

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4.01/.08

МИКОБИОТА КЛУБНЕЙ КАРТОФЕЛЯ

© 2023 г. А. Ф. Белосохов*, М. М. Ярмеева^{1,**}, С. М. Миславский^{2,***}, М. Л. Курчаев^{2,****},
А. М. Долгов^{1,*****}, Г. П. Албантов^{2,*****}, Д. Н. Скоков^{2,*****}, А. А. Цинделиани^{2,*****},
Л. Ю. Кокаева^{1,2,*****}, Е. М. Чудинова^{2,*****}, С. Н. Еланский^{1,2,*****}

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

²Российский университет дружбы народов, 117198 Москва, Россия

*e-mail: arsenybelosokhov.msu.bios@gmail.com

**e-mail: yarmeeva.maria.2014@post.bio.msu.ru

***e-mail: mislavskiy.sm@yandex.ru

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

*****e-mail: adolgov31@yandex.ru

*****e-mail: albantov99@mail.ru

*****e-mail: 1032193187@rudn.ru

*****e-mail: archil7876@yandex.ru

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

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

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

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.

После доработки 15.07.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

В работе приведены сведения о выделенных с клубней картофеля штаммах 53 видов грибов. Образцы пораженных и здоровых клубней картофеля собраны в различных регионах России (Астраханская, Брянская, Владимирская, Воронежская, Иркутская, Калужская, Костромская, Магаданская, Московская, Тамбовская, Тульская области; Республики Адыгея, Крым, Марий Эл, Саха-Якутия, Камчатский и Краснодарский края) в период с 2014 по 2022 г. Из представленных в работе 36 видов являются новыми и ранее не обнаруживались на клубнях. Среди них встречаются как фитопатогены, так и виды, которые могут быть использованы как потенциальные агенты биоконтроля (конкурентоспособные сапротрофы, микотрофы). Найдены виды, известные как эндофиты, а также малоизученные виды, чья роль остается неизвестной. В работе не приведены общеизвестные патогены картофеля, новые виды, информация о которых была ранее опубликована авторами, а также разнообразие грибов рода *Fusarium*, по которому готовится отдельная публикация. В целом, проведенное исследование показывает сложное многообразие грибов в составе микобиоты клубня картофеля.

Ключевые слова: биоразнообразие, защита клубней, картофелеводство, патогены, сапротрофы

DOI: 10.31857/S0026364823020046, **EDN:** NIDZAK

ВВЕДЕНИЕ

Картофель — одна из ключевых сельскохозяйственных культур, объемы валового производства которого в России в 2021 г. составили 18.3 млн т. (Росстат), что делает Россию третьей в мире страной по производству культуры (World potato production, 2022) с многомиллионным внутренним и экспортным рынком. При этом экономические потери от болезней картофеля в отдельных хозяйствах могут составлять 30–70%, а в некоторых случаях — до 100% (Карса, 2008).

Несмотря на большую важность грибных инфекций картофеля с экономической точки зрения, в настоящий момент лишь для нескольких

наиболее опасных патогенов проводятся мониторинговые исследования, причем характер многих исследований основан на оценке лишь внешней симптоматики поражений, что удобно для агротехнической оценки потерь производства, но упускает важные сведения, необходимые для фитопатологического мониторинга. За последнее время накоплено достаточно большое количество данных, свидетельствующих о появлении новых и скрытых инфекций (Fiers et al., 2012; Tiwari et al., 2020), новых видов патогенов (Duellman et al., 2021; Loit, 2021; Yang et al., 2021) и о значении видовых сообществ ризосферы для здоровья картофеля (Kumar et al., 2014; Loit, 2021; Zimudzi et al., 2018). Новые

методы диагностики и исследования филогенетического разнообразия в ассоциациях грибов почв позволили обнаружить, что реальное разнообразие почвенных микромицетов, с которыми может взаимодействовать клубень, выходит далеко за рамки отношений “патоген—хозяин”, и картина продолжает усложняться (García-Ávila et al., 2018; Loit, 2021). Претерпевает изменения и взгляд на хорошо известные патогены клубней. Так, разнообразие грибов рода *Fusarium* на картофеле значительно расширилось за счет более точных систем диагностики (Estrada et al., 2010; Stefańczyk et al., 2016). Ассоциации микромицетов на клубнях картофеля — это сложные комплексы, выходящие далеко за пределы классических агротехнических представлений, отраженных в привычных методиках выращивания и защиты картофеля. При современной тенденции в сторону “зеленых технологий” культивирования и применения биотехнологических методов, большая роль отводится подбору агентов биоконтроля и поддержанию здоровых сообществ ризопланы (Mazzola, Freilich, 2017). В этой связи изучение комплексов почвенной микробиоты в ассоциациях с клубнями и выявление скрытого биологического разнообразия представляется необходимой и первостепенной задачей в мероприятиях по обеспечению современных мер по защите урожая картофеля и разработке актуальных нормативных актов.

Данная работа осуществляет первый шаг в выполнении белых пятен в сфере разнообразия сообществ грибов на клубнях картофеля с акцентом на малоизученные и новые виды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе была исследована микобиота клубней *Solanum tuberosum* разной степени пораженности, которые были собраны в период с 2014 по 2022 г. в различных регионах России (Астраханская, Брянская, Владимирская, Воронежская, Иркутская, Калужская, Костромская, Магаданская, Московская, Тамбовская, Тульская области; республики Адыгея, Крым, Марий Эл, Саха-Якутия, Приморский, Камчатский и Краснодарский края). Для анализа отбирались клубни, выращенные на полях специализированных растениеводческих хозяйств, на участках личных подсобных хозяйств, а также в картофелехранилищах на разных этапах хранения. Внешние условия произрастания клубней, такие как режим полива, обработка фунгицидами, характер севооборота и сопутствующие инфекции на каждом месте сбора были различными.

Сбор клубней в поле проходил в августе — сентябре, когда уже сформированные клубни картофеля достигли товарного размера, однако ботва еще оставалась зеленой. Отбор клубней из хранилищ проводили в течение всего периода хранения клубней с периодичностью в 1–2 месяца; таким

образом, затрагивался весь период хранения клубня от закладки в сентябре и до финальной выгрузки из хранилищ в августе. Каждая отобранная проба представляла собой 5–10 клубней с симптомами от средней пораженности до внешне здоровых, без симптомов поражения.

Клубни тщательно отмывали от поверхностного слоя почвы, после чего опускали на 2 мин в 1–3%-й р-р гипохлорита натрия для стерилизации кожуры от поверхностных сапротрофов. От клубней стерильным ножом отрезали здоровые или с поражениями кусочки кожуры и закладывали в стерильные влажные камеры на 2–4 сут при комнатной температуре. Из пораженных тканей с четко выраженным мицелием одного вида вырезали стерильным скальпелем кусочки и закладывали напрямую на питательную среду с антибиотиком. Для выделения чистых культур использовали чашки Петри со средами картофельно-глюкозный агар (PDA) или сусло-агар (MEA) (все использованные в работе питательные среды приготовлены по Crous et al., 2009) с добавлением антибиотика (гентамицин; 20 мг/л).

Идентификацию по морфолого-культуральным признакам проводили на стандартной среде PDA и/или MEA на 7–10-е сут роста при 25°C на свету для большинства культур. Грибы родов *Aspergillus* и *Penicillium* дополнительно высаживали на агар Чапека (CZA). Грибы семейства *Chaetomiaceae* высаживали на ОА и инкубировали в течение 7 сут при 25°C в темноте. Стерильные изоляты этого семейства дополнительно высаживали на кукурузный агар (CMA), картофельно-сахарозный агар (PCA), MEA и среду Гетчинсона с различными источниками целлюлозы. Идентификацию проводили с применением методов световой микроскопии на микроскопах ЛОМО Микмед-6 Вар.3 и Leica DM 2500 (Leica Microsystems, Германия). Приготовление микроскопических препаратов проводили в лактофеноле (молочная кислота — 100 мл, фенол — 100 г, глицерол — 200 мл, дистиллированная вода — 100 мл), под предметным стеклом или с применением специализированной адгезивной прозрачной пленки Scotch® Crystal, с применением иммерсии. Для первичной идентификации использовали определительные ключи (Domsch et al., 2007), после чего для более точной идентификации внутри родов применяли специальные монографии родов и семейств.

Для получения ДНК чистых культур грибов изоляты высевали на стандартную среду PDA с целлофаном. Снятие мицелия производилось через 3–4 сут во время активной фазы роста. Мицелий гомогенизировали в СТАВ-буфере с шариками оксида циркония Bertin Corp. (Франция) на гомогенизаторе The Precellys® Evolution (Bertin Instruments, Франция). Дальнейшее выделение проводили как описано в работах Kutuzova et al. (2017) и Elansky et al. (2022).

