. С. 89–98.

- Ерофеева Е.А., Булах Е.М. (Erofeeva, Vulakh) Первые сведения об агарикоидных базидиомицетах Анюйского национального парка (Хабаровский край) // Микология и фитопатология. 2015а. Т. 49. № 2. С. 80–90.
- Ерофеева Е.А., Булах Е.М. (Erofeeva, Vulakh) К изучению биоты базидиальных макромицетов Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2015б. Т. 18. № 2. С. 14–16.
- Ерофеева Е.А., Булах Е.М. (Erofeeva, Vulakh) К биоте агарикоидных базидиомицетов Анюйского национального парка (Хабаровский край) // Материалы VI Междунар. конференции “Современные проблемы регионального развития”. Биробиджан, 2016. С. 214–216.
- Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Булах Е.М. (Erofeeva et al.) Первые сведения о базидиальных макромицетах кластера “Забеловский” заповедника “Бастак” (Еврейская автономная область) // Turczaninowia. 2019. Т. 22, № 1. С. 122–131.
- Райтвийр А.Г. (Raitviir) Порядок Helotiales Nannf. // Низшие растения, грибы и мохообразные Советского Дальнего Востока. Т. 2. Ленинград, 1991. С. 254–363.
- Черепанов П.С. (Cherepanov) Виды рода Huroxylon Bull. Северной и Южной Осетии // Новости систематики низших растений. 1989. Т. 26. С. 84–91.

Новые для регионов Российского Дальнего Востока виды макромицетов. 4

Ю. А. Ребриев^{a, #}, А. В. Богачева^{b, ##}, Н. В. Бухарова^{b, ###}, Е. А. Ерофеева^{c, ####}, В. И. Капитонов^{d, #####},
Н. А. Кочунова^{e, #####}, Е. С. Попов^{f, #####}, Н. В. Псурцева^{f, #####},
Н. А. Сазанова^{g, #####}, А. Г. Ширяев^{h, #####}

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

^b ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

^c Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия

^d Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, Тобольск, Россия

^e Амурский филиал Ботанического сада – института ДВО РАН, Благовещенск, Россия

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

^g Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия

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

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

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

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

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

^{#####} e-mail: kapitonovvi@tobscience.ru

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

^{#####} e-mail: epopov@binran.ru

^{#####} e-mail: nadyapsu@binran.ru

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

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

Статья продолжает серию публикаций, посвященных находкам новых для Дальневосточного региона видов макромицетов. Приведены сведения о 77 видах базидиальных и сумчатых макромицетов, впервые отмеченных в семи административных единицах Дальнего Востока (Амурской, Еврейской автономной, Магаданской, Сахалинской областей, Камчатского, Приморского и Хабаровского краев). 13 видов отмечены впервые для Дальнего Востока России в целом. Четыре вида (*Calycina subtilis*, *Cistella fugiens*, *Lachnum roridum* и *Lasiobelonium horridulum*) являются новыми для России. Для некоторых редких видов даны примечания об основных отличиях в морфологии и экологии, об особенностях распространения. Цитируемый материал хранится в микологических коллекциях АВГИ (Благовещенск), LE (Санкт-Петербург), MAG (Магадан), SVER (Екатеринбург), TOB (Тобольск), VLA (Владивосток) и в личных коллекциях Ю.А. Ребриева и А.Г. Ширяева.

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

УДК 579.6 : 579.222

СОРБЦИЯ И БИОДЕСТРУКЦИЯ МИКРОЦИСТИНА-LR ШТАММОМ *PENICILLIUM VERRUCOSUM* CP4, ВЫДЕЛЕННЫМ ИЗ ДОННЫХ ОСАДКОВ ОЗЕРА СЕСТРОРЕЦКИЙ РАЗЛИВ

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

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

“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: ngmedvedeva@gmail.com

**e-mail: ilkuzikova@ya.ru

Поступила в редакцию 20.04.2023 г.

После доработки 01.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Штамм микромицета CP4, способный разрушать микроцистин – LR (MC-LR), выделен из донных осадков озера Сестрорецкий Разлив. На основании морфолого-культуральных характеристик и секвенирования ITS региона ДНК штамм CP4 идентифицирован как *Penicillium verrucosum*. Снижение содержания MC-LR в процессе культивирования штамма CP4 с 0.64 мкг/мл до 0.31 мкг/мл происходит, главным образом, за счет биодеструкции и в меньшей степени, вследствие сорбции токсина грибными клетками. Методом биотестирования (*Daphnia magna*) показано снижение токсичности культуральной жидкости в процессе биодеструкции MC-LR штаммом CP4. Полученные результаты позволяют рассматривать *Penicillium verrucosum* CP4 как перспективный штамм для микоремедиации водных объектов, загрязненных микроцистинами.

Ключевые слова: биодеструкция, микромицеты, микроцистин – LR, сорбция, токсичность, цианобактерии

DOI: 10.31857/S0026364823040062, **EDN:** VUXTJG

ВВЕДЕНИЕ

Микроцистины (MC) относятся к циклическим гептапептидным цианотоксинам со структурой цикло(d-Ala-X-d-MeAsp-Z-Adda-d-Glu-Mdha), где d-Ala – d-аланин; d-MeAsp – d-эритро-β-метиласпарагиновая кислота; Adda – 3-амино-9-метокси-2,6,8-триметил-10-фенилдека-4 (E),6(E)-диеновая кислота; d-Glu – d-глутаминовая кислота; Mdha – N-метилдегидроаланин; X и Z – переменные аминокислоты (Huisman et al., 2018).

Микроцистины являются одними из самых распространенных цианотоксинов в пресных водах водоемов по всему миру. Они продуцируются цианобактериями родов *Anabaena*, *Microcystis*, *Planktothrix* (*Oscillatoria*), *Nostoc* и некоторыми другими (Chorus, Bartram, 1999). В процессе роста цианобактерий MC находятся в основном в клетках и попадают в воду в результате их разрушения. MC являются гепатотоксинами, могут вызывать онкологические и гастроинтестинальные проблемы (Zurawell et al., 2005; Carmichael, Boyer, 2016; Massey, Yang, 2020). Известно более 240 изомеров

микроцистинов, отличающихся разной токсичностью (Meriluoto et al., 2017; Massey, Yang, 2020). Наибольшую токсичность проявляет микроцистин – LR (MC-LR), в структурной формуле которого переменными аминокислотами X и Z являются лейцин и аргинин соответственно (Chorus, Bartram, 1999).

Несмотря на стабильность под действием высоких температур, солнечного света, экстремальных pH, обусловленную циклической структурой, микроцистины могут подвергаться биодеструкции. Именно процесс биодеструкции лежит в основе механизма разрушения микроцистинов в природных условиях (Christoffersen et al., 2002; Medvedeva, Kuzikova, 2021). Способностью деградировать микроцистины обладают как прокариотические, так и эукариотические микроорганизмы. Большинство исследований по микробиологической деструкции MC сосредоточено на бактериальных культурах. Бактерии-деструкторы MC в основном относятся к *Proteobacteria*, *Actinobacteria* и *Bacilli* (Massey, Yang, 2020; Medvedeva,

Kuzikova, 2021). Однако по исследованию деструкции МС грибами имеются лишь единичные работы (Zhang, Xie, 2012; Jia et al., 2012a; Balsano et al., 2015; Esterhuizen-Londt et al., 2017). В настоящее время известно только шесть видов грибов, относящихся к базидиомицетам (3), аскомицетам (2), зигомицетам (1), способных удалять МС-LR из растворов за счет сорбции и/или деструкции (Mohamed et al., 2021). В связи с этим поиск новых штаммов грибов-деструкторов микроцистинов является актуальной задачей, решение которой будет способствовать созданию конвергентных биотехнологий детоксикации водных объектов, загрязненных токсичными метаболитами цианобактерий.

Целью настоящего исследования было выделение из донных осадков озера Сестрорецкий Разлив и идентификация нового штамма мицелиальных грибов, способного к удалению МС-LR из растворов; определение способности выделенного штамма сорбировать и деструктировать микроцистин – LR.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выделение и идентификация культур микромицетов. Культуры микромицетов выделяли из образца донных осадков озера Сестрорецкий Разлив, в котором регулярно наблюдается массовое развитие цианобактерий, в том числе токсигенных (Chernova et al., 2016). Выделение культуры проводили традиционным методом посева разведений из суспензии на плотную питательную среду Чапека (2% глюкозы), содержащую стрептомицин (100 мкг/мл). Десорбцию микроорганизмов с частиц донного осадка осуществляли путем обработки водной суспензии ультразвуком (40 кГц) в ультразвуковой ванне ДА-963 (КНР) в течение 10 мин, с последующим встряхиванием на шейкере Certomat BS-1 (180 об./мин) в течение 10 мин. Выделенные культуры микромицетов хранили в рабочей коллекции микроорганизмов СПб ФИЦ РАН. Идентификацию штамма CP4 проводили по морфологическим признакам (Samson, Reenen-Hoekstra, 1988) и по секвенированию ITS1–5.8S–ITS2 региона ДНК, амплификацию которого проводили с использованием пар универсальных праймеров: ITS1 5'-TCCGTTAGGTGAACCTGCGG-3' и ITS4 5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3' (White et al., 1990). Выделение, амплификацию и секвенирование геномной ДНК гриба осуществляли согласно ранее описанной процедуре (Kuzikova et al., 2017). Определение нуклеотидной последовательности ПЦР-продуктов проводили на генетическом анализаторе ABI 3500xl (Applied Biosystems, США) в Ведомственной коллекции полезных микроорганизмов сельскохозяйственного назначения (ВКСМ, г. Санкт-Петербург). Поиск

гомологичных последовательностей и идентификацию проводили с помощью базы данных GenBank (программа BLAST) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

Выделение сырца МС-LR. Для получения сырца МС-LR токсигенный штамм *Microcystis aeruginosa* CALU 973 культивировали в течение 14 сут на среде BG 11 в условиях, описанных ранее (Zaytseva et al., 2022). Биомассу цианобактерий отделяли центрифугированием (6000 об./мин) и лиофилизировали. Около 2 г биомассы смешивали с 10 мл 80% водного метанола и обрабатывали ультразвуком в течение 1 ч. Затем смесь центрифугировали при 10000 об./мин в течение 10 мин при 4°C. Супернатант концентрировали на роторном испарителе ИР-1МЗ при 40 С для удаления метанола. Полученный экстракт разбавляли дистиллированной водой (10 мл) и хранили при –20°C. Концентрация МС-LR в сырце составляла 74.2 мкг/мл.

