

Том 58, Номер 2

ISSN 0026-3648

Март–Апрель 2024



МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 58, номер 2, 2024

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

- Парша яблони: устойчивость к химическим фунгицидам
А. И. Насонов, Г. В. Якуба 91
-

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

- Дрожжевые грибы жимолости грузинской (*Lonicera iberica*) и винограда (*Vitis vinifera*), произрастающих в Дагестане
Д. А. Абдуллабекова, Е. С. Магомедова, Г. Г. Магомедов, А. В. Качалкин 108
- Новые данные о дискомицетах Комсомольского природного заповедника (Хабаровский край, Россия)
А. В. Богачева, Ю. В. Бочкарева 117
- Микобиота планируемой ООПТ “Озеро Нюк” (Республика Карелия, Россия)
О. О. Предтеченская, А. В. Руоколайнен 122
-

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

- Влияние субмикронных частиц оксидов металлов на продукцию пероксида водорода и активность окислительных ферментов *Aspergillus niger* и *Penicillium chrysogenum*
Н. А. Аникина, Р. В. Барышков, А. Ю. Шишкин, О. Н. Смирнова, В. Ф. Смирнов 134
-

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

- Редкие виды фомоидных грибов, ассоциированные с соей
М. М. Гомжина, Е. Л. Гасич 143
- Виды рода *Fusarium*, поражающие клубни картофеля и плоды томата в Уганде
А. С. Еланский, С. М. Миславский, Е. М. Чудинова, Л. Ю. Кокаева, С. Н. Еланский, Е. Е. Денисова, И. А. Ильичев, А. Ф. Белосохов, Я. Бамутазе, П. Музингузи, Е. Ополот, П. В. Красильников 161
-

Contents

Vol. 58, No. 2, 2024

REVIEWS AND DISCUSSIONS

- Apple scab: resistance to chemical fungicides
A.I. Nasonov, G.V. Yakuba 91
-

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

- Yeasts of the Georgian honeysuckle (*Lonicera iberica*) and grapes (*Vitis vinifera*) growing in Dagestan
D. A. Abdullabekova, E. S. Magomedova, G. G. Magomedov, A. V. Kachalkin 108
- New data on discomycetes from the Komsomolsky Nature Reserve (Khabarovsk Territory, Russia)
A. V. Bogacheva, Yu. V. Bochkareva 117
- Mycobiota of the Nyuk Lake planned protected area (Republic of Karelia, Russia)
O. O. Predtechenskaya, A. V. Ruokolainen 122
-

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

- The effects of submicron particles of metal oxides on the production of hydrogen peroxide and the activity of oxidative enzymes of *Aspergillus niger* and *Penicillium chrysogenum*
N. A. Anikina, R. V. Baryshkov, A. Yu. Shishkin, O. N. Smirnova, V. F. Smirnov 134
-

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

- Unique findings of *Phoma*-like fungi associated with soybean
M. M. Gomzhina, E. L. Gasich 143
- Fusarium* species affecting potato tubers and tomato fruits in Uganda
A. S. Elansky, S. M. Mislavskiy, E. M. Chudinova, L. Yu. Kokaeva, S.N. Elansky, E. E. Denisova, I. A. Ilichev, A. F. Belosokhov, Yu. Bamutaze, P. Musinguzi, E. Opolot, P. V. Krasilnikov 161
-
-

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

УДК 632.4.01/.08 : 632.952 : 632.95.025.8

ПАРША ЯБЛОНИ: УСТОЙЧИВОСТЬ К ХИМИЧЕСКИМ ФУНГИЦИДАМ

© 2024 г. А. И. Насонов^{1,*}, Г. В. Якуба^{1,**}

¹ Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия,
350901 Краснодар, Россия

*e-mail: nasoan@mail.ru

**e-mail: galyayaku@gmail.com

Поступила в редакцию 28.03.2023 г.

После доработки 12.06.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

В обзоре освещена ситуация с развитием устойчивости к различным фунгицидам с системным действием у *Venturia inaequalis* в мире и в России с оценкой перспектив дальнейшего их использования. Представлена информация обо всех применяемых в России против парши яблони фунгицидах, их эффективности в данный момент времени, с характеристикой каждого химического класса. Приведены данные о механизмах устойчивости к химическим веществам у патогена, в том числе на молекулярном уровне. Обсуждается проблема развития резистентности у *V. inaequalis* и возможные пути ее решения на современном уровне научных знаний.

Ключевые слова: анилинопиримидины, бензимидазолы, системные фунгициды, стробилюрины, триазолы, SDHI, *Venturia inaequalis*.