Концентрацию ДНК выделенных культур доводили до 50 нг/мкл и амплифицировали по специфическим участкам: для большинства изолятов был взят ген 5.8S рРНК вместе с регионами 1 и 2 внутренних транскрибируемых спейсера (ITS) (праймеры ITS1F и ITS4, Gardes, Bruns, 1993, White et al., 1990). В качестве дополнительных участков при необходимости анализировали части генов *b-tub* (T1 и TUB4Rd, O'Donnell, Cigelnik, 1997; Groenewald et al., 2013) и *rpb2* (*rpb2*-5F2 и *rpb2*AM-7R, Sung et al., 2007; Miller, Huhndorf, 2005).

Температуру отжига для каждого праймера определяли с помощью программы Promega calculator, заимствовали из литературных источников, либо определяли опытным путем. Производством праймеров занималась компания “Евроген” (Россия). Амплификацию проводили по протоколам, описанным Poluektova et al. (2021).

Разделение фрагментов ДНК, полученных в результате амплификации, проводили методом стандартного электрофореза в агарозном геле с TBE-буфером. Ампликоны нужной длины экстрагировали из геля с помощью набора CleanUp компании “Евроген”. Амплифицированные участки секвенировали с использованием набора реактивов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США, Калифорния) на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 xl (Applied Biosystems, США, Калифорния). Полученные последовательности нуклеотидов обрабатывались в программе Geneious Prime и использовались для поиска соответствия в GenBank для видового определения с помощью программы BLASTn.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты работы представлены в виде аннотированного списка. Обсуждение составлено в виде комментариев к записям о новых видах, отмеченных для картофеля. Виды, ранее отмечавшиеся на картофеле, приведены без комментариев. В списке не приводятся сведения об обнаруженных нами видах фитопатогенных грибов, которые были ранее опубликованы в отдельных работах: *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary (Elansky et al., 2015), *Colletotrichum coccodes* (Wallr.) S. Hughes (Belov et al., 2018), *Alternaria* spp. (Kokaeva et al., 2018, 2022; Kokaeva, Elansky, 2022), *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn (Yarmeeva et al., 2021), *Helminthosporium solani* Durieu et Montagne (Kutuzova et al., 2017; Chudinova et al., 2020), *Acrostalagmus luteoalbus* (Link) Zare, W. Gams et Schroers (Chudinova et al., 2022), *Plyonectria crassa* (Wollenw.) A. Cabral et Crous (Chudinova et al., 2019), *Septotinia populiperda* Waterman et E.K. Cash ex B. Sutton (Chudinova, Elansky, 2021), *Trichocladium solani* Belosokhov et Elansky (Belosokhov et al., 2022). Также не приводятся ви-

ды рода *Fusarium*, так как по ним готовится отдельная публикация.

“МО” — используемое в списке сокращение для обозначения Московской обл. “морф. по.” — сокращение для указания литературы, использованной для морфологического подтверждения в дополнение к молекулярной идентификации. В квадратных скобках приводится ссылка на ID секвенированных последовательностей генов изолятов в базе данных GeneBank.

Базидиомицеты

Athelia epiphylla Pers. — Краснодарский край, сорт Королева Анна, 10.04.2020, Еланский, 182PT19AB [OP289073]. — Новый вид для клубней картофеля в России и в мире. В природе — кортициоидный базидиомицет на хвойном опаде (Larsen et al., 1981). На клубнях и в культуре образует плотные белые склероции. Патогенный статус не установлен, известно, однако, что другие виды *Athelia* могут являться патогенами культурных растений (Adams, Kropp, 1996).

Flammulina rossica Redhead et R.H. Petersen — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Ла Страда, 06.07.2019, Белосохов, 236PT20AB [OP289059]. — Относительно редкий вид, в природе обычно обитающий на древесине лиственных растений (Adamčík, Ripková, 2008) и никогда ранее не отмечавшийся для картофеля в России и в мире. Культура с клубней в питательной среде образует плотные белые склероции. Имеются сведения о присутствии в некоторых штаммах алкалоидов энокиподинов, способных в экспериментах контролировать рост некоторых патогенных грибов и бактерий (Tabuchi et al., 2020).

Аскомицеты

Acremonium minutisporum (Sukapure et Thirum.) W. Gams — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Ла Страда, 03.04.2018, Белосохов, 59MPT18AB. Морф. по: Summerbell et al. (2011). Новый для картофеля вид, редко упоминаемый в литературе, несмотря на описание в 1963 г. Экология изучена очень слабо. Известен как эндофит в ризосфере капустных (Majchrzak et al., 2013). Патогенная роль на клубнях маловероятна, так как для вида была показана слабая лакказная, ксиланазная и лигнин-пероксидазная активность (Ramarajan, Manohar, 2017).

Alternaria alstroemeriae E.G. Simmons et C.F. Hill. — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала, из небольшой чешуйки с внешне здорового клубня, 03.04.2018, Белосохов, 82MPT18AB [OP289030]. Морф. по: Simmons (2007). Вид никогда ранее не отмечался ни на листьях, ни на клубнях картофеля и его патогенный статус в отношении клубней неизвестен. Вид был описан в 2007 г. на декоративном цветковом растении *Alstroemeria*, Liliaceae (Simmons, 2007). На *Alstroemeria* вид вызывает черную пятнистость листьев (Yamagishi et al., 2009). Важно отметить, что *Alstroemeria*, подобно картофелю, является корневищно-клубневым растением. Проведенные в 2013 тесты патогенности показывали способность изолятов *A. alstroemeriae* инфицировать только первичного хозяина и не выявили патогенности

по отношению к растениям *Datura stramonium* и *Capsicum annuum* (Solanaceae) (Nishikawa, Nakashima, 2013).

A. angustiovoidea E.G. Simmons — 5 находок, МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, сорт Гала, 5.08.2017, Белосохов, 38MPL17AB; 41MPL17AB [OP289014]; п. Горшково, сорт Молли, клубни вегетирующего картофеля, 25.07.2017, Белосохов, 27MPL17AB [OM965337, OM965338]; 28MPL17AB [OM965339, OM965340]; 29MPL17AB [OP289011]. Морф. по: Simmons (2007). Вид ранее не был отмечен для картофеля. Описывается как патоген, используемый в биоконтроле сорного растения *Euphorbia* в литературе прошлого столетия (Yang, 1990). Криптический вид с тех пор практически не упоминался в литературе [лишь в 2011 г. как эндофит на *Suaeda* (Sun et al., 2011)], после чего внезапно появился совсем недавно, в 2020 г. в Индии в огородной почве (Abdel-Sater, 2020) и в 2021 г. в Китае, в почве после ротации картофеля (Qi et al., 2021). Было, однако, показано, что *A. angustiovoidea* филогенетически находится очень близко к *A. tenuissima* (Ramires et al., 2018), и, таким образом, изучение других генов изолята представляется необходимым для подтверждения текущей идентификации.

A. doliconidium J.F. Li, Camporesi et K.D. Hyde — 4 находки, МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, сорта Джуга, 7.08.2017, Белосохов, 34MPL17AB [OP289012]; 37MPL17AB; 39MPL17AB [OP289013]; Гала, 14.09.2018, Белосохов, 142MPL18AB. Морф. по: Simmons (2007). Новый вид, описанный в 2018 году на *Rosea canina*, филогенетически близкий к *A. aborescens*, которая является патогеном клубней, обнаруженным во Франции и Саудовской Аравии (Fiers et al., 2012; Gherbawy & Gashgari, 2013). На картофеле ранее не отмечался.

A. multiformis (E.G. Simmons) Woudenberg et Crous — Магаданская обл., Сусуман, 07.02.2017, Еланский, 63PT6318AB [OP289020]. Морф. по: Simmons (2007).

A. poaeicola Thambug., Camporesi et K.D. Hyde — МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, из клубней вегетирующего картофеля сорта Джуга с маслянистыми поражениями на листьях 07.08.2017, Белосохов, 17MPL35 [OM967392]. Сравнительно новый вид, описанный в 2017 г. на различных злаковых. Был выделен вместе с *A. brassicicola* из тех же субстратов и представлял собой полностью стерильный мицелий, не образующий конидий на голодной среде или при облучении UV, идентифицирован по молекулярным признакам. Описавшие вид авторы упоминают, что вид исключительно телеоморфный и не образует анаморфного спороношения (Thambugala et al., 2017). Экологическая роль вида совершенно не изучена, до сих пор организм упоминался только в филогенетических и таксономических работах.