Определение МС-LR. Концентрацию МС-LR в р-рах определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на хроматографе HP 1090 (США) с диодноматричным детектором (длина волны 238 нм, разрешение 1.2 нм) по методике, описанной ранее (Medvedeva et al., 2017). Стандартный раствор МС-LR получен от Alexis Corporation (Lausen, Швейцария). При определении количества МС-LR сорбированного клетками микромицета биомассу отделяли от нативного раствора центрифугированием при 6000 об./мин в течение 15 мин и лиофилизировали. Биомассу (0.4 ± 0.1 г а.с.в.) гомогенизировали на установке TissueLyser LT QIAGEN с пятимиллиметровыми стальными шариками в течение 10 мин. К гомогенизату биомассы добавляли 1.52 мл 80%-го водного метанола, содержащего 0.1% трифторуксусной кислоты. Экстракцию проводили на ультразвуковой установке ДА-963 в течение 45 мин при 4°C. Биомассу отделяли центрифугированием (4000 об./мин, 10 мин), ресуспендировали в 1.5 мл метанола и повторно экстрагировали МС-LR. Процедуру экстракции проводили трижды. Супернатанты объединяли и определяли в них содержание МС-LR методом ВЭЖХ.

Культивирование штамма CP4. Культивирование штамма CP4 проводили в колбах Эрленмейера объемом 250 мл (объем среды Чапека с 2% глюкозы 50 мл) в темновых условиях на роторном шейкере Certomat BS-1 при 230 об./мин, при температуре 25 ± 1°C в течение семи суток. Споровую суспензию (титр 1–2 × 10⁷ кл./мл) штамма CP4 инкубировали в течение двух суток в указанных выше условиях. Затем посевной материал в соотношении 1 : 9 переносили в колбы объемом 250 мл с 50 мл жидкой среды Чапека с 2% глюкозы. Сырец МС-LR вносили в питательную среду в виде водного р-ра, создавая концентрацию в среде 0.64 мкг/мл. С целью оценки убыли МС-LR в

абиотических условиях дополнительно использовали абиотический контроль без внесения культуры. Прирост биомассы определяли весовым методом. Степень удаления MC-LR из нативного р-ра (R), степень абиотической убыли MC-LR (в контрольном варианте без клеток штамма CP4) ($R_{\text{абиот.}}$), долю сорбированного клетками MC-LR ($R_{\text{сорб.}}$), степень биодеструкции MC-LR ($R_{\text{биодестр.}}$) штаммом CP4 рассчитывали по следующим формулам:

$$R (\%) = 100 \times (C_{\text{исх.}} - C_{\text{оп.}}) / C_{\text{исх.}}$$

$$R_{\text{абиот.}} (\%) = 100 \times (C_{\text{исх.}} - C_{\text{абиот.}}) / C_{\text{исх.}}$$

$$R_{\text{сорб.}} (\%) = 100 \times C_{\text{сорб.}} / C_{\text{исх.}}$$

$$R_{\text{биодестр.}} (\%) = R - R_{\text{сорб.}} - R_{\text{абиот.}}$$

где $C_{\text{исх.}}$ — исходная концентрация MC-LR (мкг/мл) в среде; $C_{\text{оп.}}$ и $C_{\text{абиот.}}$ — соответственно остаточная концентрация MC-LR (мкг/мл) в нативном р-ре и в абиотическом контроле; $C_{\text{сорб.}}$ — концентрация сорбированного клетками MC-LR (мкг/мл).

Определение токсичности MC-LR и продуктов его деструкции. Определение острой летальной токсичности фильтратов культуральной жидкости и абиотического контроля, содержащих MC-LR проводили методом биотестирования по гибели ракообразных *Daphnia magna* Straus (Methodology, 2007). Критерием острой летальной токсичности является средняя летальная кратность разбавления водных растворов (ЛКР_{50–96}), вызывающая 50%-ю гибель дафний за 96 ч биотестирования. Для получения точного значения ЛКР_{50–96} использовали графический метод определения по линейной части кривой.

Статистический анализ и графическое представление результатов проводились с использованием программ Microsoft Excel 2007 и Past 4.0 software. Статистическую значимость различий между вариантами выявляли с помощью one-way ANOVA с последующим использованием *U*-критерия Манна–Уитни ($p < 0.05$). Данные представляли, как среднее арифметическое стандартное отклонение (SD) трех независимых биологических повторностей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из образца донных осадков озера Сестрорецкий Разлив выделен штамм микроциста CP4, обладающий способностью к биодеструкции микроцистина – LR.

Штамм на плотной питательной среде Чапека с 2% глюкозы образует ограниченные колонии, которые на 14-е сут роста достигают 25–27 см при температуре 25°C. Колонии плотные, войлочные,

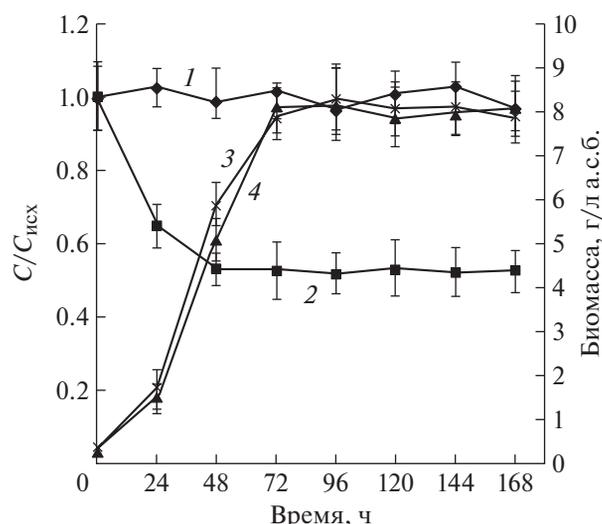


Рис. 1. Удаление MC-LR из нативного р-ра в условиях культивирования штамма *Penicillium verrucosum* CP4: 1 — абиотический контроль; 2 — удаление MC-LR штаммом CP4; 3 — прирост биомассы гриба на среде Чапека; 4 — прирост биомассы гриба на среде Чапека с 0.64 мкг/мл MC-LR.

с неограниченной зоной до широкой нечетко выраженной зоны, с радиально расходящимся складчатым широким белым краем. Зона спороношения сине-зеленых оттенков зернистая. Экссудат незначительный, пигмент не окрашивает питательную среду. Обратная сторона колонии от бесцветной до светло-желтой.

С помощью метода секвенирования фрагмента последовательности гена рДНК (ITS1–5.8S–ITS2 региона) показано, что гомология нуклеотидной последовательности ITS региона рДНК исследуемого штамма с таковой наиболее близких видов (база данных GenBank) рода *Penicillium* — *Penicillium expansum* ATCC 7861 T, *P. verrucosum* FRR 965 T и *P. viridicatum* FRR 963 T составила 100%. По совокупности морфолого-культуральных характеристик и результатов секвенирования фрагментов последовательности гена (ITS1–5.8S–ITS2 региона) рДНК изолят CP4 идентифицирован как *P. verrucosum*.

Исследование процесса удаления MC-LR из водных растворов клетками гриба *P. verrucosum* CP4 проводили при концентрации MC-LR 0.64 мкг/мл. В условиях эксперимента в контрольном варианте (без клеток микроциста) убыли MC-LR не наблюдается, что согласуется с данными других исследователей (Esterhuizen-Londt et al., 2017). В присутствии клеток штамма CP4 концентрация MC-LR в нативном р-ре снижается за 48 ч культивирования на 47% (рис. 1, табл. 1). При увеличе-

Таблица 1. Прирост биомассы, содержание MC-LR в нативных растворах и сорбция MC-LR клетками штамма CP4

Время культивирования, ч	Прирост биомассы гриба, г/л	Содержание MC-LR в нативном р-ре		Количество MC-LR сорбированного клетками гриба		Степень удаления MC-LR из нативного р-ра (R), %	Доля сорбированного MC-LR (R _{сорб}), %	Степень биодеструкции MC-LR (R _{биод.}), %
		мкг/мл	% к исходному	мкг/г а.с.б.	10 ⁻³ мкг/мл			
24	1.5 ± 0.1 ^{а*}	0.42 ± 0.03 ^а	65.7	0.3 ± 0.02 ^а	0.45 ± 0.031 ^а	34.3	0.07	34.23
48	5.7 ± 0.6 ^б	0.34 ± 0.02 ^б	53.1	0.033 ± 0.007 ^б	0.19 ± 0.02 ^б	46.9	0.03	46.87
72	8.1 ± 0.7 ^в	0.31 ± 0.03 ^б	52.9	0.024 ± 0.002 ^б	0.19 ± 0.01 ^б	47.1	0.03	47.07

Примечание. * Разные буквы в одном столбце означают достоверные различия при $p < 0.05$.

