

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.284 (470 + 571)

## СИСТЕМАТИКА КОМПЛЕКСНОГО ВИДА *TYPHULA ISHIKARIENSIS* В РОССИИ

© 2024 г. О. Б. Ткаченко<sup>1,\*</sup>, Т. Хошино<sup>2,3,\*\*</sup>, Н. Мацумото<sup>4,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, Россия

<sup>2</sup> НИИ биопroduкции, Национальный институт достижений промышленности и технологий, Каннопо, Япония

<sup>3</sup> Технологический институт Хачинохе, Аомори, Япония

<sup>4</sup> Национальной организации сельскохозяйственных и пищевых исследований, Цукуба, Япония

\*e-mail: ol-bor-tkach@yandex.ru

\*\*e-mail: t-hoshino@hi-tech.ac.jp

\*\*\*e-mail: nowmat@a011.broada.jp

Поступила в редакцию 15.06.2023 г.

После доработки 15.11.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г..

Цель настоящей публикации — показать историю таксономии комплекса *Typhula ishihikariensis* и дать более подробные описания распространения этих грибов в России. Отмечены три подхода для выделения видов этого комплекса: морфологический, репродуктивный (скрещивание изолятов) и молекулярно-генетический. Часто виды, описанные на разных растениях-хозяевах, признавались синонимами других ранее описанных видов, например, *Typhula humulina*, выделенный из корневищ хмеля, и *T. graminearum* из однолетних проростков *Pinus sylvestris* и злаковых сорняков были синонимами *T. idahoensis*. По последним данным комплекс включает четыре таксона (три вида и один вариант), на основании молекулярной филогении, результатов скрещивания, морфологических и физиологических признаков: *Typhula ishihikariensis* var. *ishihikariensis*, *T. ishihikariensis* var. *idahoensis*, *T. hyperborea* и *T. canadensis*. *T. ishihikariensis* var. *idahoensis* был обнаружен только в Сев. Америке, а последние два вида (*T. hyperborea* и *T. canadensis*) преимущественно в р-нах с экстремальными зимними условиями. В России *T. ishihikariensis* var. *ishihikariensis* отмечен в европейской части России за Полярным кругом: Апатиты (Кольский п-ов), в местах с умеренным климатом: Москва, Санкт-Петербург, республики Чувашия и Марий Эл, а также в Азии в р-нах с более суровым климатом: Свердловская обл., Новосибирск, Иркутская обл. (Хамар-Дабан) и Сахалин. *T. canadensis* и, предположительно, анцестральный таксон *T. hyperborea* обитают преимущественно в р-нах с неустойчивым и суровым зимним климатом. *T. canadensis* в России отмечен нами в Азии в Прибайкалье в рефугиуме ледникового периода на Хамар-Дабане, Камчатке и Сахалине, а *T. hyperborea* в Азии в Свердловской обл., Новосибирске, на Камчатке и Чукотке (Анадырь), в европейских р-нах России с умеренным климатом в поволжских республиках Марий Эл и Татарстане. Для этих территорий характерны частые осенние заморозки, что способствовало конкуренции с другим возбудителем снежной плесени — некротрофом *Sclerotinia borealis*. Подземное повреждение тканей растений, таких как донце и корни луковиц тюльпанов и корневищ хмеля, грибом *Typhula ishihikariensis* var. *ishihikariensis* встречается только в России. Возможно, разнообразие в зимнем климате сформировало и сохранило разнообразные таксоны, в том числе и предковые формы. Очевидно, в результате таких климатических колебаний эволюционировали организмы, способные к выживанию в нестабильных стрессовых условиях.

**Ключевые слова:** грибы-психрофилы, комплексный вид, систематика, снежная плесень, стресс.

**DOI:** 10.31857/S0026364824010087, **EDN:** lxxnvd

Цель данной публикации — показать историю комплексного вида *Typhula ishihikariensis* и более подробные данные о распространении в России грибов этого комплекса.

Таксономия грибов снежной плесени *Typhula ishihikariensis* и родственных таксонов вызывала споры до тех пор, пока Хошино с соавторами (Hoshino et al., 2022) не выделили в комплексе таксонов три биологических вида, т.е. *T. ishihikariensis*, *T. canadensis*

и *T. hyperborea*. Первым описал гриб, найденный на поле в провинции Ишикари (о. Хокайдо, Япония) на мертвых злаковых растениях Имаи, назвав его *T. ishihikariensis* Imai (Imai, 1930). В штате Айдахо, США, Ремсберг описала на многолетних злаках *T. idahoensis* Remsberg (Remsberg, 1940), а Экстранд на севере Швеции на многолетних травах отметил два вида: *T. borealis* Ekstr. (Ekstrand, 1934) и *T. hyperborea* (Ekstrand, 1955). Бриэль и Канфер

(Bruehl, Cunfer, 1975) на Тихоокеанском северо-западе США выявили *T. ishkariensis* и *T. idahoensis* на основании морфологических признаков (таких как фертильные головки плодовых тел, форма клеток оболочки склероциев и ряд других).