Aspergillus alliaceus Thom et Church — Краснодарский край, сорт Королева Анна, 10.03.2019, Еланский, 291PT19AB [OP289071]. Морф. по: Samson et al. (2011); Houben et al. (2020). — Ранее не отмечавшийся на картофеле вид, со слабо изученной ролью. Известно о способности штаммов продуцировать охратоксины. Использовался в биологическом контроле заразики *Orobanche cernua*, для которой является патогеном (Aybeke et al., 2014).

A. pseudodeflectus Samson et Mouchacca — МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, сорт Гала, 03.04.2018, Белосохов, 128MPL18AB [OP289040]. Морф. по: Houben et al. (2007). Новый вид, ранее не отмечавшийся на картофеле. Роль на клубнях неизвестна, хотя есть данные о том, что штаммы могут быть эндофитами *Vitis vinifera* (Stranska et al., 2022)

A. pseudoglauca Blochwitz — Калужская обл., Козельский р-н, с. Нижние Прыски, сорт Романо, 19.05.2018, Еланский, 170MPL18AB [OP289049] — крайне слабо изученный в аграрном значении ксерофильный вид, роль на клубнях не изучена, ранее на картофеле не отмечался.

Berkeleyomyces basicola (Berk. et Broome) W.J. Nel, Z.W. de Beer, T.A. Duong et M.J. Wingf. (= *Thielaviopsis basicola*) — МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, сорт Гала, 01.11.2017, Белосохов, 50MPL17AB. Морф. по: Nel et al. (2018). Переописанный в 2017 г. вид, хорошо известный как возбудитель черной корневой гнили табака и некоторых злаковых (N. Liu et al., 2019); в 2011 г. был впервые выделен как патоген моркови в Саудовской Аравии (Abd Allah et al., 2011) и совсем недавно обнаруженный в Аргентине как патоген батата (Martino et al., 2021). В данной работе впервые изолирован с клубней картофеля.

Botrytis cinerea Pers. — две находки, МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Джуга, 01.11.2017, 49MPL17AB; 03.04.2018, 58 MPL18AB, Белосохов, морф. по: Domsch et al. (2007).

Cephalotrichum asperulum (J.E. Wright et S. Marchand) Sandoval-Denis, Guarro et Gene — МО, Люберецкий р-н, п. Красково, ВНИИКХ, сорт Гала, 25.12.2019, Еланский, 274PT20AB. Морф. по: Domsch et al. (2007). Практически неизученный вид с неясной экологией. В 2020 г. был идентифицирован на растительных остатках в Иране (Ghosh et al., 2020), гербарные материалы типовых образцов изначально изолированы из гумуса и с зерна (Sandoval-Denis et al., 2016). Патогенный статус неизвестен.

Cephalotrichum purpureofusum (S. Hughes) S. Hughes — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Джуга 03.03.2018, Белосохов, 104MPL18AB. Морф. по: Domsch et al. (2007).

Cercospora beticola Saccardo — две находки, Краснодарский край, картофель неизвестного сорта, 1.08.2017, Белосохов, 15KPT17AB [OM967388], 17KPT17AB [OP289010]. Морф. по: Groenewald et al. (2013). Известный агент пятнистости листьев сахарной свеклы, ранее никогда не отмечался на картофеле в России или в мире, однако недавние исследования показали высокую пластичность вида и способность иметь широкий спектр альтернативных хозяев помимо основного (Knight et al., 2019).

Chaetomium globosum Kunze ex Fries — две находки, МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Леди Бланка, 14.09.2018, Белосохов, 68MPL18AB [OP289024]; 71MPL18AB [OM965343]. Морф. по: Wang et al. (2019).

Cladosporium cladosporioides (Fresen.) G. A. de Vries — 3 находки, МО, Дмитровский р-н, Рогачево, Белосохов, различные сорта [OM965344, OM965345]. морф. по: Bensch et al. (2012, 2015).

C. herbarum (Pers.) Link — две находки МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Чикаго 1.08.2017, Белосохов, 5MPL17AB [OP289008]; 1MPL17AB. Морф. по: Bensch et al. (2012, 2015).

C. verrucocladosporioides Bensch, H.-D. Shin, Crous et U. Braun — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Джуга 07.08.2017, Белосохов, 33MPL17AB [OM965341]. морф. по: Bensch et al. (2012, 2015).

Clonostachys compactiuscula (Sacc.) D. Hawksw. et W. Gams 104 MPL18AB — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала, 03.04.2018, Белосохов, 104MPL18AB. Морф. по: Schroers (2001). — Довольно редкий вид, не-

часто упоминающийся в литературе. Изоляты вида известны из ризосферы, разлагающихся листьев магнолии и других субстратов в умеренно-тропической зоне (Schroers, 2001). Выделенный в Окинаве (Япония) штамм имел высокие показатели продукции клонопрогенов, структурных аналогов N¹⁴-пальмитоилс-прогена, сильного сидерофора (Ouchi et al., 2020). Высокая афинность к железу может быть причиной показанной способности вида к биоконтролю *Phytophthora infestans* (Oliveira dos Santos et al., 2014). Сам вид, несмотря на имеющиеся тестирования против вышеуказанного патогена картофеля, никогда раньше не выделялся с клубней или вегетирующих растений.

C. rosea f. *catenulata* (J.C. Gilman et E.V. Abbott) Schroers — 10 находок, повсеместно [OM965336, OM965347, OM967399, OP289021, OP289025-OP289027, OP289067, OP289070, OP289072]. Морф. по: Schroers (2001).

C. solani f. *nigrovirens* (J.F.H. Beyma) Schroers — 15 находок, повсеместно. [OM967396, OP289029, OP289041, OP289054, OP289057, OP289058, OP289060, OP289061, OP289063, OP289065]. Морф. по: Schroers (2001).

Curvularia lunata (Wakker) Boedijn — МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, сорт Молли, 03.04.2018, Белосохов, 116 МРТ18АВ. Морф. по: Domsch et al. (2007). Известный корневой патоген различных растений, включая батат (Ray, Vuju, 2003), имеющий способность переходить на различных хозяев (Fajolu et al., 2012). Ранее был обнаружен на клубнях картофеля в Южной Африке (Istifanus et al., 2014) как вторичный патоген. В данной работе выделен с клубней без ярко выраженных повреждений.

Ilyonectria destructans (Zinssm.) Rossman, L. Lombard et Crous — МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, сорт Гала, семенные клубни, 26.08.2019, Белосохов, 179РТ19АВ. Морф. по: Domsch et al. (2007).

Dichotomopilus funicola (Cooke) X. Wei Wang et Samson (= *Chaetomium funicola*) — Краснодарский край, сорт Королева Анна, 10.03.2020, Еланский, 283РТ19 [OP289068]. Морф. по: Wang et al. (2019). В то время, как *Chaetomium globosum* хорошо известен на клубнях в качестве агента биоконтроля заболеваний различных растений (Ashwini, 2019; Bonifaz, Tirado-Sánchez, 2017; Walther, Gindrat, 1988), включая фитофтороз (Shanthiyaa et al., 2013), *Dichotomopilus funicola* не был изолирован из клубней картофеля. Несмотря на это, вид упоминается на связанных с картофелем субстратах, например, в почвах интенсивного выращивания картофеля в Италии (Manici, Caputo, 2009), где, однако, был идентифицирован только по ITS, который не подходит для разделения видов семейства (Wang et al., 2016, 2019), ввиду чего к этой идентификации следует относиться с осторожностью. В Индии вид был идентифицирован на овощных отходах, куда, помимо *Solanum tuberosum* L., входили *Euryale ferox* Salisb., *Phaseolus* sp., *Sechium edule* Sw., *Brassica oleracea* L. var. *botrytis*, *Musa paradisiaca* L. и *Bambusa arundinaceae* Willd. (Sharma, Pandey, 2010). Ввиду смешанного характера итогового субстрата, невозможно утверждать, что в цитируемой работе *Dichotomopilus funicola* был изолирован именно с картофеля.

Didymella microchlamydospora (Aveskamp et Verkley) Q. Chen et L. Cai — МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, сорт Гала, 28.07.2017, Белосохов, 11М_17. Фомоидный плеоспоровый вид, мало встречающийся в литературе. Известно, что он является патогеном *Morus nigra* (Akram Ahmadpour et al., 2017) и *Phoenix dactylifera* (Al-Nadabi et al., 2020), и филогенетически отстоит от пато-

генных видов *Phoma* на картофеле (Chen et al., 2015). Был впервые изолирован из клубней картофеля в Московской обл. в период вегетации незадолго перед уборкой, и его патогенный статус не установлен.

Epicoccum nigrum Link — МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, сорт Ла Страда, 06.12.2019, Белосохов, 230РТ20АВ [OP289056] — Известный арбускулярно-микоризный гриб, участвующий в биоконтроле корневых патогенных грибов, бактерий и нематод различных растений (Bagy et al., 2019; Li et al., 2013; Zhou et al., 2020), в т.ч. на картофеле. В России задокументирован на картофеле впервые.