DOI: 10.31857/S0026364824020018, **EDN:** vpkynf

ВВЕДЕНИЕ

Venturia inaequalis (Cook) G. Winter — важнейший экономически значимый патоген яблоневых насаждений, вызывающий паршу. Ежегодное развитие болезни ограничивает возможность получения высоких и стабильных урожаев. Экономические потери при эпифитотийном развитии *V. inaequalis* достигают 70%, особенно в регионах с умеренным климатом с холодными и влажными весенними периодами, которые характерны для большей части Европейской России (Nasonov, Suprun, 2015). Кроме этого, вредоносность парши яблони возрастает в силу климатических флуктуаций и, как следствие, снижения сопротивляемости растения-хозяина (Yakuba, 2013). Химический метод контроля возбудителя парши яблони остается основным. Количество обработок препаратами может достигать 20 и более за сезон в районах с благоприятным развитием парши (Yakuba, 2013). Это вызывает серьезные экологические и производственные риски в связи с развитием резистентности к фунгицидам. Наблюдения в период с 1991 по 2004 г. показали, что *V. inaequalis* в условиях эпифитотийного развития болезни в Краснодарском крае теряет чувствительность к системным фунгицидам в среднем в течение 2—4 лет (Smolyakova, Yakuba, 2005). Принимая во внимание

тот факт, что антирезистентное использование препаратов требует строгого соблюдения регламента их применения по количеству и обязательной ротации химических веществ с разным механизмом действия, необходим большой выбор средств защиты. В связи с этим любое выпадение фунгицида из оборота в результате развития резистентности усложняет задачу по эффективному использованию химического метода в защите от фитопатогенов (FRAC).

В основе способности патогена противостоять токсическому действию фунгицидов лежит базовое биологическое свойство организмов приспосабливаться к условиям окружающей среды. Высокая экологическая пластичность и изменчивость *V. inaequalis*, показанная во многих исследованиях (Tokmakov et al., 2017; Suprun et al., 2018), обусловленная способностью к половому размножению, а также высокий потенциал к бесполому размножению в течение вегетации яблони, создает высокие риски быстрой адаптации патогена к химическим препаратам. Развитие практической устойчивости происходит на популяционном уровне и характеризуется как доля резистентных биотипов патогена, при которой отсутствует эффект препарата против парши яблони (Сох, 2015).

Целью данного обзора является освещение ситуации с развитием устойчивости к различным химическим классам фунгицидов с системным действием у *V. inaequalis* в мире и в России с оценкой перспектив дальнейшего их использования. В статье представлена информация обо всех используемых в России против парши яблони действующих веществах системных фунгицидов.

Бензимидазолы (метилбензимидазолкарбаматы, МБК)

Метилбензимидазолкарбаматы (МБК) были разрешены для использования на яблоне в 1970-х гг. во многих странах мира, в том числе в СССР (Cox, 2015; Golyshin, 2001; Smolyakova et al., 2005). В России против возбудителя парши яблони были зарегистрированы действующие вещества: беномил, в составе коммерческих препаратов Фундазол, СП и Бенлат, СП; карбендазим — Колфуго Супер, КС и тиофанат-метил — Топсин-М, СП (State Catalogue, 2005—2023).

Высокая эффективность этой группы фунгицидов против фитопатогенных грибов предопределила быстрое и неконтролируемое развитие резистентности к бензимидазолам. Уже в течение первых нескольких лет после начала использования этих препаратов была обнаружена резистентность в садовых популяциях *V. inaequalis* в различных странах мира с развитым промышленным садоводством (Shabi et al., 1983; Katan et al., 1983; Cox, 2015; Nasonov et al., 2022a). В СССР и России о фактах развития резистентности у возбудителя парши яблони к бензимидазолам упоминали ряд авторов (Golyshin, 1993; Tyuterev, 2001; Smolyakova et al., 2005; Kashirskaya et al., 2012). Так, широкое и практически бесконтрольное использование Фундазола, СП в 1976—1977 гг., особенно в черноморской зоне садоводства Краснодарского края, где число обработок достигало максимально разрешенного уровня, привело к резкому снижению чувствительности *V. inaequalis* к нему (Smolyakova et al., 2005). Таким образом, формирование резистентности произошло всего за два года. В США и Польше сообщали о появлении резистентной популяции после трех лет использования беномила (Novacka et al., 1977; Cox, 2015).