нии времени культивирования выше 48 ч дальнейшей убыли токсина не наблюдалось ($p > 0.05$). Следует отметить, что в исследуемой концентрации MC-LR не оказывал ингибирующего действия на рост микромицета *P. verrucosum* CP4 (рис. 1).

Удаление MC-LR из нативного р-ра штаммом CP4 происходит как в результате биодеструкции токсина, так и его сорбции клетками микромицета (табл. 1). Следует отметить, что на протяжении всего процесса культивирования количество MC-LR, сорбированного клетками микромицета (0.03–0.07%), было значительно ниже количества микроцистина, подвергнувшегося биодеградации (34.2–47.1%) (табл. 1). Полученные результаты позволяют заключить, что снижение содержания MC-LR в процессе культивирования штамма *Penicillium verrucosum* CP4 происходит, главным образом, за счет биодеструкции, а не сорбции клетками микромицета. В отличие от исследуемого нами штамма CP4 удаление MC-LR из р-ров клетками *Aureobasidium pullulans* происходит не за счет биодеструкции, а путем сорбции микроцистинов клетками дрожжеподобных грибов (Mohamed et al., 2020).

По способности деструктировать MC-LR штамм CP4 превосходит штамм *Mucor hiemalis* EH5. Так, 37% MC-LR было деструктировано *M. hiemalis* EH5 при значительно более низкой, чем в нашем исследовании исходной концентрации токсина 0.03 мкг/мл (Esterhuizen-Londt et al., 2017). Более высокую способность к удалению MC-LR из растворов по сравнению со штаммом CP4 проявляют штамм аскомицета *Trichoderma citrinoviride* KKuf-0955 и базидиомицета *Schizophyllum commune*. Штамм *Trichoderma citrinoviride* KKuf-0955 способен деградировать через 72 ч 100% MC-LR с исходной концентрацией 2.7 мкг/мл (Mohamed et al., 2014). Базидиомицет *Schizophyllum commune* полностью деградировал 1 и 15 мкг/л микроцистина за 48 и 144 ч соответственно (Zhang, Xie, 2012).

Для сравнительной оценки токсичности MC-LR и продуктов его деструкции штаммом *Penicillium verrucosum* CP4 проводили биотестирование с использованием в качестве тест-объектов ракообразных *Daphnia magna*, широко применяемого биоиндикатора при оценке токсичности пестицидов, красителей, микотоксинов и пр. (Guida et al., 2008). Результаты биотестирования показали, что 79.4%-я концентрация исследуемого фильтрата культуральной жидкости (разведение в 1.3 раза) вызывает 50%-ю гибель тест-объектов за 96 ч, в то время как в абиотическом контроле 50%-я гибель тест-объектов выявлена при 12.6%-й концентрации (разведение в 7.9 раза). Следует отметить, что фильтрат культуральной жидкости штамма CP4,

Таблица 2. Результаты определения острой токсичности фильтратов культуральной жидкости и абиотического контроля

Исследуемая концентрация фильтрата культуральной жидкости и абиотического контроля, %	Количество выживших дафний			Смертность дафний в абиотическом контроле, % к контролю	Смертность дафний в фильтрате культуральной жидкости, % к контролю	Летальная концентрация абиотического контроля ЛКР ₅₀₋₉₆ , %	Летальная концентрация фильтрата культуральной жидкости, ЛКР ₅₀₋₉₆ , %
	Контроль	Абиотический контроль	Фильтрат культуральной жидкости				
5	30	20	30	33	0	12.6	79.4
10	30	16	27	47	10		
25	30	10	21	67	30		
50	30	5	19	83	37		
100	30	1	14	97	53		

не содержащий MC-LR на 72 ч культивирования не обладал токсичностью по отношению к *D. magna* (данные не представлены). Таким образом, после 72 ч культивирования штамма *Penicillium verrucosum* CP4 на среде Чапека, содержащей 0.64 мкг/мл MC-LR, острая токсичность фильтрата культуральной жидкости снижается более чем в 6 раз ($p < 0.05$) по сравнению с абиотическим контролем, что коррелирует с убылью цианотоксина в нативном р-ре (табл. 2, рис. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В основе механизма деградации микроцистинов в окружающей среде лежит процесс биодеструкции, в том числе микроорганизмами. В настоящее время известно пять видов грибов, способных деградировать микроцистины, в том числе MC-LR – базидиомицеты *Trichaptum abietinum*, *Schizophyllum commune*, *Phanerochaete chrysosporium*, аскомицет *Trichoderma citrinoviride*, зигомицет *Mucor hiemalis* (Jia et al., 2012a, 2012b; Zhang, Xie, 2012; Mohamed et al., 2014; Balsano et al., 2015; Esterhuizen-Londt et al., 2017; Zeng et al., 2020). Представленная работа является первым сообщением о способности микромицета *Penicillium verrucosum* удалять из водных сред высокотоксичный микроцистин – LR. Снижение содержания MC-LR происходит главным образом за счет его биодegradации, а не сорбции грибными клетками. Продукты биодegradации MC-LR обладают меньшей токсичностью по сравнению с исходным цианотоксином. Полученные результаты позволяют рассматривать *P. verrucosum* CP4 как перспективный штамм для микоремедиации водных объектов, загрязненных микроцистинами.

Авторы выражают благодарность к.б.н., заведующей ведомственной коллекцией полезных микроорганизмов сельскохозяйственного назначения ФГБНУ ВНИИСХМ В.И. Сафроновой за идентификацию штамма CP-4.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 23-24-00140.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Balsano E., Esterhuizen-Londt M., Hoque E. et al. Toxin resistance in aquatic fungi poses environmentally friendly remediation possibilities: a study on the growth responses and biosorption potential of *Mucor hiemalis* EH5 against cyanobacterial toxins. Int. J. Water Wastewater Treat. 2015. V. 1 (1). P. 1–9.
- Carmichael W.W., Boyer G.L. Health impacts from cyanobacteria harmful algae blooms: Implications for the North American Great Lakes. Harmful Algae. 2016.

- V. 54. P. 194–212.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.02.002>
- Chernova E.N., Russkikh I.V., Voyakin E. et al. Occurrence of microcystins and anatoxin-a in eutrophic lakes of Saint Petersburg, Northwestern Russia. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2016. V. 45. P. 466–484.
<https://doi.org/10.1515/ohs-2016-0040>
- Chorus I., Bartram J. *Toxic Cyanobacteria in water: a guide to public health significance, monitoring and management*. World Health Organization. Spon, Chapman and Hall, London 1999.
- Christoffersen K., Lyck S., Winding A. Microbial activity and bacterial community structure during degradation of microcystins. *Aquat. Microb. Ecol.* 2002. V. 27 (2) P. 125–136.
<https://doi.org/10.3354/ame027125>
- 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*. *Biotechnology Lett.* 2017. V. 39 (10) P. 1537–1545.
- Guida M., Inglese M., Meriç S. A multi-battery toxicity investigation on fungicides. 2008. V. 226 (1–3). P. 262–270.
- Huisman J., Codd G.A., Paerl H.W. et al. Cyanobacterial blooms. *Nat. Rev. Microbiol.* 2018. V. 16. P. 471–483.
- Jia Y., Du J., Song F. et al. A fungus capable of degrading microcystin-LR in the algal culture of *Microcystis aeruginosa* PCC7806. *Applied biochemistry and biotechnology*. 2012a. V. 166 (4). P. 987–996.
- Jia Y., Wang C., Zhao G. et al. The possibility of using cyanobacterial bloom materials as a medium for white rot fungi. *Letters in applied microbiology*. 2012b. V. 54 (2). P. 96–101.
- 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>
- Massey I.Y., Yang F.A. Mini review on microcystins and bacterial degradation. *Toxins*. 2020. V. 12 (4). P. 268.
<https://doi.org/10.3390/toxins12040268>
- Medvedeva N., Zaytseva T., Kuzikova I. Cellular responses and bioremoval of nonylphenol by the bloom-forming cyanobacterium *Planktothrix agardhii* 1113. *J. Marine Systems*. 2017. V. 171. P. 120–128.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.01.009>
- Medvedeva N.G., Kuzikova I.L. Microcystin-LR degradation by indigenous bacterial community of Rybinsk Reservoir. *IOP Conference Series Earth and Environmental Science*. 2021. V. 834 (1). 012066.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/834/1/012066>
- Meriluoto J., Spoof L., Codd G.A. (eds). *Handbook of cyanobacterial monitoring and cyanotoxin analysis*. 2017. John Wiley and Sons, Ltd, Chichester.
- Methodology for determining the toxicity of water and water extracts from soils, sewage sludge, waste by mortality and changes in the fertility of daphnia. FR.1.39.2007.03222. Aquaros, Moscow, 2007 (in Russ.).
- Mohamed Z.A., Alamri S., Hashem M. et al. Growth inhibition of *Microcystis aeruginosa* and adsorption of microcystin toxin by the yeast *Aureobasidium pullulans*, with no effect on microalgae. *Environm. Sci. Pollut. Res.* 2020. V. 27 (30). P. 38038–38046.
- Mohamed Z.A., Hashem M., Alamri S.A. Growth inhibition of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and degradation of its microcystin toxins by the fungus *Trichoderma citrinoviride*. *Toxicon*. 2014. V. 86. P. 51–58.
- Mohamed Z.A., Hashem M., Alamri S. et al. Fungal biodegradation and removal of cyanobacteria and microcystins: potential applications and research needs. *Environm. Sci. Pollut. Res.* 2021. V. 28. P. 37041–37050.
<https://doi.org/10.1007/s11356-021-14623-w>
- Samson R.A., Reenen-Hoekstra E.S. *Introduction to food-borne fungi*. 3rd ed. CBS, Baarn, 1988.
- White T.J., Bruns T., Lee S. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M.A. Innis etc. (eds). *PCR Protocols: a guide to methods and applications*. 1990. Academic Press, N.Y., 315–322.
- Zaytseva T.B., Safronova V.I., Medvedeva N.G. *Streptomyces geldanamycininus* Z374 – a novel strain with biocidal activity against cyanobacteria. *Theor. Appl. Ecology*. 2022. P. 159–166.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-1-159-166>
- Zeng G., Gao P., Wang J. et al. Algicidal molecular mechanism and toxicological degradation of *Microcystis aeruginosa* by white-rot. *Toxins*. 2020. V. 12 (6). P. 406.
- Zhang Y., Xie H.F. Study on the biodegradation of microcystin-LR by white-rot fungus *S. commune*. *Environmental Pollution and Control*. 2012. V. 34. P. 56–60.
- Zurawell R.W., Chen H., Burke J.M. et al. Hepatotoxic cyanobacteria: a review of the biological importance of microcystins in freshwater environments. *J. Toxicol. Environ. Health, Part B: Critical Reviews*. 2005. V. 8. P. 1–37.
<https://doi.org/10.1080/10937400590889412>
- Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости дафний (Methodology). ФР.1.39.2007.03222. Москва: Акварос, 2007.