Geotrichum candidum Link — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Леди Бланка, 14.09.2018, Белосохов, 168МРТ18АВ [OP289048].

Gibellulopsis nigrescens (Pethybr.) Zare, W. Gams et Summerb. — две находки, Краснодарский край, 01.08.2017, Еланский, 16КгРТ17АВ [OM965334]; МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Ла Страда, 06.12.2019, Белосохов, 258РТ20АВ. Морф. по: Domsch et al. (2007), Giraldo and Crous (2019)

Gliomastix murorum (Corda) S. Hughes — 5 находок, МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорта Гала, Демон, Джуга, Белосохов, 2017-2018 [OP289032].

Humicola mutabilis X. Wei Wang et Houbraken — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала, 03.04.2018, Белосохов, 108МРТ18АВ [OP289035]. Морф. по: Wang et al. (2019). Описанный в 2018 г. вид, единственное упоминание которого приводится из почвы в Израиле (Wang et al., 2019). Это первая находка вида на картофеле. Выделен из клубней без признаков поражения.

Juxtiphoma eupyrena (Sacc.) Valenz.-Lopez, Crous, Stchigel, Guarro et Cano — 5 находок Магаданский край, клубень картофеля, 2017, одна находка МО, клубень картофеля, край некроза, 2021, одна находка — Астраханская обл., стебель картофеля, 2021, Еланский, 17МаССК1_1 [OP896839, OP896840]. *J. eupyrena* описан как почвенный гриб, был также найден на клубнях картофеля (А'Нара, 2015). Все штаммы проявили слабую патогенность при тестировании на ломтиках клубней картофеля.

Marquandomyces marquandii (Massee) Samson, Houbraken et Luangsaard — две находки, МО, Дмитровский р-н, Рогачево, Белосохов, 01.07.2017, 80МРТ18АВ; 01.11.2017, 48МРТ17АВ. Морф. по: Mongkolsamrit et al. (2020). Вид, применяемый в качестве агента биоконтроля грибов и нематод в сельском хозяйстве (Baron et al., 2020). Ранее упоминался на картофеле лишь в Турции, где был изолирован из склеротиев *Rhizoctonia solani* (Diemer et al., 2011).

Orbilia oligospora (Fresen.) Baral et E. Weber — МО, Дмитровский р-н, п. Рогачево, 06.08.2017, Белосохов, 42МСРс17АВ [OM967393]. Морф. по: Domsch et al. (2007), Камчатский край, 2022, Еланский, 22Кам3_1 [OP978322].

Penicillium sp. — восемь находок, сорта Гала, Ла Страда; Тульская обл., сорт Гала, 10.03.2020, Белосохов, 348РТ20АВ. — Грибы рода *Penicillium* считаются повсеместно распространенными почвенными сапротрофами с мало изученной ролью в ризосфере. В литературе можно обнаружить упоминание на клубнях *P. brasilianum*, *P. freii*, *P. paneum*, *P. raistrickii* (Fiers et al., 2012) *P. brevicompactum*, *P. chrysogenum*, *P. purpurogenum* (Gherbawu, Gashgari, 2013), однако эти виды не были обнаружены в данной работе. Напротив, приводимые ниже виды рода

Penicillium, обнаруженные в России, являются новыми для картофеля.

Penicillium cavernicola Frisvad et Samson — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Маэстро, 03.04.2018, Белосохов, 83MPT18AB [OP289031]. морф. по: Houbroken and Samson (2011).

P. jensenii K.M. Zalessky — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, неизвестный сорт, 01.11.2017, Белосохов, 43MPT17AB [OP289015]. Морф. по: Visagie et al. (2014).

P. olsonii Bainier et Sartory — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала, 14.09.2018, Белосохов, 67MPT18AB [OP289023]. Морф. по: Samson et al. (2004) — выделен со склероциев *Rhizoctonia solani*.

P. robsamsonii Houbroken et Frisvad — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Ла Страда, 06.12.2019, Белосохов, 240PT20AB [OP289062]. Морф. по: Houbroken et al. (2020).

P. subrubescens Houbroken, Mansouri, Samson et Frisvad — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Джура, 03.04.2018, Белосохов, 61MPT18AB [OP289019]. Морф. по: Houbroken et al. (2020).

Plectosphaerella cucumerina (Lindf.) W. Gams — две находки, МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Джура, 03.04.2018, Белосохов, 132MPT18AB [OP289042]; 161MPT18AB [OP289047].

P. oligotrophica T.T. Liu, D.M. Hu et L. Cai — 3 находки, МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорта Джура, Гала, Ла Страда, Белосохов, 01.11.2017, 45MPT17AB [OP289016]; 03.04.2018, 95MPT18AB [OP289034]; 06.12.2019, 256PT20AB [OP289064]. Морф. по: Liu et al. (2013). Описанный в 2013 г. из почвы в Китае вид до сих пор не упоминался в литературе кроме как в таксономических работах. Это первая находка на картофеле в мире. Во всех случаях выделялся с клубней без признаков поражений.

Pseudogymnoascus destructans (Blehert et Gargas) Minnis et D.L. Lindner — МО, Дмитровский р-н, п. Горшково, сорт Гала, 25.07.2017, Белосохов, 21MPT17AB [OM967389]. Морф. по: Gargas et al. (2009) — термофильный вид, ассоциированный с синдромом белого носа у летучих мышей (Gargas et al., 2009), изредка упоминается как патоген человека, но ранее никогда не отмечался на клубнях картофеля или как растительный патоген. Выделенный изолят не проявлял патогенности по отношению к клубням.

Pyrenophora trichostoma (Fr.) Fuckel — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, 28.07.2017, Белосохов, 9MPL17AB [OM965332]. Плеоспоровый гриб, близкий к *Cochliobolus* и *Curvularia* и известный как возбудитель пятнистости листьев различных злаков (Goonasekara et al., 2020), однако ни разу не отмечался на картофеле, и его роль как агента ризопланы до конца неясна. Изолированный в Московской обл. штамм с клубней в конце периода вегетации представлял собой стерильный изолят, образующий на питательной среде многочисленные погруженные склероции.

Sarocladium strictum (W. Gams) Summerbell — две находки, МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала, 03.04.2018, Белосохов, 91MPT18AB [OM967397]; 126MPT18AB [OP289038]. Морф. по: Summerbell et al. (2011).

Simplicillium aogashimaense Nonaka, Kaifuchi et Masuma — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала, 14.09.2018, Белосохов, 65MPT18AB [OP289022]. — Эндофитный вид, в природе ассоциированный с древесными породами, и участвующий в защите от грибных патогенов (Costa et al., 2020), в данной работе впервые

обнаружен на картофеле, выделен из клубней с симптомами резиновой гнили.

S. lamellicola (F.E.V. Sm.) Zare et W. Gams — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала, Белосохов, 14.09.2018, 76MPT18AB [OP289028] — второй вид, идентифицированный на клубнях с симптомами резиновой гнили, где образовывал споронотение, сильно напоминающее *Fusarium*.

Stilbella aciculosa (Ellis et Everh.) Seifert — Брянская обл., пос. Кузьмино, сорт Сантэ, 11.2021, Ярмеева, 358PT20AB [OM965354]. Нектриевый гриб, новизна которого для клубней картофеля дискусионна. Формально в литературе не существует сообщения об обнаружении вида на клубнях, однако многие коллекционные образцы выделены из разлагающейся картофельной ботвы или из почвы на картофельном поле (Gräfenhan et al., 2011). В РФ этот вид выделен впервые. Вид является, по-видимому, достаточно редким, поскольку в литературе последние упоминания уходят в 1993 г., когда была исследована его эффективность против *Rhizoctonia solani* в качестве агента биоконтроля (Lewis, Papavizas, 1993). С тех пор единственный штамм 112В или его клоны появлялись как референсные культуры в различных исследованиях по биоконтролю, но новые изоляты не выделялись (Brewer, Larkin, 2005; Larkin, Fravel, 1998). В настоящем исследовании вид был изолирован в Брянской обл. из влажных вдавленных потемнений на клубнях, пораженных альтернариозом.