В СССР В.В. Гуляевым был описан гриб *T. graminearum* Gulyaev nom. inval., обнаруженный в питомнике Татарской лесной опытной станции на саженцах сосны первого года и сорняках: мятлике луговом (*Poa pratensis* L.), незабудке средней (*Myosotis intermedia* Link.) и звездчатке злаковой (*Stellaria graminea* L.) (Gulyaev, 1950), а А.П. Кузнецова описала вид *T. humulina* A. Kuzn. (Kuznetzova, 1953), обнаруженный на подземных стеблях хмеля (*Humuli lupuli* L.) в Чувашской и Марийской АССР, а также в Кировской, Московской и Брянской областях (рис. 1). Однако Е.Г. Потатосова при написании диссертации на соискание степени кандидата наук по грибам рода *Typhula* в СССР определила, что виды *T. graminearum* и *T. humulina* являются синонимами *T. idahoensis* (Potatosova, 1960a, 1960b). В Москве в Главном ботаническом саду АН СССР был описан *T. borealis*, поражающий корни и донце луковиц тюльпанов (Procenko, 1967).

Методы скрещивания mon × mon (между монокарионами) и di × mon (между дикарионом и монокарионным тестером) были разработаны Реедом (Røed, 1969), их применяют для определения генетических отношений между таксонами. Используя эти методы, американские ученые посчитали *T. ishkariensis* и *T. idahoensis* различными видами, хотя иногда между ними происходило скрещивание (Bruehl et al., 1975; Bruehl, Machtmes, 1980). С другой стороны, генетические данные о том, что

эти два гриба были интерфертильными, побудили Оршволла и Смита (Årsvoll, Smith, 1978) рассматривать их как конспецифические и установить три разновидности, включая третий гриб из Канады: *T. ishkariensis* var. *ishkariensis*, *T. ishkariensis* var. *idahoensis* и *T. ishkariensis* var. *canadensis*. В Японии *T. ishkariensis* был разделен на три биотипа А, В и С (Matsumoto, Tajimi, 1983); биотип А был интерстерилен с биотипами В и С (Matsumoto, Tajimi, 1990), а последние два биотипа были интерфертильны; однако они рассматривали эти три биотипа как единый биологический вид, поскольку биотип А потенциально интерфертилен с биотипами В и С через посредство чужеродных таксонов. В Норвегии Мацумото и др. (Matsumoto et al., 1996), используя монокарионные тестеры биотипов, разделили норвежские изоляты на три группы: I, II и III.

Один из авторов этой статьи сделал первую попытку объединить все изоляты *T. ishkariensis*, разделив этот комплексный вид на два вида: species I и species II, впервые опубликовав статью сначала на японском (Matsumoto, 1997) и позднее на английском языке (Matsumoto et al., 2001) (табл. 1).

В России в прошлом веке были изоляты только из Европейской части России и по одному изоляту из Украины и Латвии. Все они принадлежали *T. ishkariensis* species I (по: Matsumoto, 1997) (Tkachenko et al., 1997).

Хошино с соавт. (Hoshino et al., 2022) окончательно устраняют путаницу, используя молекулярные методы; их изоляты, собранные из разных мест, образовали единую кладу, которая была разделена на три субклады, каждый из которых представляет

**Таблица 1.** Первая попытка выделения групп внутри комплексного вида *Typhula ishkariensis* (по: Matsumoto, 1997)

| Страна       | Биологический вид I      |                        |                     | Биологический вид II   |                                |                                                  |
|--------------|--------------------------|------------------------|---------------------|------------------------|--------------------------------|--------------------------------------------------|
|              | Таксон                   | Условия                | Существующий экотип | Таксон                 | Условия                        | Существующий экотип                              |
| Япония       | биотип А                 | снежно и много осадков | группа III          | биотип В               | мало осадков                   | мелкие склероции (почвообит.)                    |
| Норвегия     | группа I                 | много снега            |                     | группа II              | ветрено и/или катящиеся осадки | пушистые склероции с обильным воздушным мицелием |
| Россия       | var. <i>ishkariensis</i> | промерзание почвы      | почвенный           | var. <i>canadensis</i> | низкие температуры             |                                                  |
| Сев. Америка | var. <i>ishkariensis</i> | плажное лето           |                     |                        |                                |                                                  |
|              | var. <i>idahoensis</i>   | сухое лето             |                     |                        |                                |                                                  |