Sorption and Biodestruction of Microcystin-LR by *Penicillium verrucosum* CP4 Strain Isolated from the Bottom Sediments of Sestroretsky Razliv Lake

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

^aSt. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences,
197110 St. Petersburg, Russia

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

^{##}e-mail: ilkuzikova@ya.ru

The strain of fungus CP4 capable of degrading microcystin – LR (MC-LR) was isolated from the bottom sediments of Sestroretsky Razliv Lake. Based on DNA ITS sequencing and morphological analysis, the CP4 strain was identified as *Penicillium verrucosum*. The decrease in the content of MC-LR during the cultivation of strain CP4 from 0.64 µg/mL to 0.31 µg/mL occurs mainly due to biodegradation and, to a lesser extent, due to the sorption of the toxin by fungal cells. The method of biotesting (*Daphnia magna*) showed a decrease in the toxicity of the culture liquid in the process of MC-LR biodegradation by the strain CP4. The obtained results allow us to consider *Penicillium verrucosum* CP4 as a promising strain for mycoremediation of water bodies contaminated with microcystins.

Keywords: biodegradation, cyanobacteria, microcystin – LR, microfungi, sorption, toxicity

УДК 582.282.123.4 : 577.152.34

ФИБРИНО- И ФИБРИНОГЕНОЛИТИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ВНЕКЛЕТОЧНЫХ ПРОТЕИНАЗ МИКРОМИЦЕТОВ *ASPERGILLUS ALLIACEUS* 7DN1 И *A. TERREUS* 2

© 2023 г. А. А. Осмоловский^{1,2,*}, С. Д. Клягин^{1,**}, Т. В. Вашкевич^{2,***},
А. В. Кураков^{1,****}, В. Г. Крейер^{2,*****}

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

²Биотехнологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
119234 Москва, Россия

*e-mail: aosmol@mail.ru

**e-mail: sergey_klyagin@mail.ru

***e-mail: 12878853t@gmail.com

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

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

Поступила в редакцию 19.03.2023 г.

После доработки 01.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Проведено протеолитическое расщепление фибрина и фибриногена под действием протеиназ микромицетов *Aspergillus alliaceus* 7dN1 и *A. terreus* 2. Показано, что оба фермента обладают сильной α -фибриногеназной и умеренной β -фибриногеназной активностью, практически не оказывая воздействия на γ -цепи этих молекул. Продуктами расщепления в интервале времени до 60 мин являются полипептиды с молекулярной массой 15 кДа и менее.

Ключевые слова: протеиназы микромицетов, фибриногенолитические ферменты, фибринолитические ферменты

DOI: 10.31857/S0026364823040086, **EDN:** VVADYR

Мицелиальные грибы *Aspergillus alliaceus* 7dN1 и *A. terreus* 2 являются перспективными продуцентами фибринолитических (плазминоподобных) протеиназ (Batomunkueva, Egorov, 2002; Zvonareva et al., 2018; Osmolovskiy et al., 2021). Выявленные свойства этих протеиназ позволяют рассматривать их в качестве потенциальных тромболитиков как для терапии тромбозов, так в составе аппликационных средств – раневых повязок, противогематомных гелей и мазей, косметических средств. Очевидно, определяющим шагом для последующей разработки таких ферментов являются доклинические исследования. Одним из необходимых условий их начала является понимание механизма или способа конечного воздействия протеиназ на белки-мишени. Поскольку оба протеолитических фермента предполагается применять для направленной деградации молекул фибрина и фибриногена, то степень их лизиса представляется важной задачей.

Таким образом, целью работы было изучение фибринолитического и фибриногенолитического действия внеклеточных протеиназ микромицетов *A. alliaceus* 7dN1 и *A. terreus* 2.

В работе использовали штаммы из коллекции кафедры микробиологии МГУ им. М.В. Ломоносо-

ва. Для получения протеолитических ферментов микромицеты выращивали в условиях глубинного культивирования в подобранных ранее условиях (Zvonareva et al., 2018). Выделение внеклеточных протеиназ продуцентов содержало этапы высаливания белков из культуральной жидкости сульфатом аммония, диализ и последующее колоночное изоэлектрофокусирование по Вестербергу, как описано ранее (Osmolovskiy et al., 2014). Гомогенность выделенной протеиназы подтверждали электрофоретически по методу Лэммли. Белок определяли по методу Брэдфорд.

Расщепление фибрина и фибриногена проводили в реакциях инкубации указанных субстратов с протеиназами микромицетов с последующим электрофоретическим анализом продуктов деградации (Petraglia et al., 2022). Для проведения реакции к 25 мкл пробы, содержащей протеиназу, добавляли 50 мкл 0.1%-го р-ра фибрина, либо фибриногена (“Sigma-Aldrich”, США), приготовленного на 0.1 М Трис-НСl буфере, рН 8.2, и инкубировали определенное время (в интервале от 10 с до 60 мин) при 37°C при постоянном перемешивании (600 об./мин) в термошейкере TS-100 (“Bio-San”, Латвия). Реакцию останавливали на 25 мкл

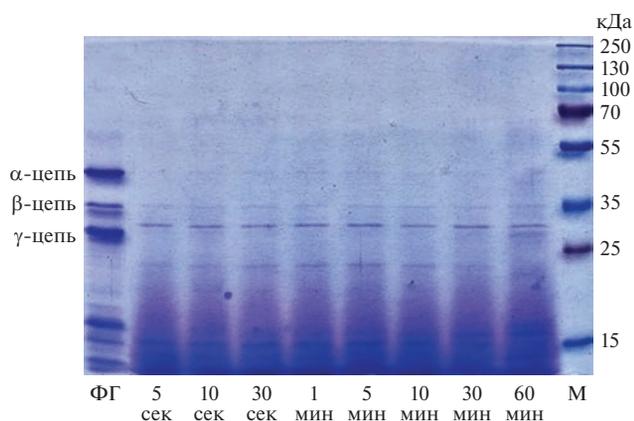


Рис. 1. Протеолиз фибриногена протеиназой *Aspergillus alliaceus* 7dN1: ФГ – фибриноген, М – маркеры молекулярной массы.

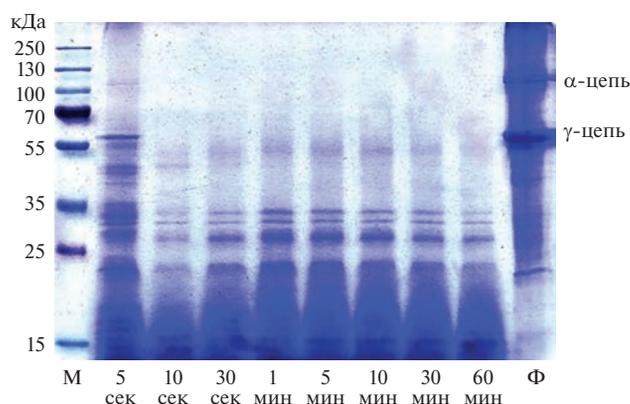


Рис. 2. Протеолиз фибрина протеиназой *Aspergillus alliaceus* 7dN1: Ф – фибрин, М – маркеры молекулярной массы.