Talaromyces amestolkiae N. Yilmaz, Houbroken, Frisvad et Samson — две находки, Владимирская обл., Камешковский р-н., с. Коверино, сорт Ред Скарлетт, 27.10.2020, Миславский, 356PT20AB [OP289075]; Брянская обл., пос. Кузьмино, сорт Сантэ, Еланский, 11.2021, 357PT20AB [OM965353]. Морф. по: Houbroken et al. (2020). — Сравнительно недавно (в 2012) описанный вид, про который не так много известно в современной литературе. Подтверждено его присутствие в корнях мангровых деревьев и *Tripterogium wilfordii* (Fu et al., 2020), патогенность в отношении москитов (Jaber et al., 2016), и способность вызывать легочные инфекции у пациентов в группе риска (Villanueva-Lozano et al., 2017). Его штаммы выделялись с широкого круга субстратов: от пшеницы и кофейных ягод до помета или бронхоальвеолярной жидкости иммуносупрессированных пациентов в палатах интенсивной терапии (Yilmaz et al., 2012), а сам вид отличается активным спорообразованием, что делает его потенциальным контаминантом. Однако в текущем исследовании изолят был выделен прямым посевом кусочка ткани пораженного альтернариозом клубня, что говорит о том, что изолят имел прямое отношение к клубням и не являлся случайным контаминантом с поверхности.

Trichoderma citrinoviride Bissett — МО, Дмитровский р-н, п. Горшково, сорт Гала, 25.07.2017, Белосохов, 19MPT17AB [OM965335]. Морф. по: Jaklitsch and Voglmaуr (2015).

T. harzianum Rifai — МО, Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала 03.04.2018, Белосохов, 125MPT18AB [OP289037]. Морф. по: (Jaklitsch, Voglmaуr, 2015).

Verticillium biguttatum W. Gams — две находки, МО, Одинцовский р-н, р/п Большие Вяземы, ВНИИФ, сорт Гала 17.08.2019, Белосохов, 180PT19AB [OP289051]; Дмитровский р-н, Рогачево, сорт Гала, 26.08.2019, Белосохов, 181PT19AB [OP289052]. Морф. по: Zare and Gams (2000).

V. tricornis I. Isaacs — Тамбовская обл., Мичуринск, 10.01.2020, Белосохов, 193РТ20АВ. Морф. по: Zare, Gams (2000).

Таким образом, проведенная работа показала высокое разнообразие микобиоты, ассоциированной с клубнями картофеля. Из приведенных в работе 53 видов грибов, ассоциированных с клубнями картофеля, 36 ранее не обнаруживались на клубнях. Среди выявленных видов встречаются как патогены, так и потенциальные агенты биоконтроля или эндофиты. При этом подавляющая часть показанного разнообразия представлена крайне малоизученными видами с до конца не ясной экологией и ролью в составе микробиоты картофеля. Это свидетельствует о необходимости тщательного анализа микробиоты при разработке и применении систем защиты картофеля.

Работа поддержана Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение № 075-15-2021-1396).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abd Allah E.F., Hashem A., Bahkali A.H. et al. First report of black root rot disease (*Thielaviopsis basicola*) of carrot in Saudi Arabia. Afr. J. Microbiol. Res. 2011. V. 5 (18). P. 2867–2869.
<https://doi.org/10.5897/AJMR10.396>
- Abdel-Sater M.A. *Alternaria arborescens* and *Alternaria angustioidea*, two new additions to soil fungi of Egypt. J. Multidisciplinary Sci. 2020. V. 2 (1). P. 1–6.
<https://doi.org/10.33888/jms.2020.211>
- Adamčík S., Ripková S. New collections of *Flammulina rosea*. Czech Mycology. 2008. V. 60 (1). P. 113–121.
<https://doi.org/10.33585/cmy.60110>
- Adams G.C., Kropp B.R. *Athelia arachnoidea*, the sexual state of *Rhizoctonia carotae*, a pathogen of carrot in cold storage. Mycologia. 1996. V. 88 (3). P. 459–472.
<https://doi.org/10.1080/00275514.1996.12026672>
- A'Hara D. Detection and identification of *Phoma* pathogens of potato. Methods Mol. Biol. 2015. V. 1302. P. 17–27.
https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2620-6_2
- Akram Ahmadpour S., Farokhinejad R., Mehrabi-Koushki M. Further characterization and pathogenicity of *Didymella microchlamydospora* causing stem necrosis of *Morus nigra* in Iran. Mycosphere. 2017. V. 8 (7). P. 835–852.
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/8/7/3>
- Al-Nadabi H., Maharachchikumbura S.S.N., Al-Ghaffi Z.S. et al. Molecular identification of fungal pathogens associated with leaf spot disease of date palms (*Phoenix dactylifera*). All Life. 2020. V. 13 (1). P. 587–597.
<https://doi.org/10.1080/26895293.2020.1835740>
- Ashwini C. A review on *Chaetomium globosum* is versatile weapons for various plant pathogens. J. Pharmacognosy. 2019. V. 8 (2). P. 946–949.
- Aybeke M., Şen B., Ökten S. *Aspergillus alliaceus*, a new potential biological control of the root parasitic weed *Orobancha*. Journal of Basic Microbiology. 2014. V. 54 (SUPPL.1). P. S93–S101.
<https://doi.org/10.1002/jobm.201300080>
- Bagy H.M.M.K., Hassan E.A., Nafady N.A. et al. Efficacy of arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic strain *Epicothium nigrum* ASU11 as biocontrol agents against blackleg disease of potato caused by bacterial strain *Pectobacterium carotovora* subsp. *atrosepticum* PHY7. Biological Control. 2019. V. 134 (February). P. 103–113.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.03.005>
- Baron N.C., de Souza Pollo A., Rigobelo E.C. *Purpureocillium lilacinum* and *Metarhizium marquandii* as plant growth-promoting fungi. PeerJ. 2020. V. 2020 (5). P. e9005.
<https://doi.org/10.7717/peerj.9005>
- Belosokhov A.F., Yarmeeva M.M., Kokaeva L.Yu. et al. *Trichocladium solani* sp. nov. — a new pathogen on potato tubers causing yellow rot. Journal of Fungi. 2022. V. 8(11). № 1160. <https://doi.org/10.3390/jof8111160>
- Belov G.L., Belosokhov A.F., Kutuzova I.A. et al. *Colletotrichum coccodes* in potato and tomato leaves in Russia. J. Plant Diseases and Protection. 2018. V. 125 (3). P. 311–317.
<https://doi.org/10.1007/S41348-017-0138-0>
- Bensch K., Braun U., Groenewald J.Z. et al. The genus *Cladosporium*. Stud. Mycol. 2012. V. 72. P. 1–401.
<https://doi.org/10.3114/sim0003>
- Bensch K., Groenewald J.Z., Braun U. et al. Common but different: The expanding realm of *Cladosporium*. Stud. Mycol. 2015. V. 82. P. 23–74.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2015.10.001>
- Bonifaz A., Tirado-Sánchez A. Cutaneous disseminated and extracutaneous sporotrichosis: Current status of a complex disease. J. Fungi. 2017. V. 3 (1).
<https://doi.org/10.3390/jof3010006>
- Brewer M.T., Larkin R.P. Efficacy of several potential biocontrol organisms against *Rhizoctonia solani* on potato. Crop Protection. 2005. V. 24 (11). P. 939–950.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2005.01.012>
- Chen Q., Jiang J.R., Zhang G.Z. et al. Resolving the *Phoma* enigma. Stud. Mycol. 2015. V. 82. P. 137–217.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2015.10.003>
- Chudinova E.M., Elansky S.N. First report of *Septotinia populiperda* on potato tubers in Russia. J. Plant Pathol. 2021. V. 103 (2). P. 665.
<https://doi.org/10.1007/s42161-021-00751-2>
- Chudinova E.M., Kokaeva L.Yu., Elansky S.N. et al. The occurrence of thiabendazole-resistant isolates of *Helminthosporium solani* on potato seed tubers in Russia. J. Plant Diseases and Protection. 2020. V. 127 (3). P. 421–423.
<https://doi.org/10.1007/S41348-020-00313-1>
- Chudinova E.M., Vedmedenko D.V., Platonov V.A. et al. First report of potato tuber disease caused by *Acrostalagmus luteoalbus*. J. Plant Pathology. 2022. V. 104 (3).
<https://doi.org/10.1007/s42161-022-01173-4>
- Chudinova E., Platonov V., Elansky S. et al. First report of *Ilyonectria crassa* on potato. J. Plant Pathology. 2019. V. 101 (4). P. 1293–1294.
<https://doi.org/10.1007/s42161-019-00355-x>
- Costa D., Tavares R.M., Baptista P. et al. Cork oak endophytic fungi as potential biocontrol agents against *Biscogniauxia mediterranea* and *Diplodia corticola*. Journal of Fungi. 2020. V. 6 (4). P. 287.
<https://doi.org/10.3390/jof6040287>