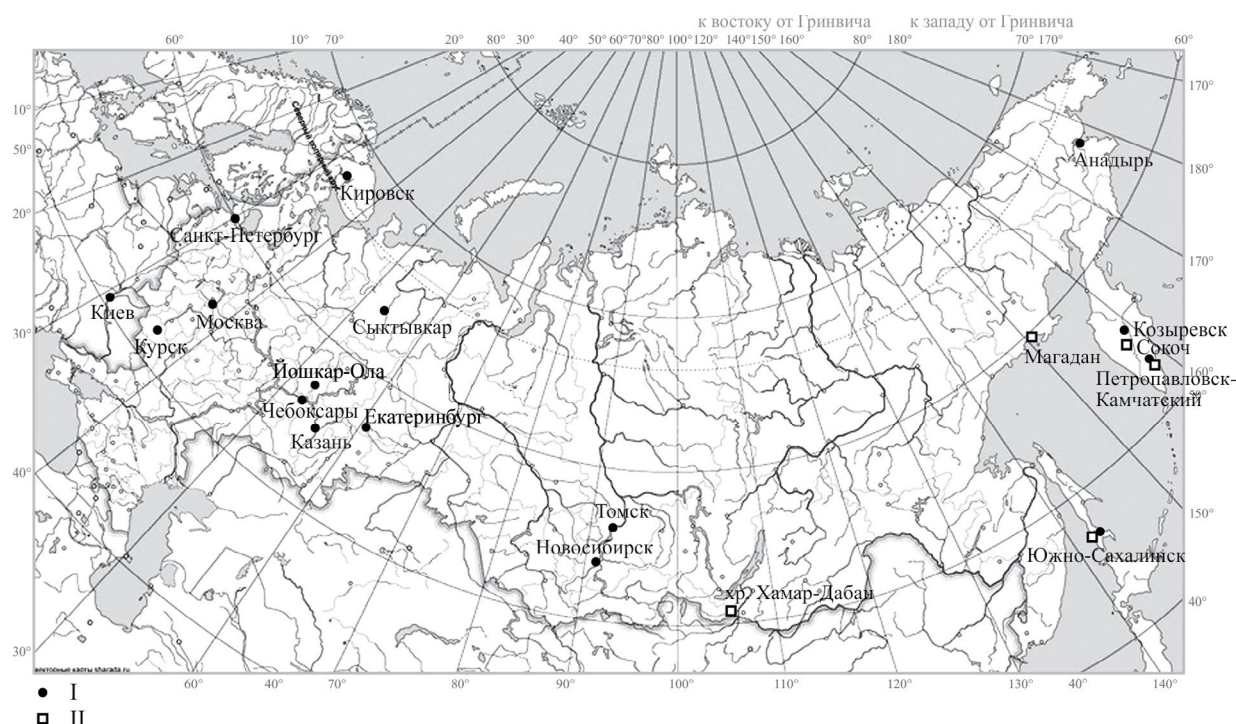


Рис. 1. Отмеченные по результатам экспедиций по России изоляты “*Typhula ishkariensis* species 1” (I) и “*T. ishkariensis* species 2” (II) (по: Matsumoto, 1997).

отдельный вид, т.е. *T. ishkariensis* var. *ishkariensis* и var. *idahoensis*, *T. canadensis* и *T. hyperborea* (табл. 2). В России отмечены *T. ishkariensis* var. *ishkariensis*, *T. canadensis*, *T. hyperborea*.

*T. ishkariensis* var. *ishkariensis* паразитирует на различных растениях-хозяевах и наиболее широко распространен в европейской части России, Урале, Зап. и Вост. Сибири и на Сахалине. Гриб отмечен на многолетних травах на северо-западе европейской части России (Апатиты, Кольский п-ов), Свердловской обл., Чувашии, Новосибирской, Иркутской областях, на многолетних травах на Сахалине, на озимой пшенице в Санкт-Петербурге и Москве, на подземных корневищах хмеля (*Humulus lupulus* L.) и звездчатке средней [*Stellaria media* (L.) Vill.] в Республике Чувашия, на пырее и очитке (*Sedum* sp.) в Республике Марий Эл, на многолетних злаковых травах и на сеянцах сосны (*Pinus sylvestris* L.) первого года в Свердловской обл. *T. ishkariensis* var. *ishkariensis* распространен не только в местах с относительно мягким зимним климатом, но и в местностях с экстремально холодной зимой, где преимущественно преобладают *T. canadensis* и *T. hyperborea*. *T. canadensis* отмечен как на Сахалине и Камчатке с суровыми зимними условиями, так и в рефугиуме ледникового периода Хамар-Дабан Иркутской обл. у оз. Байкал.