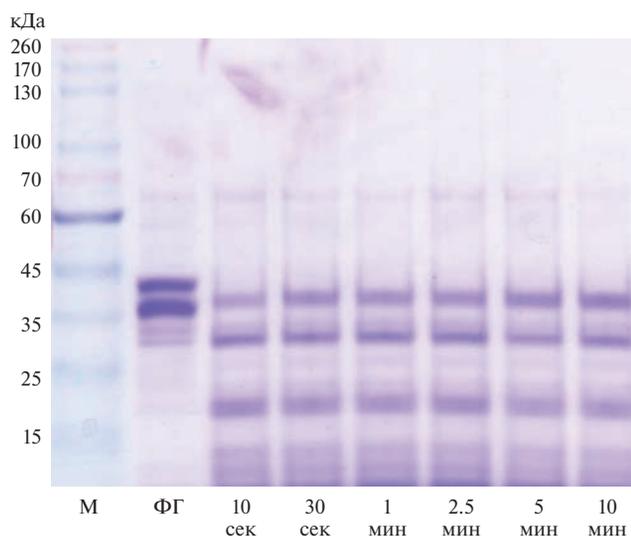


Рис. 3. Протеолиз фибриногена протеиназой *Aspergillus terreus* 2: ФГ – фибриноген, М – маркеры молекулярной массы. Цепи фибриногена не указаны, образец фибриногена аналогичен образцу, представленному на рис. 1.

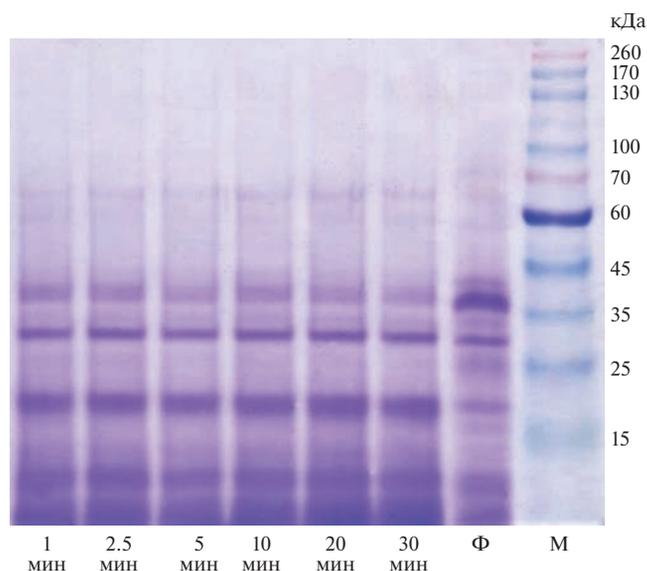


Рис. 4. Протеолиз фибрина протеиназой *Aspergillus terreus* 2: Ф – фибрин, М – маркеры молекулярной массы. Цепи фибриногена не указаны, образец фибриногена аналогичен образцу, представленному на рис. 2.

буфера для проб, приготовленного на 0.00625 М Трис-НСl буфере, рН 6.8, содержащего (в %): SDS – 2.0; сахарозу – 10.0; меркаптоэтанол – 5.0; бромфеноловый синий – 0.001. После остановки реакции пробы выдерживали при температуре 100°С в течение 3 мин и наносили на гель для электрофореза. Электрофорез проводили в ПААГ в денатурирующих условиях по методу Лэммли при силе тока 20 мА.

С помощью препаративного изоэлектрофокусирования были выделены протеиназы микромицетов *A. alliaceus* 7dN1 и *A. terreus* 2. Фракции, содержащие протеиназу *A. alliaceus* 7dN1 имели рI 8.0–8.2, фракции с протеиназой *A. terreus* 2 – рI 4.4–4.7.

Действие протеиназ микромицетов на фибрин и его предшественник – фибриноген – представлено на рис. 1–4.

Фибринолитическая активность протеиназы *A. alliaceus* 7dN1 (рис. 1) выражена в быстром разрушении α- и β-цепи фибриногена. α-цепь с молекулярной массой около 43 кДа была наиболее чувствительной к действию протеиназы данного микромицета и быстро гидролизовалась в течение первых 5 с. Большая часть β-цепи с молекулярной массой около 35 кДа также разрушалась в течение 5 с. В связи с этим можно судить о том, что выделенная протеиназа обладала сильной α-фибриногеназой, умеренной β-фибриногеназой, а также некоторой активностью γ-фибриногеназы.

Электрофоретический анализ протеолиза фибрина (рис. 2) под действием фермента *A. alliaceus* 7dN1 был аналогичен результатам фибринолиза: α-цепь полностью, а γ-частично гидролизуется

при фибринолизе после первых 5 с, продукты распада γ -цепи гидролизуются полностью в течение 1 ч.

Гидролиз фибриногена протеиназой *A. terreus* 2 также позволил отнести этот фермент к α -фибриногеназам (рис. 3). Другие цепи гидролизировались этой протеиназой медленнее. Выявить каких-либо закономерностей в расщеплении цепей молекулы фибрина под действием фермента не удалось. Из полученных данных (рис. 4) следует, что протеиназа *A. terreus* 2 гидролизует фибрин во времени постепенно, о чем свидетельствует накопление продуктов его распада с молекулярной массой около 20 кДа. По-видимому, протеиназа *A. terreus* 2 не обладает узкой субстратной специфичностью в отношении фибриногена и фибрина, несмотря на выраженность ее протеолитического действия к этим белкам, установленное ранее (Zvonareva et al., 2018; Osmolovskiy et al., 2021).

На всех четырех электрофореграммах заметно большое количество продуктов расщепления фибриногена и фибрина с молекулярной массой менее 15 кДа – разнообразных полипептидов, что свидетельствует о неполном гидролизе (до аминокислот) этих белков изученными протеиназами микромицетов в заданных временных условиях.

Таким образом, внеклеточные протеолитические ферменты микромицетов *A. alliaceus* 7dN1 и *A. terreus* 2 проявляют высокую активность к фибрину и фибриногену. Для сравнения можно отметить, что протеиназы некоторых базидиальных грибов способны полностью лизировать фибриноген и фибрин за время до 480 мин (Petraglia et al., 2022). Это делает изученные протеиназы аспергиллов перспективными действующими веществами для разжижения тромбов в соответствии с принятыми требованиями (Lal, 2017). Полученные данные позволяют указывать на их принадлежность к плазминоподобным белкам.

Работа выполнена при финансовой поддержке Совета по грантам Президента РФ № СП-3906.2021.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Batomunkueva B.P., Egorov N.S. Preparations of extracellular proteinases from *Aspergillus ochraceus* 513 and *Aspergillus alliaceus* 7dN1. *Mikrobiologiya*. 2002. V. 71. № 1. P. 56–58.
- Lal V. Fibrinolytic drug therapy in the management of intravascular thrombosis, especially acute myocardial infarction. A review. *Asian J. Pharm. Clin. Res.* 2017. V. 2. A. 555593. <https://doi.org/10.19080/JPCR.2017.02.555593>
- Osmolovskiy A.A., Zvonareva E.S., Kreier V.G. et al. Thrombolytic potential of the extracellular proteinase of microfungus *Aspergillus terreus* 2. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2021. V. 55 (3). P. 225–228 (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0026364821030089>
- Osmolovskiy A.A., Zvonareva E.S., Kreier V.G. et al. The effect of micromycete extracellular proteases of *Aspergillus* genus on the proteins of haemostatic system. *Russ. J. Bioorg. Chem.* 2014. V. 40 (6). P. 634–639.
- Petraglia T., Latronico T., Liuzzi G.M. et al. Edible mushrooms as source of fibrin(ogen)olytic enzymes: Comparison between four cultivated species. *Molecules*. 2022. V. 27. A. 8145. <https://doi.org/10.3390/molecules27238145>
- Zvonareva E.S., Osmolovskiy A.A., Kreier V.G. et al. Production of proteinase with plasmin-like and prekallikrein activating activity by the microfungus *Aspergillus terreus*. *Appl. Biochem. Microbiol.* 2018. V. 54 (2). P. 206–210. <https://doi.org/10.1134/S0003683818020151>
- Осмоловский А.А., Звонарева Е.С., Крейер В.Г. и др. (Osmolovskiy et al.) Секретия протеиназ с фибринолитической активностью микромицетами рода *Aspergillus* // Вестник Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 2018. Т. 73 (1). С. 39–42.
- Осмоловский А.А., Звонарева Е.С., Крейер В.Г. и др. (Osmolovskiy et al.) Тромболитический потенциал внеклеточной протеиназы микромицета *Aspergillus terreus* 2 // Микология и фитопатология. 2021. Т. 55. № 3. С. 225–228.