- Crous P.W., Verkley G.J., Groenewald J.Z. et al. Fungal Biodiversity. CBS laboratory manual series 1. Centraalbureau voor Schimmelcultures. Westerdijk, 2009.
- Diemrci E., Dane E., Eken C. In vitro antagonistic activity of fungi isolated from sclerotia on potato tubers against *Rhizoctonia solani*. Turkish J. Biol. 2011. V. 35 (4). P. 457–462.
<https://doi.org/10.3906/biy-1004-98>
- Domsch K.H., Anderson T.-H., Gams W. et al. Compendium of soil fungi IHW Verlag, 2006.
- Duellman K.M., Lent M.A., Brown L. et al. First report of rubbery rot of potato caused by *Geotrichum candidum* in the United States. Plant Disease. 2021. V. 105 (4). P. 1206.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-08-20-1815-PDN>
- Elansky S.N., Pobedinskaya M.A., Kokaeva L.Yu. et al. *Phytophthora infestans* populations from the European part of Russia: Genotypic structure and metalaxyl resistance. J. Plant Pathology. 2015. V. 97 (3). P. 449–456.
<https://doi.org/10.4454/JPP.V97I3.020>
- Elansky S.N., Chudinova E.M., Elansky A.S. et al. Microorganisms in spent water-miscible metalworking fluids as a resource of strains for their disposal. J. Cleaner Production. 2022. V. 350. P. 131438.
<https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2022.131438>
- Estrada R., Gudmestad N.C., Rivera V.V. et al. *Fusarium graminearum* as a dry rot pathogen of potato in the USA: Prevalence, comparison of host isolate aggressiveness and factors affecting aetiology. Plant Pathology. 2010. V. 59 (6). P. 1114–1120.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02343.x>
- Fajolu O.L., Vu A.L., Dee M.M. et al. First report of leaf spot and necrotic roots on switchgrass caused by *Curvularia lunata* var. *aeria* in the United States. Plant Disease. 2012. V. 96 (9). P. 1372–1372.
<https://doi.org/10.1094/pdis-09-11-0772-pdn>
- Feng X., Li S.-P., Lu Y.-F. et al. *Bjerkandera adusta* M1 inhibits the growth of *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* and *Fusarium* wilt incidence in *Brassica napus* L. J. Plant Pathology. 2021. V. 103 (2). P. 483–491.
<https://doi.org/10.1007/s42161-021-00753-0>
- Fiers M., Chatot C., Edel-Hermann V. et al. Diversity of microorganisms associated with atypical superficial blemishes of potato tubers and pathogenicity assessment. Eur. J. Plant Pathology. 2010. V. 128 (3). P. 353–371.
<https://doi.org/10.1007/s10658-010-9657-2>
- Fiers M., Edel-Hermann V., Chatot C. et al. Potato soil-borne diseases. A review. Agronomy for Sustainable Development. 2012. V. 32 (1). P. 93–132.
<https://doi.org/10.1007/s13593-011-0035-z>
- Fu Y., Li C., Zhu J. et al. A new meroterpenoid from endophytic fungus *Talaromyces amestolkiae* CS-O-1. Biochemical Systematics and Ecology. 2020. V. 93.
<https://doi.org/10.1016/j.bse.2020.104186>
- García-Ávila C.D.J., Valenzuela-Tirado G.A., Florencio-Anastasio J.G.G. et al. Organismos asociados a daños en tubérculos de papa en postcosecha. Revista Mexicana de Fitopatología, Mexican Journal of Phytopathology. 2018. V. 36 (2).
<https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.1801-1>
- 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>
- Gargas A., Trest M.T., Christensen M. et al. *Geomyces destructans* sp. nov. associated with bat white-nose syndrome. Mycotaxon. 2009. V. 108 (1). P. 147–154.
<https://doi.org/10.5248/108.147>
- Gherbawy Y.A., Gashgari R.M. Mycobiota associated with superficial blemishes of potato tubers. Food Biotechnol. 2013. V. 27 (2). P. 137–151.
<https://doi.org/10.1080/08905436.2013.781947>
- Ghosta Y., Azizi R., Poursafar A. New species of synnematosus fungi for Iran mycobiota. J. Plant Research (Iranian Journal of Biology). 2020. V. 33 (4). P. 998–1009.
https://plant.ijbio.ir/article_1654.html
- Giraldo A., Crous P.W. Inside *Plectosphaerellaceae*. Stud. Mycol. 2019. V. 92. P. 227–286.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.10.005>
- Goonasekara I.D., Bulgakov T., Jayawardena R.S. *Pyrenophora trichostoma* (Pleosporaceae, Pleosporales): an overview of the species and first record on *Bromopsis inermis* from Russia. Plant Pathol. Quarantine. 2020. V. 10 (1). P. 133–143.
<https://doi.org/10.5943/ppq/10/1/15>
- Gräfenhan T., Schroers H.J., Nirenberg H.I. et al. An overview of the taxonomy, phylogeny, and typification of nectriaceous fungi in *Cosmospora*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Stilbella*, and *Volutella*. Stud. Mycol. 2011. V. 68. P. 79–113.
<https://doi.org/10.3114/sim.2011.68.04>
- Groenewald J.Z., Nakashima C., Nishikawa J. et al. Species concepts in *Cercospora*: Spotting the weeds among the roses. Stud. Mycol. 2013. V. 75 (1). P. 115–170.
<https://doi.org/10.3114/sim0012>
- Guler P., Akata I., Kutluer F. Antifungal activities of *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst and *Lactarius vellereus* (Pers.) Fr. African Journal of Biotechnology. 2009. V. 8 (16). P. 3811–3813.
<http://www.academicjournals.org/AJB>
- Houbraken J., Due M., Varga J. et al. Polyphasic taxonomy of *Aspergillus* section *Usti*. Stud. Mycol. 2007. V. 59. P. 107–128.
<https://doi.org/10.3114/sim.2007.59.12>
- Houbraken J., Kocsubé S., Visagie C.M. et al. Classification of *Aspergillus*, *Penicillium*, *Talaromyces* and related genera (*Eurotiales*): An overview of families, genera, subgenera, sections, series and species. Stud. Mycol. 2020. V. 95. P. 5–169.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.05.002>
- Houbraken J., Samson R.A. Phylogeny of *Penicillium* and the segregation of *Trichocomaceae* into three families. Stud. Mycol. 2011. V. 70. P. 1–51.
<https://doi.org/10.3114/sim.2011.70.01>
- Istifanus M.F., Ogbonna A.I., Sila M.D. et al. Species of microorganisms associated with decayed tubers of Irish potato in storage in Plateau State, Nigeria. IOSR J. Environmental Science, Toxicology and Food Technology. 2014. V. 8 (12). P. 54–57.
<https://doi.org/10.9790/2402-081215457>
- Jaber S., Mercier A., Knio K. et al. Isolation of fungi from dead arthropods and identification of a new mosquito natural pathogen. Parasites and Vectors. 2016. V. 9 (1). P. 1–10.
<https://doi.org/10.1186/s13071-016-1763-3>