*T. hyperborea* встречается в Республике Коми, Свердловской обл., Ямало-Ненецком автономном округе<sup>1</sup>, Новосибирске, на Камчатке и Чукотке, а также в европейской части России, наряду с широко распространенным *T. ishkariensis* var. *ishkariensis*, в Среднем Поволжье: Татарстан и Марий Эл (табл. 3).

*T. canadensis* отмечен как на Сахалине и Камчатке с суровыми зимними условиями, так и у подножия Хамар-Дабана в Иркутской обл. у оз. Байкал.

Считается, что разнообразие в р-нах с экстремальными зимними условиями способствует эволюции таксонов и сохранению предковой формы. Очевидно, такой механизм необходим организмам для выживания в нестабильных, стрессовых условиях, особенно при изменении климата. В качестве приспособления к низким температурам в России гриб стал поражать подземные части растений, например, донце луковиц и корни тюльпанов (Protsenko, 1967) и корневища хмеля (Kuznetzova, 1953), не отмеченные в других странах. Причем поражение тюльпанов отмечено еще в начале прошлого века (Elenkin, 1911), и, хотя возбудитель был ошибочно идентифицирован как *Sclerotium tuliparum* Kleb., иллюстрации и описание

<sup>1</sup> Изолят *T. hyperborea* был впервые обнаружен в Ямало-Ненецкой АО и не включен в публикацию Hoshino et al. (2022).

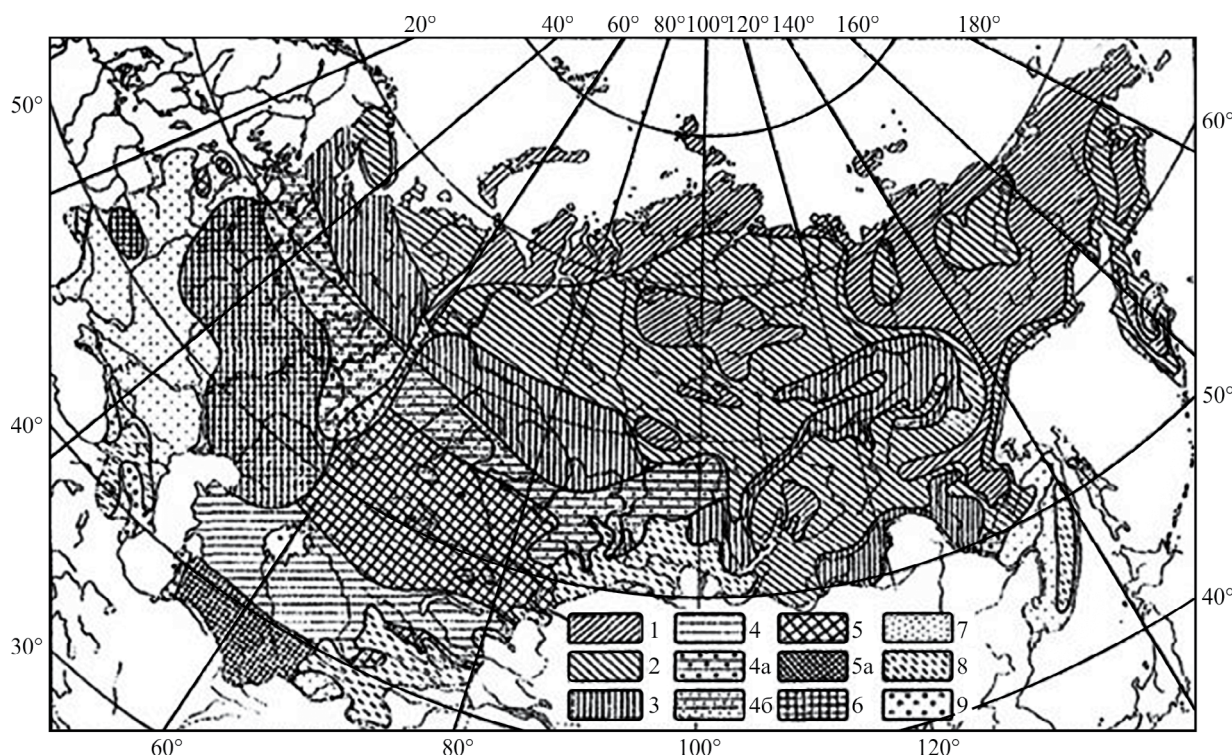
Таблица 2. Краткое описание особенностей видов комплекса *Typhula ishikariensis* (по: Hoshino et al., 2022)