Fibrin- and Fibrinogenolytic Effect of Extracellular Proteinases of Microfungi *Aspergillus alliaceus* 7dN1 and *A. terreus* 2

A. A. Osmolovskiy^{a,b,#}, S. D. Klyagin^{a,##}, T. V. Vashkevich^{a,###}, A. V. Kurakov^{a,####}, and V. G. Kreier^{a,#####}

^aFaculty of Biology of M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

^bFaculty of Biotechnology of M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

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

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

^{###}e-mail: 12878853t@gmail.com

^{####}e-mail: kurakov57@mail.ru

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

Proteolytic cleavage of fibrin and fibrinogen under the action of proteases of microfungi *Aspergillus alliaceus* 7dN1 and *A. terreus* 2 was carried out. It was shown that both enzymes can have strong α -fibrinogenase and moderate β -fibrinogenase activity, practically without affecting the γ -chains of these molecules. The products of cleavage in the time interval up to 60 min are polypeptides with a molecular weight of 15 kDa or less.

Keywords: fibrinolytic enzymes, microfungi proteinases, thrombolysis

УДК 582.28 (092)

ПАМЯТИ НИНЫ ПАВЛОВНЫ ДЕНИСОВОЙ (1937–2022)

© 2023 г. И. В. Змитрович^{1,*}

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

*e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

Поступила в редакцию 18.10.2022 г.

После доработки 05.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

DOI: 10.31857/S0026364823040128, EDN: VVJOXK



13 мая 2022 г. не стало Нины Павловны Денисовой — известного в стране и мире специалиста по физиологии и биохимии грибов, доктора биологических наук, многолетнего заместителя главного редактора журнала “Микология и фитопатология”, исследователя, оставившего глубокий след в изучении протеолитической активности высших грибов.

Жизнь и творчество Н.П. Денисовой связаны с Ленинградом — Санкт-Петербургом. Нина Павловна родилась 20 августа 1937 г. в дружной рабочей семье. Ее отец погиб на фронте. Мать — Татьяна Ивановна Кудрявцева — работала на Балтийском заводе, и с детства Нина Павловна прониклась уважением

к людям труда и привыкла стойко преодолевать жизненные трудности. В школьные годы у Нины Павловны обнаружился познавательный интерес в области медицины и биологии. В 1955 г. она окончила 16-ю среднюю школу Василеостровского р-на г. Ленинграда и поступила на биолого-почвенный факультет Ленинградского университета им. А.А. Жданова, выбрав специальность “Физиология растений”.

Окончив с отличием университет, она по распределению попала в НИИ сельскохозяйственной микробиологии (в те годы располагавшийся в центре города на Исаакиевской площади), где с августа 1960 г. по июль 1962 г. работала в должности старшего лаборанта, овладевая современными методами культивирования и скрининга культур микроорганизмов. В июле 1962 г. в связи с открывшейся вакансией (объявления о конкурсах на открываемые вакантные должности в НИИ в те годы были в широком доступе, поскольку публиковались в специальном разделе газеты “Вечерний Ленинград”), Нина Павловна успешно поступает на должность младшего научного сотрудника в биохимическую лабораторию НИИ вакцин и сывороток, располагавшуюся в те годы на Петроградской стороне (ул. Акад. Павлова).

С этим учреждением связано десять важных в жизни Нины Павловны лет. В эти годы она занимается вопросами иммунохимии бактериальных препаратов, в частности, получением и очисткой т.н. дизентерина (гидролизат дизентерийных бактерий, применявшийся в качестве аллергена при диагностике дизентерии). Результаты этих исследований обобщены в ее кандидатской диссертации “Изучение состава и структуры дизентерина в связи с аллергенной активностью препарата”, успешно защищенной в 1970 г. В 1963 г. она выходит замуж за Виктора Михайловича Денисова — исследователя из Института высокомолекулярных соединений АН СССР; этот семейный и творческий союз продлится почти шесть десятков лет — до самого дня безвременной кончины Нины Пав-

ловны; в 1970 г. у них родится дочь — Арина Викторовна.

После блестящей защиты кандидатской диссертации Нина Павловна Денисова перешла на должность старшего научного сотрудника НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Пастера — в лабораторию биохимии и иммунологии этого учреждения, где продолжила изучение биологической активности аллергенных препаратов на основе гидролизатов микроорганизмов (развитие методов иммуносорбции, иммунохимическое изучение энтеротоксинов грамотрицательных бактерий), позднее в поле ее исследовательского интереса попадают и грибы. В марте 1976 г. она поступила в лабораторию биохимии грибов Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР (БИН) на должность младшего научного сотрудника, при этом в апреле этого же года получила аттестат старшего научного сотрудника. Это ученое звание, ныне уже исключенное из перечня ВАК, присваивалось наиболее опытным и перспективным сотрудникам в составе исследовательских групп, а его обладатели пользовались почетом и уважением коллектива, имели соответствующую надбавку к заработной плате. В 1983 г. Н.П. Денисова получила также должность старшего научного сотрудника БИН АН СССР.

С Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова Н.П. Денисову связывают почти 25 лет наиболее продуктивной работы (1976—1998 гг.). Основу деятельности лаборатории биохимии грибов БИН составляли исследования биологии базидиомицетов в условиях искусственного культивирования, а также изучение биологических основ биосинтеза ферментов и биологически активных веществ с целью их практического использования. Н.П. Денисова включилась в научную тему “Образование активных ферментов высшими грибами, их выделение и использование”, при этом основным направлением ее исследований стало изучение в составе группы сотрудников тромбо-фибринолитических свойств веществ, продуцируемых базидиальными грибами. Очень скоро Нина Павловна возглавила направление по изучению протеолитических ферментов. Обобщением этого цикла пионерных работ явилась докторская диссертация Н.П. Денисовой “Протеолитические ферменты базидиальных грибов, таксономические и экологические аспекты их изучения”, которую она успешно защитила 5 июня 1991 г.

Основой диссертации стали многолетние исследования протеолитической активности культур и плодовых тел базидиомицетов, относящихся к различным таксономическим и экологическим группам (всего было исследовано 700 штаммов, а также более 400 плодовых тел афиллофороидных и агарикоидных базидиомицетов). Ферментативная активность мицелия и плодовых тел была оценена по ее влиянию на определенные субстраты,

такие как фибриновые пленки (фибринолитическая активность), сгустки крови человека (тромболитическая активность), молоко (молокосвертывающая активность) и казеин (казеиназная активность). Полученные Н.П. Денисовой результаты позволили оценить характер протеолитического процесса у базидиомицетов различных таксономических групп, а также специфические связи отдельных видов ферментативной активности с таксономическим положением и трофическими предпочтениями исследуемых макромицетов. Кроме того, благодаря этой работе стало возможным определение некоторых функций фибринолитических и тромболитических протеиназ в жизнедеятельности грибов. Например, было показано, что доминирующим типом активности у сапротрофов (включая ксилосапротрофы) является казеиназная активность, проявленная половиной исследованных видов (фибринолитическую активность проявили только представители 20—25% от общего числа сапротрофов). Среди симбиотрофов казеиназная активность была отмечена только у четверти исследованных видов, тогда как фибринолитическая активность свойственна только 12% видов от их общего числа. Н.П. Денисовой было установлено, что среди афиллофороидных грибов наиболее активный биосинтез протеиназ характерен для представителей порядка *Polyporales*, а также семейств *Schizophyllaceae*, *Pleurotaceae*, *Tricholomataceae* и *Psathyrellaceae* порядка *Agaricales*. Активные продуценты в большинстве случаев относились к ксилотрофам, продуцирующим белую гниль, включая агарикоидные таксоны “лигнотрофов”, разлагающих лигноцеллюлозные комплексы древесных остатков, лесной подстилки, различных компостов и ветошь трав. Для симбиотрофных видов (семейства *Amanitaceae*, *Cortinariaceae*, *Russulaceae*) Н.П. Денисовой отмечено полное отсутствие фибринолитической и тромболитической активности (за исключением рода *Tricholoma* секции *Tricholoma* и некоторых представителей порядка *Boletales*).

При изучении фибринолитической и тромболитической активности культур макромицетов Н.П. Денисова подтвердила способность базидиомицетов синтезировать протеиназы четырех типов: аспартильные, сериновые, тиопропротеиназы, а также металлопротеиназы. Из культур некоторых представителей рода *Coprinopsis*, характеризующихся высоким уровнем фибринолитической и тромболитической активности, ею были выделены и описаны протеиназы серинового типа, а из культур видов родов *Cerrena* и *Coprinopsis* впервые получены металлопротеиназы, причем было показано, что базидиомицеты различной трофической принадлежности синтезируют протеолитические ферментативные комплексы, объединяющие протеиназы разных классов. Например, фибринолитическая активность агарикоидного

“лигнотрофа” *Coprinopsis domestica* определяется металлопротеиназами на 47%, сериновыми протеиназами на 30%, тиопротеиназами на 17% и аспартильными — только на 6%. Фибринолитическая активность другого почвенного сапротрофа — *C. cinerea* — определяется упомянутыми протеиназами на 54, 21, 12 и 13% соответственно. Подобный тип активности у подстилочного сапротрофа *Clitocybe josselandii* обусловлен вкладом упомянутых протеиназ в соотношении 40, 23, 28 и 9%. У ксилосапротрофов *Flammulina velutipes* и *Cerrena unicolor* вклад металлопротеиназ в фибринолитическую активность составляет 70–90%, тогда как у симбиотрофа *Tricholoma portentosum* фибринолитическая активность обусловлена металлопротеиназами на 100%.

После защиты докторской диссертации Н.П. Денисова по праву заняла должность ведущего научного сотрудника БИН РАН.