- Jaklitsch W.M., Voglmayr H. Biodiversity of *Trichoderma* (*Hypocreaceae*) in Southern Europe and Macaronesia. *Stud. Mycol.* 2015. V. 80. P. 1–87.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.11.001>
- Kapsa J.S. Important threats in potato production and integrated pathogen/pest management. *Potato Research.* 2008. V. 51 (3–4). P. 385–401.
<https://doi.org/10.1007/s11540-008-9114-1>
- Knight N.L., Vaghefi N., Kikkert J.R. et al. Alternative hosts of *Cercospora beticola* in field surveys and inoculation trials. *Plant Disease.* 2019. V. 103 (8). P. 1983–1990.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-01-19-0229-RE>
- Kokaeva L.Yu., Yarmeeva M.M., Kokaeva Z.G. et al. Phylogenetic study of *Alternaria* potato and tomato pathogens in Russia. *Diversity.* 2022. V. 14. P. 685.
<https://doi.org/10.3390/d14080685>
- Kokaeva L.Yu., Belosokhov A.F., Doeva L.Yu. et al. Distribution of *Alternaria* species on blighted potato and tomato leaves in Russia. *J. Plant Diseases and Protection.* 2018. V. 125 (2). P. 205–212.
<https://doi.org/10.1007/S41348-017-0135-3>
- Kokaeva L.Yu., Elansky S.N. First report of *Alternaria alternariacida* causing potato leaf blight in the Far East, Russia. *Plant Disease.* 2022.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-02-22-0291-PDN>
- Kumar V.B., Perween F., Sinha A. et al. Mycoflora of potato (*Solanum tuberosum* L.) slices and their succession. *International J. Environmental Sciences.* 2014. V. 4 (5). P. 937–944.
<https://doi.org/10.6088/ijes.2014040404532>
- Kutuzova I.A., Kokaeva L.Yu., Pobendinskaya M.A. et al. Resistance of *Helminthosporium solani* strains to selected fungicides applied for tuber treatment. *J. Plant Pathology.* 2017. V. 99 (3). P. 635–642.
<https://doi.org/10.4454/jpp.v99i3.3950>
- Larkin R.P., Fravel D.R. Efficacy of various fungal and bacterial biocontrol organisms for control of Fusarium wilt of tomato. *Plant Disease.* 1998. V. 82 (9). P. 1022–1028.
<https://doi.org/10.1094/PDIS.1998.82.9.1022>
- Larsen M.J., Jurgensen M.F., Harvey A.E. *Athelia epiphylla* associated with colonization of subalpine fir foliage under psychrophilic conditions. *Mycologia.* 1981. V. 73 (6). P. 1195–1202.
<https://doi.org/10.1080/00275514.1981.12021456>
- Lewis J.A., Papaviza G.C. *Stilbella aciculosa*: A potential biocontrol fungus against *Rhizoctonia solani*. *Biocontrol Science and Technology.* 1993. V. 3 (1). P. 3–11.
<https://doi.org/10.1080/09583159309355253>
- Li Y., Xia L.Q., Wang Y.N. et al. The inhibitory effect of *Epicoecum nigrum* strain XF1 against *Phytophthora infestans*. *Biological Control.* 2013. V. 67 (3). P. 462–468.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.09.007>
- Liu N., Jiang S., Feng S. et al. A duplex PCR assay for rapid detection of *Phytophthora nicotianae* and *Thielaviopsis basicola*. *Plant Pathology Journal.* 2019. V. 35 (2). P. 172–177.
<https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.09.2018.0173>
- Liu S., Han M.L., Xu T.M. et al. Taxonomy and Phylogeny of the *Fomitopsis pinicola* complex with descriptions of six new species from East Asia. *Frontiers in Microbiology.* 2021. V. 12.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.644979>
- Liu T.T., Hu D.M., Liu F. et al. Polyphasic characterization of *Plectosphaerella oligotrophica*, a new oligotrophic species from China. *Mycoscience.* 2013. V. 54 (5). P. 387–393.
<https://doi.org/10.1016/j.myc.2013.01.003>
- Loit K. Pathogenic and arbuscular mycorrhizal fungi in potato fields in Estonia [Eesti Maaülikool]. Tartu, 2021.
<https://dspace.emu.ee/handle/10492/6788>
- Majchrzak B., Okorski A., Chodorowski B. Fungi isolated from the rhizosphere of spring cruciferous plants. *Acta Mycologica.* 2013. V. 43 (2). P. 181–191.
<https://doi.org/10.5586/am.2008.023>
- Manici L.M., Caputo F. Fungal community diversity and soil health in intensive potato cropping systems of the east Po valley, northern Italy. *Ann. Appl. Biology.* 2009. V. 155 (2). P. 245–258.
<https://doi.org/10.1111/J.1744-7348.2009.00335.X>
- Martino J.A., Feo L., V. Di et al. First report of *Berkeleyomyces basicola* (synonymous: *Thielaviopsis basicola*) on roots of sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam] in Argentina. *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo.* 2021. V. 53 (1). P. 283–287.
<https://doi.org/10.48162/rev.39.027>
- Mazzola M., Freilich S. Prospects for biological soilborne disease control: application of indigenous versus synthetic microbiomes. *Phytopathology.* 2017. V. 107 (3). P. 256–263.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-16-0330-RVW>
- Miller A.N., Huhndorf S.M. Multi-gene phylogenies indicate ascomal wall morphology is a better predictor of phylogenetic relationships than ascospore morphology in the *Sordariales* (*Ascomycota*, *Fungi*). *Molec. Phylogenetics and Evolution.* 2005. V. 35 (1). P. 60–75.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.01.007>
- Mongkolsamrit S., Khonsanit A., Thanakitpipattana D. et al. Revisiting *Metarhizium* and the description of new species from Thailand. *Stud. Mycol.* 2020. V. 95. P. 171–251.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.04.001>
- Nakashima K., Tomida J., Hirai T. et al. Sesquiterpenes with new carbon skeletons from the basidiomycete *Phlebia tremellosa*. *J. Natural Medicines.* 2019. V. 73 (3). P. 480–486.
<https://doi.org/10.1007/s11418-019-01286-8>
- Nel W.J., Duong T.A., Wingfield B.D. et al. A new genus and species for the globally important, multihost root pathogen *Thielaviopsis basicola*. *Plant Pathology.* 2018. V. 67 (4). P. 871–882.
<https://doi.org/10.1111/ppa.12803>
- Nishikawa J., Nakashima C. Taxonomic characterization and experimental host ranges of four newly recorded species of *Alternaria* from Japan. *J. Phytopathology.* 2013. V. 161 (9). P. 604–616.
<https://doi.org/10.1111/jph.12108>
- O'Donnell K., Cigelnik E. Two divergent intragenomic rDNA ITS2 types within a monophyletic lineage of the fungus *Fusarium* are nonorthologous. *Molec. Phylogenetics and Evolution.* 1997. V. 7 (1). P. 103–116.
<https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0376>
- Oliveira dos Santos M.V., Silva de Araújo D.C., Ribeiro Santos T. et al. Identificação de potenciais agentes fúngicos biocontroladores de *Phytophthora* spp. *Agrotrópica* (Itabuna). 2014. V. 26 (3). P. 185–196.
<https://doi.org/10.21757/0103-3816.2014v26n3p185-196>