С годами количество сообщений о распространении резистентности к фунгицидам этой группы в популяции патогена возросло с единичных до массовых случаев, и они больше не рекомендовались для использования против парши яблони. Беномил был исключен в 2001 г. из регистрации в США для борьбы с паршой яблони (Cox, 2015). При этом тиофанат-метил, который также не рекомендуется в большинстве регионов для контроля *V. inaequalis*, до сих пор используется против возбудителей других

болезней яблони в Японии (Tanaka et al., 2000), США (Cox, 2015) и Европе (Weber, Børve, 2021). Предполагают, что присутствие тиофанат-метила в саду может поддерживать резистентность возбудителя парши ко всем МБК на высоком уровне. В промышленных садах США доля резистентных к тиофанат-метилу фенотипов составила около 93% (Chapman et al., 2011). Сопоставимый уровень резистентности к этому фунгициду наблюдали в Турции, где он до сих пор используется против парши яблони (Polat, Bayraktar, 2021). В России разрешение на применение ряда МБК (беномила, карбендазима и тиофанат-метила) против парши яблони действовало до 2014—2015 гг. (State Catalogue, 2005—2023). Ранее сообщалось о запрете для применения на яблони Бенлата, СП в конце 1980-х гг. в СССР (Kasparov, Promonenkov, 1990). При этом в России запрет на применение метилбензимидазолкарбаматов в отличие от США и некоторых других стран действует не на отдельные болезни яблони, а на весь комплекс микозов культуры в целом (State Catalogue, 2005—2023).

Между тем от момента фиксирования первых случаев резистентности к бензимидазолам до полного отказа в их использовании против данного патогена на законодательном уровне в России и некоторых других странах прошел значительный промежуток времени — около 30 лет. Как сообщают некоторые исследователи, успешное использование антирезистентных подходов позволило вернуть и поддерживать эффективность бензимидазолов на определенном уровне. Так, В.М. Смольякова с соавторами (Smolyakova et al., 2005) показали, что исключение из системы защиты яблони Фундазола, СП и его аналогов позволило за три года восстановить чувствительность устойчивой к бензимидазолам популяции. На основании результатов широких полевых опытов ими было выявлено, что Фундазол, СП с 1977 по 2000 г. по эффективности был на уровне системного препарата Скор, КЭ из химической группы триазолов. Ряд других исследователей отмечает, что отказ от применения бензимидазолов не приводит к восстановлению чувствительности к ним у патогена. Как указывает FRAC, устойчивость к этим фунгицидам может оставаться стабильной в некоторых р-нах садоводства в течение 10 и более лет после прекращения их использования. В Германии, по данным Кибакера и Гофмана, была показана высокая устойчивость популяции *V. inaequalis* к бензимидазолам в течение четырех лет после исключения их из системы защиты (Kiebach, Hoffmann, 1980, цит. по: Nasonov et al., 2022b), в России (Краснодарский край) — шесть лет (Nasonov et al., 2022b), а в США — свыше 10 лет (Koenraad et al., 1992). Также персистирующая устойчивость была показана в популяции патогена в Польше (Novacka

et al., 1977) и других странах, а также других патосистемах, например, на винограде у возбудителя серой гнили *Botrytis cinerea* (Сох, 2015).

Механизм действия бензимидазолов связан с нарушением клеточного деления в результате блокировки формирования и диссоциации микротрубочек, вызванной взаимодействием действующего вещества с тубулином. Конечным результатом воздействия является ингибирование образования веретена деления. Появление молекулярно-генетических методов позволило обнаружить устойчивость к бензимидазолу на молекулярном уровне; у различных видов фитопатогенных грибов она объясняется точечными мутациями в гене, кодирующем β -тубулин. Нарушения гена отмечались в кодонах 198 и 200 (Koenraadt et al., 1992; Yarden, Katan, 1993). Конрад с соавторами (Koenraadt et al., 1992) показали, что в штамме с очень высокой устойчивостью к беномилу (benVHR) кодон 198, который в чувствительном штамме *V. inaequalis* кодирует глутаминовую кислоту, был изменен на кодон аланина, в штамме с высокой устойчивостью (benHR) — лизина и в штамме со средней устойчивостью (benMR) — глицина. Кодон 200, кодирующий фенилаланин был преобразован в кодон тирозина в штамме *V. inaequalis* со средней устойчивостью к беномилу. Позже Квелло с соавторами (Quello et al., 2010) нашли в изолятах *V. inaequalis* с низкой (benLR) и средней устойчивостью (benMR) к действующему веществу мутацию в кодоне 240, которая приводила к замене лейцина на фенилаланин. В других патосистемах кроме изменений в этих кодонах гена β -тубулина были найдены мутации в кодонах 6, 50, 165, 167, полученных в том числе и на лабораторных мутантах (Koenraadt et al., 1992; Ma, Michailides, 2005; Sokolova, Glinushkin, 2020). Обнаруженные в полевых штаммах патогена мутации в гене β -тубулина, придающие устойчивость, представляют собой небольшую часть всех изменений этого гена, найденных в индуцированных мутантах. Отсутствие вариантов генотипов с заменами в других кодонах диких изолятов *V. inaequalis* указывает на наличие эффекта “платы” за приспособленность для этих мутаций в природных популяциях (Koenraadt et al., 1992). Вероятнее всего, в саду под действием препарата идет преимущественный отбор benVHR фенотипов патогена. В работе канадских ученых, изучавших частоту возникновения устойчивости к беномилу у *V. inaequalis*, показано, что все резистентные штаммы в популяции соответствовали по результатам ПЦР генотипу benVHR (Svircev et al., 2000). В других исследованиях также выявлено преобладание таких биотипов патогена, имеющих мутацию в кодоне 198 (Quello et al., 2010; Polat, Bayraktar, 2021). Большое количество высокоустойчивых к беномилу фенотипов со значениями $EC_{50} > 50$ мг/л найдено в садах Ливана