| Таксономические виды                                   | Кросс-тесты | Рост мицелия на PDA                    |                               | Склеротции             |                                          |             | Базидиомы                                     |                    | Растения-хозяева              | Распространение                                                          |
|--------------------------------------------------------|-------------|----------------------------------------|-------------------------------|------------------------|------------------------------------------|-------------|-----------------------------------------------|--------------------|-------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
|                                                        |             | при 0°C                                | при 10°C                      | на хозяевах            | цвет                                     | размер (мм) | каулоцистиды (мкм)                            | размер спор (мкм)  |                               |                                                                          |
| <i>Typhula ishikariensis</i> var. <i>ishikariensis</i> | A+, B–      | скудный воздушный мицелий              | нормальный                    | легко отделяется       | от светлого до темно-коричневого         | 0.5–2       | короткие (>50)                                | 2.5–5.0 × 7.5–12.3 | одно- и двухдольные, хвойные  | Сев. полушарие                                                           |
| <i>T. ishikariensis</i> var. <i>idahoensis</i>         | A–, B+      | скудный воздушный мицелий              | нормальный                    | часто субэпидермальные | от светлого-коричневого до почти черного | 0.5–2       | смесь коротких (>50) и длинных (50–120 редко) | 2.5–8.0 × 6.5–13.0 | почти все только одностольные | Сев. Америка                                                             |
| <i>T. canadensis</i>                                   | A–, B+      | у некоторых обильный воздушный мицелий | нормальный                    | часто субэпидермальные | от светлого-коричневого до почти черного | 0.2–2       | длинные (50–120)                              | 2.7–4.5 × 7.8–12.6 | почти все только одностольные | В Сев. полушарии от отсутствия до центральной Азии до средней Европы     |
| <i>T. hyperborea</i>                                   | A–, B–      | обильный воздушный мицелий             | Несимметричный (пероподобный) | легко отделяются       | от светлого до темно-коричневого         | 0.5–2       | короткие (>50)                                | 3.7–7.1 × 7.6–14.8 | почти все только одностольные | Арктическая и бо-реальная зона Сев. Европы и России, Альп и Сев. Америки |

Таблица 3. Просеквенированные штаммы комплекса *Typhula ishkariensis* (по: Hoshino et al., 2022)

| Название гриба                                       | № штамма              | Местность             | Регистрационные номера |                 |
|------------------------------------------------------|-----------------------|-----------------------|------------------------|-----------------|
|                                                      |                       |                       | ITS <sup>1</sup>       | ML <sup>2</sup> |
| <i>Typhula ishkariensis</i> var. <i>ishkariensis</i> | KP-10                 | Апатиты, Кольский п-в | LC192569               | LC192628        |
|                                                      | KP-13                 | там же                | LC192851               | LC192629        |
|                                                      | KP-16                 | “ “                   | LC192570               | LC192630        |
|                                                      | SPb-2                 | Санкт-Петербург       | LC192571               | LC192625        |
|                                                      | SPb-4                 | там же                |                        | LC192626        |
|                                                      | SPb-6                 | “ “                   | LC192571               | LC192625        |
|                                                      | 92-Tr-13              | Москва                | LC192567               | LC192631        |
|                                                      | MSC-1                 | там же                | LC192568               | LC192632        |
|                                                      | C-2                   | Чувашия               | LC192565               |                 |
|                                                      | C-4                   | Чувашия               | LC192566               | LC192633        |
|                                                      | C-6                   | там же                | LC192852               | LC192634        |
|                                                      | <i>T. humulina</i>    | Марий Эл              | LC192564               | LC192638        |
|                                                      | Y-2                   | там же                | LC192562               | LC192638        |
|                                                      | Y-6                   | “ “                   |                        | LC192637        |
|                                                      | E-2                   | Свердловская обл.     | LC192558               | LC192641        |
|                                                      | E-5                   | там же                | LC192854               | LC192643        |
|                                                      | <i>T. graminearum</i> | “ “                   | LC192560               | LC192644        |
|                                                      | N3A3                  | Новосибирск           | LC1928554              | LC192645        |
|                                                      | N4A1                  | там же                | LC192555               | LC192646        |
|                                                      | N4-1                  | “ “                   | LC192855               | LC192647        |
|                                                      | N4B2                  | “ “                   | LC192856               | LC192648        |
|                                                      | N5-1                  | “ “                   |                        | LC192649        |
|                                                      | IK1-1                 | Иркутская обл.        |                        | LC192651        |
|                                                      | IK2-1                 | там же                |                        | LC192652        |
|                                                      | IK3-1                 | “ “                   |                        | LC192653        |
|                                                      | YS1-1                 | Сахалин               | AB194769               |                 |
|                                                      | YS3-3                 | там же                | AB127951               | AB187583        |
|                                                      | YS5-3                 | “ “                   | AB194770               |                 |
|                                                      | YS8-2                 | “ “                   | AB194771               |                 |
|                                                      | Y10-1                 | “ “                   | AB194772               |                 |
| <i>T. canadensis</i>                                 | IK4-3                 | Иркутская обл.        |                        | LC192654        |
|                                                      | KPK2-1                | там же                |                        | LC192661        |
|                                                      | KPK3-1                | “ “                   |                        | LC192662        |
|                                                      | KPK4-1                | Камчатка              |                        | LC192663        |
|                                                      | KPK5-1                | там же                |                        | LC192664        |
|                                                      | KPK11-2               | “ “                   |                        | LC192666        |
|                                                      | KS1-1                 | “ “                   |                        | LC192659        |
|                                                      | KS1-2                 | “ “                   | LC192574               | LC192660        |
|                                                      | SD-1                  | Сахалин               | LC192553               | LC192658        |
|                                                      | YS2-1                 | там же                |                        | LC192655        |
| <i>T. hyperborea</i>                                 | YS3-1                 | “ “                   |                        | LC192656        |
|                                                      | Y4-2                  | Марий Эл              | LC192563               | LC192563        |
|                                                      | K-3                   | Татарстан             | LC192561               | LC192539        |
|                                                      | E-1                   | Свердловская обл.     | LC192557               | LC192640        |
|                                                      | E-3                   | там же                | LC192853               | LC192642        |
|                                                      | E-4                   | “ “                   | LC192559               |                 |
|                                                      | N6A-1                 | Новосибирск           | LC192556               | LC192650        |
|                                                      | RPK8-2                | Камчатка              | LC192573               | LC192665        |
|                                                      | KK2-1                 | там же                |                        | LC192668        |
|                                                      | KK8-1                 | “ “                   | LC192575               | LC192669        |
|                                                      | KE1-1                 | “ “                   |                        | LC192667        |
|                                                      | ANDI-1                | Чукотка               |                        | LC192703        |