В период с 1991 по 1998 г. Нина Павловна включает в свои исследования все новые модельные объекты активно занимается биотехнологическими разработками на основе штаммов базидиальных грибов с высоким биосинтетическим потенциалом, а также продолжает разработку теоретических положений, сформулированных в ее докторской диссертации. Однако следует отметить, что ее деятельность в БИН РАН не ограничивалась сугубо академической составляющей. Под ее руководством были успешно защищены три кандидатские диссертации (Н.В. Псурцевой, И.А. Алехиной и И.Р. Семеновой). Еще больше у Нины Павловны было неформальных учеников, среди которых следует упомянуть Т.А. Дмитриеву, М.М. Шамцяна (Технологический институт). Долгое время Н.В. Денисова была ученым секретарем отдела низших растений БИН, работала в профсоюзной организации института. До 2006 г. она входила в состав диссертационного совета БИН РАН по специальностям “Физиология и биохимия растений” и “Экология”. Важным событием для БИНа было представление материалов Н.П. Денисовой по тромболитическим свойствам базидиомицетов на ВДНХ, где они были отмечены серебряной и двумя бронзовыми медалями (1981, 1982 гг.).

1990-е гг. — время прорывных открытий в исследовании лекарственных свойств высших грибов и биотехнологии базидиомицетов. Н.П. Денисова в этот период пристально следила за успехами японских, корейских и американских коллег, со многими из которых вела переписку, собирала редкую литературу. Эта область интересов Н.П. Денисовой отражена в ее монографии “Лечебные свойства грибов: Этномикологический очерк”, которая увидела свет в 1998 г. Н.П. Денисова — одна из тех, кто, наряду с С.П. Вассером, стояли у истоков создания “Международного журнала лекарственных грибов” — *International Journal of Medicinal Mushrooms*, войдя в первый состав редкол-

легии (1999–2006 гг.) этого ныне хорошо известного издания.

С 1998 г. Н.П. Денисова сотрудничала с Санкт-Петербургским государственным технологическим институтом (технический университет), где входила в состав диссертационного совета, и Санкт-Петербургским государственным университетом промышленных технологий и дизайна — осуществляла научное консультирование, читала лекции, проводила практические занятия, руководила дипломными проектами студентов. В это время продолжали выходить ее научные работы и авторские свидетельства, среди которых следует отметить статью “Immunomodulating anti-tumor action of extracts of several mushrooms” (в соавт.), опубликованную в *Journal of Biotechnology* и патент “Способ получения молокосвертывающего фермента” на основе *Coprinopsis lagopides* (2009 г.), используемый ныне в пищевой технологии.

С журналом “Микология и фитопатология” Нина Павловна сотрудничала с 1970-х гг. — сначала в качестве автора, затем — ответственного секретаря и, наконец, заместителя главного редактора. К сотрудничеству в качестве ответственного секретаря ее пригласил главный редактор журнала чл.-корр. РАН М.В. Горленко в 1984 г., и она проработала на этой должности до 1988 г., когда Михаил Владимирович оставил этот пост. В период руководства журналом чл.-корр. НАНУ И.А. Дудка (1989–1993 гг.) Нина Павловна берет паузу в плотном участии в жизни журнала, поскольку совмещение этой должности с экспериментальной работой было возможно только путем быстрого расходования жизненных сил. При этом она не прекращала сотрудничество с журналом в качестве автора (в частности, в этот период была опубликована получившая широкую известность статья Нины Павловны “Протеиназы высших базидиомицетов”). Однако в 1994 г. новый главный редактор журнала профессор Н.П. Елинов (возглавлявший журнал с 1994 по 1996 гг.) пригласил Н.П. Денисову к сотрудничеству с журналом уже в качестве заместителя главного редактора. На этой должности она трудилась до 2000 г. Во время руководства Ниной Павловной журналом значительно улучшилось качество редподготовки экспериментальных статей, публикуемых в рубрике “Физиология, биохимия, биотехнология”.

Большую часть жизни Нина Павловна провела в районе Ленинграда — Санкт-Петербурга, именуемом Гражданкой (в честь одноименного названия военного аэродрома, располагавшегося в этой части города во время Великой Отечественной войны) — сначала на проспекте Науки, а все время замужества — на улице Карпинского. Этот просторный, озелененный, населенный в немалой степени представителями технической интеллигенции район был источником творческого вдохновения Нины Павловны. В Пискаревском лесо-

парке во время многочисленных прогулок с Виктором Михайловичем Ниной Павловной были выделены штаммы различных видов грибов, которые затем вошли в коллекции культур БИН РАН, Технологического института, Университета промышленных технологий и дизайна.

Многие, кому приходилось общаться с Н.П. Денисовой, помнят ее неизменно позитивный настрой, обходительность, безупречно построенную речь и проницательный взгляд, а главное — тот добрый след, который она оставила в судьбе многих. Коллеги из всех учреждений, где работала Нина Павловна, ее ученики, редколлегия журнала “Микология и фитопатология” безмерно скорбят о безвременном уходе этого глубоко интеллигентного человека и большого ученого, оставившего обширное и требующее дальнейшего освоения научное наследие.

Некоторые наиболее важные работы Н.П. Денисовой¹

Денисова Н.П. Аминокислотный состав высокоочищенных препаратов дифтерийного токсина и анатоксина и процесс анатоксинообразования // Иммунохимия бактериальных токсинов и комплексных антител. Сб. трудов. Т. 5. Л., 1966. С. 61–68.

Денисова Н.П. Получение и иммунологическая характеристика очищенного дизентерина // Вопросы прикладной иммунологии. Тр. Лен НИВИС. 1967. С. 70.

Денисова Н.П. Физико-химическая характеристика и молекулярные параметры препаратов очищенного дизентерина // Вопросы прикладной иммунологии. Тр. ЛенНИВИС. 1967. С. 79–82.

Денисова Н.П. Пептидные карты белков-аллергенов энтеробактерий // Химические тифо-паратифозные вакцины и иммунодиагностические препараты. Л., 1970. С. 59–60.

Барабаш Г.И., Денисова Н.П., Погорелова П.М., Тульнова Н.Н., Хицова Л.Н., Черемисина В.Т. О критериях оценки знаний по биологии у абитуриентов биолого-почвенного факультета // В сб.: Подготовка и проведение вступительных экзаменов в вузы. Л., 1974. С. 87–90.

Денисова Н.П. Роль некоторых функциональных структур в биологической активности аллергенных препаратов // Сб. трудов НИИЭМ им. Пастера. Т. 44 “Вопросы иммунологии кишечных инфекций”. Л., 1975. С. 127–130.

Falina N.N., Morozova E.N., Denisova N.P. Preparation with fibrinolytic action from the Winter Mushroom (*Flammulina velutipes*) // Appl. Biochem. Microbiol. 1978. V. 14. № 5. С. 541–543.

Фалина Н.Н., Морозова Э.Н., Денисова Н.П., Самарцев М.А., Псурцева Н.В. Препарат фибринолитического действия из зимнего опенка (*Flammulina velutipes*) // Прикладная биохимия и микробиология. 1978. Т. 14. № 5. С. 699–701.

Денисова Н.П., Жемков В.П., Морозова Э.Н. Использование анизотропных мембран для концентрирования и очистки тромболитического фермента из *Flammulina velutipes* (Fr.) Karst. // Микология и фитопатология. 1979. Т. 13. № 2. С. 127–128.

Морозова Э.Н., Баркова Л.В., Самарцев М.А., Денисова Н.П. Определение протеолитической активности по низкомолекулярным субстратам // Белки, ферменты и стерилы базидиальных грибов. Л.: Наука, 1979. С. 34–36.

Морозова Э.Н., Денисова Н.П. Выделение фибринолитических ферментов методом ионообменной хроматографии на карбоксильных катионитах // Белки, ферменты и стерилы базидиальных грибов. Л.: Наука, 1979. С. 36–39.

Денисова Н.П., Фалина Н.Н. Ферментативная активность препарата из зимнего опенка *Flammulina velutipes* (Fr.) Karst. // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15. № 2. С. 123–125.

Денисова Н.П. Протеолитическая активность культур высших грибов // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16. № 5. С. 458–466.

Псурцева Н.В., Денисова Н.П. Тромболитическая активность культур *Flammulina velutipes* (Fr.) Karst. // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16. № 6. С. 518–521.

Морозова Э.Н., Фалина Н.Н., Денисова Н.П., Баркалова Л.В., Псурцева Н.В., Самарцев М.А., Шитова В.И. Анализ компонентного состава и субстратной специфичности фибринолитического препарата из гриба *Flammulina velutipes* // Биохимия. 1982. Т. 47. № 7. С. 1181–1185.

Фалина Н.Н., Денисова Н.П., Петрищев Н.Н., Псурцева Н.В. Способ получения фибринолитического фермента // Авторское свидетельство SU 907070 A1, 23.02.1982. Заявка № 2945300 от 24.06.1980.

Volc I., Nerud F., Musilak V., Denisova N.P. Produkce D-arabino-L-hexosulosity (d-gluksonu) v mycelialnich kulturach basidiomycetii. CSAV. 1983.

Денисова Н.П. Природа и биологическая роль протеиназ базидиальных грибов // Физиология и биохимия растений. 1984. Т. 18. № 2. С. 116–119.