(Al-Arab, Abou-Jawdah, 1997) и к карбендазиму с $EC_{50} > 1000$ мг/л в Краснодарском крае (Nasonov et al., 2022b).

Триазолы (ингибиторы деметилирования, demethylation inhibitors — DMI, азолы)

Важной вехой в совершенствовании химического метода контроля фитопатогенов было появление триазолов. Их применение в растениеводстве началось во второй половине 1970-х гг. Триазолы позволили более рационально использовать средства защиты в силу таких характеристик, как высокая активность, спектр контролируемых патогенов, системное воздействие на растение, низкие нормы применения и длительный период защиты (Grishechkina et al., 2020).

Первый фунгицид этой группы, который применялся в СССР с 70-х гг. прошлого столетия, был триадимефон (Роров et al., 2003). Этот фунгицид до сих пор зарегистрирован для применения против парши яблони в составе препарата Привент, СП (State Catalogue, 2005—2023). С 1990—1992 гг. при защите промышленных насаждений от парши на территории Российской Федерации были разрешены действующие вещества азолов: Скор, КС, — дифеноконазол, Вектра, КС — бромуконазол, Топаз, КЭ — пенконазол, Импакт, КС — флутриафол, Рубиган, КЭ — фенаримол, смесевой фунгицид Атеми-С — ципроконазол + сера (Smolyakova, Yakuba, 2005). На 2023 г. в защите яблони против парши разрешены действующие вещества: триадимефон, флутриафол, дифеноконазол и тетраконазол (State Catalogue, 2005—2023). Пенконазол также зарегистрирован для применения на яблони, но только против мучнистой росы.

О первых фактах устойчивости *V. inaequalis* к триазолам сообщалось в 1980-х гг. в Европе и Америке (Сох, 2015; Fiaccadori, 2017). Пониженная чувствительность к азолам у изолятов патогена наблюдалась в 1985 г., а уже в 1988—1991 гг. была подтверждена практическая устойчивость к миклобутанилу в популяциях патогена в двух штатах США (Сох, 2015). В России факты отсутствия должной эффективности различных триазолов (бромуконазола, фенаримола, флутриафола и дифеноконазола) фиксировали с конца 1990-х гг. (Levitin, Gagkaeva, 2000 цит. по: Nasonov et al., 2021; Smolyakova, Yakuba, 2005; Kashirskaya et al., 2012; Yakuba, 2013). Эффективность опрыскиваний препаратами из химического класса триазолов в Краснодарском крае снижалась в половину на четвертый год их использования, а на пятый-шестой годы на 90—100% (Smolyakova, Yakuba, 2005). При этом реверсия чувствительности патогена для всех триазолов наблюдалась через три года после отказа от их применения (Smolyakova, Yakuba, 2005).