Примечание.<sup>1</sup> 18S рНК, ITS1, 5.8S рНК, ITS2, LSU рНК, частичная и полная последовательность;<sup>2</sup>митохондриальный ген большой субъединицы рибосомной РНК, частичная последовательность.



**Рис. 2.** Вероятность опасных заморозков осенью (на десятилетие): 1 — ежегодные (нет посевов); 2 — более пяти лет (опасны летом); 3 — от трех до четырех лет; 4, 4а и 4б — от двух до трех лет; 5 и 5а — от одного года до двух лет; 6 и 6а — один или без заморозков; 7 — не опасны (позднее наступление заморозков); 8 — горные р-ны со сложным распределением заморозков (опасность не характеризуется); 9 — опасны зимой для субтропических культур (по: Гольцберг, 1949).

симптомов поражения, несомненно, свидетельствуют о принадлежности патогена к комплексному виду *Typhula ishkariensis*.

Присутствие *T. hyperborea* на Среднем Поволжье (Республика Марий Эл и Татарстан) можно объяснить следующим образом. С древних времен (ледниковый период) и в настоящее время существует острая конкуренция между низкотемпературными грибами, т.е. биотрофным *T. hyperborea*<sup>2</sup> или его предковой формой, и некротрофным *Sclerotinia borealis* Bubák et Vleugel. Разница в температурном диапазоне их роста, а также в трофическом режиме позволила им сосуществовать. По данным середины прошлого века (Goltsberg, 1949), частые осенние заморозки на Среднем и Нижнем Поволжье (рис. 2) благоприятствовали некротрофному *S. borealis*, снижая активность биотрофных возбудителей. Этим можно объяснить малочисленность *Typhula hyperborea* в Республике Марий Эл и Казани наряду с широко распространенным *T. ishkariensis* var. *ishkariensis*.

<sup>2</sup> *T. Hoshino* (не опубликовано) на основании молекулярно-филогенетических данных предположил, что вид *T. hyperborea* в комплексе *T. ishkariensis* является анцестральным.

Обобщенные таксономические характеристики комплексного вида *T. ishkariensis* для России по Hoshino et al. (2022) представлены в табл. 3.