Денисова Н.П., Псурцева Н.В., Фалина Н.Н., Петрищев Н.Н., Киянов В.И. Штамм соматических культур базидиального гриба *Coprinus domesticus* (Fr.) Gray — продуцент фибрино- и тромболитических ферментов. Авторское свидетельство № 1137762 (СССР). 1985.

Новикова С.П., Денисова Н.П., Ильина М.Б., Доброва Н.Б., Псурцева Н.В., Фалина Н.Н. Способ

¹ Также Н.П. Денисова регулярно представляла результаты своих исследований на отечественных и международных научных съездах и конференциях.

получения тромборезистентных полимерных материалов. Авторское свидетельство № 1182709 (СССР). 1985.

Volc I., Denisova N.P., Nerud F., Musilek V. Glucose-2-oxidase activity in mycelia cultures of Basidiomycetes // *Folia Microbiol.* 1985. V. 30. P. 141–147.

Денисова Н.П., Алехина И.А. Фибринолитическая активность культур базидиомицетов // *Микология и фитопатология.* 1987. Т. 21. № 5. С. 471–477.

Петрищев Н.Н., Михайлов В.Н., Денисова Н.П., Бойкова Н.В., Псурцева Н.В., Алехина И.А. Литическое действие протеиназы из дереворазрушающего гриба при экспериментальном тромбозе // *Вестник хирургии им. И.И. Грекова.* 1987. Т. 138. Вып. 2. С. 48–49.

Михайлов В.Н., Денисова Н.П., Семенова И.Р., Бойкова Н.В., Тверева Е.К. Влияние протеиназы непатогенных грибов на фибринолитическую и сосудистую реакции в эксперименте // *Механизмы нарушения тромбоцитарно-сосудистого гемостаза.* Л., 1988. С. 50–58.

Денисова Н.П., Семенова И.Р., Сухаревич В.И. Биосинтез протеиназ фибринолитического действия высшими базидиомицетами в глубинной культуре // *Микология и фитопатология.* 1989. Т. 23. № 4. С. 378–381.

Денисова Н.П., Псурцева Н.В., Алехина И.А., Петрищев Н.Н., Михайлов В.Н., Шашек В., Мусилек В. Штаммы соматических структур *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murr. – продуцент фибринолитических и тромболитических ферментов. Авторское свидетельство № 1459232 (СССР). 1989.

Шагинян К.А., Алехина И.А., Газелян С.Г., Денисова Н.П. Протеиназы высшего базидиомицета *Coprinus 7N* // *Доклады Академии наук Армянской ССР.* 1989. Т. 89. № 2. С. 88–93.

Денисова Н.П. Протеиназы высших базидиомицетов // *Микология и фитопатология.* 1990. Т. 24. № 6. С. 478–485.

Шагинян К.А., Алехина И.А., Денисова Н.П. Сериновая протеиназа из высшего базидиомицета рода *Coprinus* // *Биохимия.* 1990. Т. 55. С. 1387–1395.

Романовец Е.С., Капич А.Н., Денисова Н.П., Псурцева Н.В. Глубинное культивирование высшего базидиомицета рода *Coprinus* – продуцента фибринолитического фермента // *Биотехнология.* 1990. № 6. С. 41–43.

Михайлов В.Н., Денисова Н.П., Леонтьева Н.В., Семенова И.Р. Фибринолиз: использование фибринолитиков из высших базидиальных грибов // *Сб. науч. трудов I ЛМИ: Патологическая физиология системы гемостаза.* Л., 1990. С. 72–86.

Денисова Н.П., Псурцева Н.В., Фалина Н.Н., Петрищев Н.Н., Киянов В.И. Штамм базидиального гриба *Coprinus domesticus* (Fr.) Gray ВКМ

F 2549 Д – продуцент фибринолитических и тромболитических ферментов. Авторское свидетельство № 1137762 (СССР). 1991.

Сухаревич В.И., Семенова И.Р., Денисова Н.П. Влияние аэрации и окислительно-восстановительного потенциала среды на рост и биосинтез протеиназ фибринолитического действия грибом *Coprinus cinereus* // *Биотехнология.* 1994. № 11–12. С. 16–19.

Денисова Н.П. Лечебные свойства грибов: Этномикологический очерк. СПб.: Изд-во СПбГМУ, 1998. 60 с.

Сухаревич М.Э., Яковлева Е.П., Борисова О.Г., Сухаревич В.И. Влияние аэрации и окислительно-восстановительного потенциала на биосинтез противогрибкового антибиотика имбрицина // *Антибиотики и химиотерапия.* 1998. Т. 43. № 12. С. 12–19.

Denisova N.P., Mikhailov V.N., Petrishchev N.N. Thrombolytic activity of mushroom proteinases: thrombolytic activity of proteinases from *Coprinus domesticus*, *C. cinereus*, and *Cerrena unicolor* // *Int. J. Medicinal Mushrooms.* 1999. V. 1. С. 187–190.

Denisova N.P. Traditions of using medicinal mushrooms in different nations // *Int. J. Medicinal Mushrooms.* 2001. V. 3. С. 409–415.

Denisova N.P., Novikova S.P. Enzyme preparations from higher basidiomycetes mushrooms for making polymer materials with thromboresistant features // *Int. J. Medicinal Mushrooms.* 2001. V. 3. С. 36–40.

Shamtsyan M., Maksimova Y., Goloshchev A., Konusova V., Simbirtsev A., Panchenko A., Petrishchev N., Denisova N. Immunomodulating anti-tumor action of extracts of several mushrooms // *Journal of Biotechnology.* 2004. V. 113. № 1–3. С. 77–83.

Denisova N.P. Proteolytic enzymes of basidiomycetes (taxonomical and ecological aspects) // *Int. J. Medicinal Mushrooms.* 2005. V. 7. № 3. С. 395–396.

Белова Н.В., Денисова Н.П. Грибы белой гнили древесины и их использование для утилизации отходов // *Биотехнология.* 2005. № 4. С. 55–58.

Денисова Н.П. Тромболитические свойства ферментов базидиальных грибов // *Успехи медицинской микологии.* 2009. Т. 11. № 4. С. 3–9.

Веденяпина Е.Г., Денисова Н.П., Белова И.В., Каратыгин И.В., Коваленко А.Е. Памяти Ольги Пантелеймоновны Низковской // *Микология и фитопатология.* 2006. Т. 40. № 3. С. 266–267.

Змитрович И.В., Денисова Н.П. К Юбилею Солломона Павловича Вассера (краткий научно-биографический очерк) // *Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая.* 2008. Т. 113, вып. 4. С. 82–84.

Спиридонова В.А., Шамцян М.М., Панченко А.В., Петрищев Н.Н., Денисова Н.П. Иммуномодулирующие и противоопухолевые свойства водных экстрактов высших грибов // *Естественные и технические науки.* 2008. № 2 (34). С. 201–205.

Дмитриева Т.А., Корчмарева А.В., Шамцян М.М., Денисова Н.П. Молокосвертывающие ферменты высших грибов // *Естественные и технические науки*. 2008. № 2 (34). С. 197–200.

Денисова Н.П. Тромболитические свойства ферментов базидиальных грибов // *Проблемы медицинской микологии*. 2009. Т. 11. № 4. С. 3–9.

Шамцян М.М., Петрищев Н.Н., Денисова Н.П., Корчмарева А.В., Панченко А.В., Попов А.В. Способ немедикаментозного снижения гиперхолестеринемии // Патент на изобретение RU 2358782 С2, 20.06.2009. Заявка № 2007132602/13 от 29.08.2007.

Дмитриева Т.А., Шамцян М.М., Денисова Н.П., Змитрович И.В., Корчмарева А.В. Способ получения молокосвертывающего фермента // Патент на изобретение RU 2354698 С2, 10.05.2009.

Шамцян М.М., Петрищев Н.Н., Денисова Н.П., Корчмарева А.В., Панченко А.В., Попов А.В. Способ немедикаментозного снижения гиперлипидемии // Патент на изобретение RU 2348422 С1, 10.03.2009. Заявка № 2007132604/14 от 29.08.2007.

Denisova N.P. History of the study of thrombolytic and fibrinolytic enzymes of higher basidiomycetes mushrooms at the V.L. Komarov Botanical Institute in Saint Petersburg, Russia // *Int. J. Medicinal Mushrooms*. 2010. V. 12. № 3. С. 317–325.

Шамцян М.М., Петрищев Н.Н., Денисова Н.П., Чефу С.Г., Васина Е.Ю., Тозик Е.В., Колесников Б.А. Ферментный аппарат тромболитического и фибринолитического действия из базидиального гриба рода *Coprinus* // Патент на изобретение RU 2435848 С1, 10.12.2011. Заявка № 2010122093/10 от 31.05.2010.

Shamtsyan M., Dmitrieva T., Kolesnikov B., Denisova N. Novel milk-clotting enzyme produced by *Coprinus lagopides* basidial mushroom // *Food Sci. Technol.* 2014. V. 58. № 2. С. 343–347.

Змитрович И.В., Денисова Н.П., Баландайкин М.Э., Белова Н.В., Бондарцева М.А., Переведенцева Л.Г., Перельгин В.В., Яковлев Г.П. Чага и ее биоактивные комплексы: история и перспективы // *Формулы фармации*. 2020. Т. 2. № 2. С. 84–93.

In Memoriam. Nina Pavlovna Denisova (1937–2022)

I. V. Zmitrovich^{a,#}

^a*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Peterburg, Russia*

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