- Ouchi T., Watanabe Y., Nonaka K. et al. Clonocoprogens A, B and C, new antimalarial coprogens from the Okinawan fungus *Clonostachys compactiuscula* FKR-0021. J. Antibiotics. 2020. V. 73 (6). P. 365–371. <https://doi.org/10.1038/s41429-020-0292-7>
- Peng L., Huang J. Mobilisation of unavailable phosphorus and improvement of pepper P absorption, fruit yield and quality by the wood rot-fungus *Fomitopsis palustris* CQ2018. Soil Research. 2022. <https://doi.org/10.1071/SR21233>
- Poluektova E.V., Berestetskiy A.O., Kutuzova I.A. et al. Biological properties and susceptibility to fungicides of *Colletotrichum coccodes* strains of different geographic origin. Problemy agrokhimii i ekologii. 2021. V. 3–4. P. 45–54 (in Russ.). <https://doi.org/10.26178/7385.2021.11.17.009>
- Qi H., Lu G., Li Z. et al. Identification and pathogenicity of *Alternaria* leaf blight strains in silage maize in Qinghai Province. Acta Prataculturae Sinica. 2021. V. 30 (6). P. 94. <https://doi.org/10.11686/CYXB2020448>
- Ramarajan R., Manohar C.S. Biological pretreatment and bioconversion of agricultural wastes, using ligninolytic and cellulolytic fungal consortia. Bioremediation J. 2017. V. 21 (2). P. 89–99. <https://doi.org/10.1080/10889868.2017.1282937>
- Ramires F.A., Masiello M., Somma S. et al. Phylogeny and mycotoxin characterization of *Alternaria* species isolated from wheat grown in Tuscany, Italy. Toxins. 2018. V. 10 (11). P. 472. <https://doi.org/10.3390/toxins10110472>
- Ray R.C., Byju G. Root surface culturable microflora associated with post harvest spoilage of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). Advances in Horticultural Science. 2003. V. 17 (3). P. 176–180. <http://www.jstor.org/stable/42882248>
- Samson R.A., Peterson S.W., Frisvad J.C. et al. New species in *Aspergillus* section *Terrei*. Stud. Mycol. 2011. V. 69. P. 39–55. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.69.04>
- Samson R.A., Seifert K.A., Kuijpers A.F.A. et al. Phylogenetic analysis of *Penicillium* subgenus *Penicillium* using partial β -tubulin sequences. Stud. Mycol. 2004. V. 2004 (49). P. 175–200.
- Sandoval-Denis M., Guarro J., Cano-Lira J.F. et al. Phylogeny and taxonomic revision of *Microascaceae* with emphasis on synnematous fungi. Stud. Mycol. 2016. V. 83. P. 193–233. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2016.07.002>
- Schroers H.-J.J. A monograph of *Bionectria* (Ascomycota, Hypocreales, Bionectriaceae) and its *Clonostachys* anamorphs. Stud. Mycol. 2001. V. 46. P. 1–215.
- Shanthiyaa V., Saravanakumar D., Rajendran L. et al. Use of *Chaetomium globosum* for biocontrol of potato late blight disease. Crop Protection. 2013. V. 52. P. 33–38. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.05.006>
- Sharma G., Pandey R.R. Influence of culture media on growth, colony character and sporulation of fungi isolated from decaying vegetable wastes. J. Yeast Fungal Res. 2010. V. 1 (8). P. 157–164. <http://www.academicjournals.org/JYFR>
- Simmons E.G. *Alternaria*: An identification manual: Fully illustrated and with catalogue raisonné CBS Fungal Biodiversity Centre, 2007. http://books.google.com.mx/books?id=F_AzKgAACAAJ
- Stefańczyk E., Sobkowiak S., Brylińska M. et al. Diversity of *Fusarium* spp. associated with dry rot of potato tubers in Poland. Eur. J. Plant Pathology. 2016. V. 145 (4). P. 871–884. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-0875-0>
- Stranska M., Dzuman Z., Prusova N. et al. Fungal endophytes of *Vitis vinifera* plant growth promoters or potentially toxinogenic agents? Toxins. 2022. V. 14 (2). P. 66. <https://doi.org/10.3390/toxins14020066>
- Summerbell R.C., Gueidan C., Schroers H.-J. et al. *Acremonium* phylogenetic overview and revision of *Gliomastix*, *Sacrocladium*, and *Trichothecium*. Stud. Mycol. 2011. V. 68. P. 139–162. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.68.06>
- Sun Y., Wang Q., Lu X. et al. Endophytic fungi associated with two *Suaeda* species growing in alkaline soil in China. Mycosphere. 2011. V. 2 (3). P. 239–248.
- Sung G.H., Sung J.M., Hywel-Jones N.L. et al. A multi-gene phylogeny of *Clavicipitaceae* (Ascomycota, Fungi): Identification of localized incongruence using a combination bootstrap approach. Molec. Phylogenetics and Evolution. 2007. V. 44 (3). P. 1204–1223. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.03.011>
- Tabuchi A., Fukushima-Sakuno E., Osaki-Oka K. et al. Productivity and bioactivity of enokipodins A–D of *Flammulina rossica* and *Flammulina velutipes*. Bioscience, Biotechnology and Biochemistry. 2020. V. 84 (5). P. 876–886. <https://doi.org/10.1080/09168451.2020.1714421>
- Thambugala K.M., Wanasinghe D.N., Phillips A.J.L. et al. Mycosphere notes 1–50: grass (*Poaceae*) inhabiting *Dothideomycetes*. Mycosphere. 2017. V. 8 (4). P. 697–796. <https://doi.org/10.5943/MYCOSPHERE/8/4/13>
- Tiwari R.K., Kumar R., Sharma S. et al. Continuous and emerging challenges of silver scurf disease in potato. Int. J. Pest Management. 2020. P. 1–13. <https://doi.org/10.1080/09670874.2020.1795302>
- Villanueva-Lozano H., Treviño-Rangel R. de J., Renpenning-Carrasco E.W. et al. Successful treatment of *Talaromyces amestolkiae* pulmonary infection with voriconazole in an acute lymphoblastic leukemia patient. J. Infection and Chemotherapy. 2017. V. 23 (6). P. 400–402. <https://doi.org/10.1016/j.jiac.2016.12.017>
- Visagie C.M., Houbraken J., Frisvad J.C. et al. Identification and nomenclature of the genus *Penicillium*. Stud. Mycol. 2014. V. 78 (1). P. 343–371. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.09.001>
- Walther D., Gindrat D. Biological control of damping-off of sugar-beet and cotton with *Chaetomium globosum* or a fluorescent *Pseudomonas* sp. Can. J. Microbiol. 1988. V. 34 (5). P. 631–637. <https://doi.org/10.1139/m88-104>
- Wang X.W., Houbraken J., Groenewald J.Z. et al. Diversity and taxonomy of *Chaetomium* and *Chaetomium*-like fungi from indoor environments. Stud. Mycol. 2016. V. 84. P. 145–224. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2016.11.005>
- Wang X.W., Yang F.Y., Meijer M. et al. Redefining *Humicola* sensu stricto and related genera in the Chaetomiaceae. Stud. Mycol. 2019. V. 93 (1). P. 65–153. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.07.001>

- White T., Bruns T., Lee S. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal rna genes for phylogenetics. In: PCR Protocols. Elsevier, 1990, pp. 315–322.
- World potato production by country. 2022. <https://www.atlasbig.com/en-us/countries-potato-production>. Accessed 21.03.2022.
- Yamagishi N., Nishikawa J., Oshima Y. et al. Black spot disease of alstroemeria caused by *Alternaria alstroemeriae* in Japan. J. General Plant Pathology. 2009. V. 75 (5). P. 401–403. <https://doi.org/10.1007/s10327-009-0182-0>
- Yang S.-M. Pathogenicity of *Alternaria angustiovoidea* on leafy spurge. Plant Disease. 1990. V. 74 (8). P. 601. <https://doi.org/10.1094/PD-74-0601>
- Yang Y., Fang B., Feng S. et al. Isolation and identification of *Trichoderma asperellum*, the novel causal agent of green mold disease in sweetpotato. Plant Disease. 2021. P. PDIS-07-20-1484. <https://doi.org/10.1094/pdis-07-20-1484-re>
- Yarmeeva M.M., Kokaeva L.Yu., Chudinova E.M. et al. Anas-tomosis groups and sensitivity to fungicides of *Rhizoctonia solani* strains isolated from potato in Russia. J. Plant Diseases and Protection. 2021. V. 128 (5). P. 1253–1261. <https://doi.org/10.1007/S41348-021-00490-7/FIGURES/3>
- Yilmaz N., Houbraeken J., Hoekstra E.S. et al. Delimitation and characterisation of *Talaromyces purpurogenus* and related species. Persoonia. 2012. V. 29. P. 39–54. <https://doi.org/10.3767/003158512X659500>
- Zare R., Gams W. A revision of *Verticillium* section *Prostrata*. IV. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium* gen. nov. Nova Hedwigia. 2000. V. 71 (1–2). P. 1–50. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/71/2001/1>
- Zhou W., Verma V.C., Wheeler T.A. et al. Tapping into the cotton fungal phytobiome for novel nematode biological control tools. Phytobiomes Journal. 2020. V. 4 (1). P. 18–26. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-08-19-0043-SC>
- Zimudzi J., van der Waals J.E., Coutinho T.A. et al. Temporal shifts of fungal communities in the rhizosphere and on tubers in potato fields. Fungal Biology. 2018. V. 122 (9). P. 928–934. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2018.05.008>
- Полуэктова Е.В., Берестецкий А.О., Кутузова И.А. и др. (Poluektova et al.) Биологические свойства и чувствительность к фунгицидам штаммов *Colletotrichum coccodes* (Wallr.) S. Hughes различного географического происхождения // Проблемы агрохимии и экологии. 2021. № 3–4. С. 45–54.

Fungal Biodiversity of Potato Tubers

A. F. Belosokhov[#], M. M. Yarmeeva^{a,##}, S. M. Mislavsky^{b,###}, M. L. Kurchaev^{b,####}, A. M. Dolgov^{a,#####}, G. P. Albantov^{b,#####}, D. N. Skokov^{b,#####}, A. A. Tsindeliani^{b,#####}, L. Yu. Kokaeva^{a,b,#####}, E. M. Chudinova^{b,#####}, and S. N. Elansky^{a,b,#####}

^aLomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

^bPeoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russia

[#]e-mail: arsenybelosokhov.msu.bios@gmail.com

^{##}e-mail: yarmeeva.maria.2014@post.bio.msu.ru

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

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

^{#####}e-mail: adolgov31@yandex.ru

^{#####}e-mail: albantov99@mail.ru

^{#####}e-mail: 1032193187@rudn.ru

^{#####}e-mail: archil7876@yandex.ru

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

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

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

The paper presents information on strains of 53 species of fungi isolated from potato tubers. Samples of affected and healthy potato tubers were collected in various regions of Russia (Astrakhan, Bryansk, Vladimir, Voronezh, Irkutsk, Kaluga, Kostroma, Magadan, Moscow, Tambov, Tula, Kamchatka, and Krasnodar regions; Republics of Adygea, Crimea, Mari El, Sakha-Yakutia) between 2014 and 2022. 36 species presented in the work are new and have not been previously found on tubers. Among them, there are both phytopathogens and species that can be used as potential biocontrol agents (competitive saprotrophs, mycotrophs). Species known as endophytes have been found, as well as poorly studied species whose role on tubers remains unknown. The work does not include well-known potato pathogens, new species, information about which was previously published by the authors, as well as a variety of *Fusarium* spp. fungi, on which separate publications are being prepared. The study shows the complex diversity of fungi in the composition of the potato microbiota, which indicates the need for a thorough analysis of the microbiota in the development and application of tuber protection systems.

Key words: biodiversity, pathogens, potato growing, saprotrophs, tuber protection