Тема поддержана государственным заданием № 122042700002-6.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Årsvoll K., Smith J.D. *Typhula ishkariensis* and its varieties, var. *idahoensis* comb. nov. and var. *canadensis* var. nov. Can. J. Bot. 1978. P. 348–364. V. 56. <https://doi.org/10.1139/b78-042>
- Bruehl G.W., Cunfer B.M. *Typhula* species pathogenic to wheat in the Pacific Northwest. Phytopathology. 1975. V. 65 (7). P. 755–760. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-65-755>
- Bruehl G.W., Machtmes R. Cultural variation within *Typhula idahoensis* and *T. ishkariensis* and the species concept. Phytopathology. 1980. V. 70 (9). P. 867–871.
- Bruehl G.W., Machtmes R., Kiyomoto R. Taxonomic relationships among *Typhula* species as revealed by mating experiments. 1975. V. 65 (10). P. 1108–1114. <https://doi.org/10.1094/Phyto-65-1108>
- Ekstrand H. Hostsädens och vallgränsens övervintring. Meddelanden Statens Växtskyddanstalt. 1955. V. 67. H. 1–125.

- Ekstrand H. Trådklubba på vintersä Typhula on winter cereals. Växtskyddsnotiser statens Växtskyddsanstalt. Stockholm. 1934. V. 1. P. 3–4.
- Elenkin A.A. About fungal diseases of tulip bulbs. Bolezni rasteniy. 1911. N5–6. P. 105–104 (in Russ.).
- Goltsberg I.A. Climatic characteristics of frosts and methods of dealing with them in the USSR. Gidromereozdat, Leningrad, 1949 (in Russ.).
- Gulyaev V.V. Damping off of pine seedlings in forest nurseries. Trudy lesovodstva Tatarskoy lesnoy opytnoy stantsii. 1948. V. 9. P. 44–49 (in Russ.).
- Gulyaev V.V. Wetting of pine seedlings in forest nurseries. Goslesbumizdat, Moscow, Leningrad, 1950 (in Russ.).
- Hoshino T., Tkachenko O.B., Tojo M. et al. Taxonomic revision of the *Typhula ishkariensis* complex. Mycoscience. 2022. V. 63. P. 118–130. <https://doi.org/10.47371/mycosci.2022.03.003>
- Imai S. On the *Clavariaceae* of Japan. Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 1930. V. 11 (1). P. 70–77.
- Kuznetsova A.P. A new type of fungus — *Typhula humulina* A. Kuzn. on underground hop stalks. Botanicheskie materialy Otdela sporovykh rasteniy Botanicheskogo instituta imeni V.L. Komarova AN SSSR. 1953. V. 9. P. 142–145 (in Russ.).
- Matsumoto N. Evolution and adaptation in snow mold fungi. Soil Microorganisms. 1997. V. 50. P. 13–19.
- Matsumoto N., Tajimi A. Continuous variation within isolates of *Typhula ishkariensis* biotypes B and C associated with habitat differences. Can. J. Bot. 1990. V. 68 (8). P. 1768–1773. <https://doi.org/10.1139/b90-228>
- Matsumoto N., Tajimi A. Intra- and intertaxon interactions among dikaryons of *Typhula incarnata* and *T. ishkariensis* biotypes A, B, and C. Trans. Mycol. Soc. Japan. 1983. V. 24. P. 459–465.
- Matsumoto N., Tkachenko O.B., Hoshino T. The pathogenic species of *Typhula*. In: Low temperature plant microbe interactions under snow. National Agricultural Experiment Station, Hokkaido, 2001, pp. 49–59.
- Matsumoto N., Tronsmo A.M., Shimanuki T. Genetic and biological characteristics of *Typhula ishkariensis* isolates from Norway. Europ. J. Plant Pathol. 1996. V. 102. P. 431–439. <https://doi.org/10.1007/BF01877137>
- Potatosova E.G. Critical review of species of the genus *Typhula* on cultivated plants in the USSR. PhD thesis. Leningrad agricultural Institute, Leningrad, 1960a (in Russ.).
- Potatosova E.G. Fungi of the genus *Typhula* in the USSR. Botanicheskiy Zhurnal. 1960b. V. 45. P. 567–572 (in Russ.).
- Protsenko E.P. *Typhula borealis* Ekstrand on tulips in the USSR. Mikologiya i fitopatologiya. 1967. V. 1 (1). P. 107–109 (in Russ.).
- Remberg R.E. Studies in genus *Typhula*. Mycologia. 1940. V. 32 (1). P. 52–96. <https://doi.org/10.2307/3754544>
- Røed H. Et bigrad til oppklaring av forholdet mellom *Typhula graminum* Karst. og *Typhula incarnata* Lasch. ex Fr. Friesia. 1969. V. 9 (2). P. 219–225.
- Tkachenko O.B. Snow mold fungi in Russia. In: Plant and microbe adaptations to cold — 2012. Springer, N.Y. etc., 2003, pp. 293–303.
- Tkachenko O.B., Matsumoto N., Shimanuki T. Mating patterns of east European isolates of *Typhula ishkariensis* with isolates from distant regions. Mikologiya i fitopatologiya. 1997. V. 31 (1). P. 68–72.
- Гольцберг И.А. (Goltsberg) Климатическая характеристика заморозков и методы борьбы с ними в СССР. Л.: Изд-во и 2-я типолитогр. Гидромереоиздата, 1949. 112 с.
- Гуляев В.В. (Gulyaev) Выпревание семян сосны в лесных питомниках // Труды лесоводства Татарской лесной опытной станции. 1950. Т. 9. С. 44–49.
- Гуляев В.В. (Gulyaev) Увлажнение семян сосны в лесных питомниках. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. С. 3–11.
- Еленкин А.А. (Elenkin) О грибных болезнях лукович тюльпанов // Болезни растений. 1911. № 5–6. С. 105–124.
- Кузнецова А.П. (Kuznetsova) Новый вид гриба — *Typhula humulina* А. Кузн. на подземных стеблях хмеля // Ботанические материалы отдела спорых растений Ботанического института. В.Л. Комарова АН СССР. 1953. Т. 9. С. 142–145.
- Потатосова Е.Г. (Potatosova) Грибы рода *Typhula* в СССР // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. С. 567–572.
- Потатосова Е.Г. (Potatosova) Критический обзор видов рода *Typhula* на культурных растениях в СССР. Дис. ... канд. с.-х. наук. Л.: Ленинградский сельскохозяйственный институт, 1960. 18 с.
- Проценко Е.П. (Protsenko) *Typhula borealis* на тюльпанах в СССР // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1 № 1. С. 107–109.

## Taxonomy of the *Typhula ishkariensis* complex in Russia

O.B. Tkachenko<sup>a,#</sup>, T. Hoshino<sup>b, c,##</sup>, and N. Matsumoto<sup>d,###</sup>

<sup>a</sup> N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>b</sup> Bioproduction Research Institute, National Institute of Advanced Industrial Science and Technology (AIST),  
Sapporo, Japan

<sup>c</sup> Hachinohe Institute of Technology, Aomori, Japan

<sup>d</sup> National Agriculture and Food Research Organization, Tsukuba, Japan

<sup>#</sup>e-mail: ol-bor-tkach@yandex.ru

<sup>##</sup>e-mail: t-hoshino@hi-tech.ac.jp

<sup>###</sup>e-mail: nowmat@a011.broad.jp

The purpose of this publication is to show the history of the taxonomy of the *Typhula ishkariensis* complex and to provide more detailed geographical descriptions of those fungi in Russia. Three features on the description of this complex species are noted: morphological, crossing and molecular. Often, species described on different host plants have been recognized as synonyms of another previously described species, for example, *T. humulina* isolated from hop rhizomes and *T. graminearum* from first year seedlings of *Pinus sylvestris* and grass weeds have been synonymized with *Typhula idahoensis*. The latest work by Hoshino et al. distinguished four taxa (three species) based on dendrograms obtained by ITS and ribosomal DNA sequencing, crossing results, morphological and physiological characters: *T. ishkariensis* var. *ishkariensis*, *T. ishkariensis* var. *idahoensis*, *T. hyperborea*, and *T. canadensis*. *T. ishkariensis* var. *idahoensis* was found only in North America, and the last two species (*T. hyperborea* and *T. canadensis*) mainly in areas with extreme winter conditions. In Russia, *Typhula ishkariensis* var. *ishkariensis*, was recorded in the European part of Russia beyond the Arctic Circle: Apatity (Kola Peninsula), in places with a temperate climate: Moscow, St. Petersburg, the republics of Chuvashia and Mari El; and in Asia with a more severe climate: Sverdlovsk Region, Novosibirsk, Irkutsk Region (Hamar-Daban) and Sakhalin. *T. canadensis* and, presumably, the oldest *T. hyperborea*, inhabit mainly in areas with unstable and severe winter climates. *T. canadensis* in Russia was noted by us in Asia in the Baikal region in the Ice Age refugium Khamar-Daban, Kamchatka and Sakhalin, and *T. hyperborea* in Asia in the Sverdlovsk region, Novosibirsk, Kamchatka and Chukotka (Anadyr), along with the European regions of Russia with a temperate climate in the Volga republics of Mari El and Tatarstan. These areas are characterized frequent autumn frosts, which promoted competition with another snow mold pathogen, the necrotroph *Sclerotinia borealis*. Underground damage of plant tissues, such as tulip bulb bases and roots, and hop rhizomes by *T. ishkariensis* var. *ishkariensis* occurred only in Russia. Perhaps the diversity in winter climate evolved and preserved diverse taxa, including ancestral forms. Obviously, such climatic fluctuations evolved organisms capable of survival under unstable stressful conditions, especially when climatic conditions change.

**Keywords:** complex species, psychrophilic fungi, snow mold, stress, taxonomy.