Интересно, что для дифеноконазола снижение эффективности не было таким большим, как для других триазолов. Мониторинг эффективности препарата в течение семи лет его использования против парши яблони, показал, что первые три года его эффективность была на уровне 99–100%, а продолжительность защитного действия составляла 15 дней. В течение следующих четырех лет использования дифеноконазола эффективность снижалась до 70%. Уменьшался также и период защитного действия, составив в конце всего времени исследования 8–10 сут (Yakuba, 2013). Как сообщает Кокс (Cox, 2015), в США эффективность дифеноконазола в садах также выше, чем некоторых других триазолов, что объясняется, с одной стороны, тем, что дифеноконазол, как и фенбуканозол, были зарегистрированы в Америке только в 2009 г. С другой стороны, эти действующие вещества обладают более высокой активностью в сравнении с применяемыми там ранее миклобутанилом и фенаримолом, а также новым для США флутриафолом. Различия во внутренней активности триазолов после ряда лет их использования можно объяснить количественной (или дозозависимой) природой резистентности к фунгицидам из группы DMI. Необходимо сказать, что устойчивость патогена к миклобутанилу и фенаримолу в США широко описана рядом авторов (Marine et al., 2007; Pfeufer et al., 2010; Chapman et al., 2011; Cox, 2015; Villani et al., 2015).

Распространение устойчивости к триазолам, безусловно, зависит от истории применения этих фунгицидов в конкретных садах. Так, статистическое сравнение распределения чувствительности к миклобутанилу в 93 популяциях *V. inaequalis* в США показало, что только 73 сада имели практическую устойчивость к действующему веществу (Cox, 2015). Подобная ситуация наблюдается и в Краснодарском крае, где наравне с садами с устойчивыми популяциями (Smolyakova, Yakuba, 2005) были найдены насаждения с высокой чувствительностью патогена к дифеноконазолу (Smolyakova, 2000).

За последнее время появились новые случаи подтверждения сниженной чувствительности к дифеноконазолу в нескольких популяциях *V. inaequalis* в Краснодарском крае. Так, в экспериментах *in vitro* по оценке эффективной 50%-й концентрации ($ЭК_{50}$) был зафиксирован сдвиг чувствительности, который в значениях показателя резистентности (ПР) составил 16 и 32, что указывает на наличие устойчивости к фунгициду в этих популяциях (Nasonov et al., 2021, 2022c). Кроме России и США, за последние 10 лет во всем мире были описаны популяции возбудителя парши яблони, характеризующиеся пониженной чувствительностью к триазолам (Mondino et al., 2015; Fiaccadori, 2017; Lahlali et al., 2019; Polat, Bayraktar,

2021; Li et al., 2021; Chatzidimopoulos et al., 2022; Nabi et al., 2023).

Хотя устойчивость к триазолам подтверждена у *V. inaequalis* в течение нескольких десятков лет, механизм устойчивости до сих пор полностью не изучен. Известно, что фунгицид ингибирует синтез стерина, играющего важную роль в функционировании мембран грибных клеток, и воздействие триазола приводит к нарушению роста гиф. Определена молекулярная мишень для фунгицидов из группы DMI — 14α -деметилаза, важное метаболическое звено биосинтеза эргостерола, которая кодируется геном *Cyp51A1* (Schnabel, Jones, 2001). Авторы не обнаружили мутаций у устойчивых к триазолам изолятов *V. inaequalis* в садах США, но отметили сверхэкспрессию гена *CYP51A1*. В одном случае у устойчивых генотипов гриба сверхэкспрессия *CYP51A1* совпала с наличием вставки 533 п.н. (пар нуклеотидов) выше гена (Schnabel, Jones, 2001). Между тем предполагают, что мутации в гене *Cyp51* выступают как один из возможных механизмов, приводящих к снижению чувствительности грибов к азолам, что объясняет пристальное внимание к нему ученых. Секвенирование последовательностей целевого гена у чувствительных и устойчивых к триазолам изолятов патогена выявило 15 точечных мутаций, приводивших к замене аминокислот в 14α -деметилазе (Hoffmeister et al., 2021). При этом некоторые мутации, например, в области YGYG 443–446, мало влияли на чувствительность к DMI, другие были связаны с более высокими значениями $ЭК_{50}$ для миклобутанила, дифеноконазола и мефентрифлуконазола, такие как Y133F и M141T. Эффекты снижения чувствительности различались для трех действующих веществ и были наиболее выражены для миклобутанила, чем для мефентрифлуконазола (Hoffmeister et al., 2021). Эти мутации также были зафиксированы в исследованиях устойчивых к триазолам популяций *V. inaequalis* в Японии (Yaegashi et al., 2020). В обеих работах было показано, что в большинстве изолятов, имеющих пониженную чувствительность к дифеноконазолу *in vitro*, присутствуют эти мутации (Hoffmeister et al., 2021; Yaegashi et al., 2020). Для мефентрифлуконазола такой зависимости выявлено не было (Hoffmeister et al., 2021). Молекулярно-генетический анализ гена *CYP51A1* в популяциях патогена в Краснодарском крае выявил очень низкую встречаемость мутации Y133F, которая была найдена в 4% случаев в садовых популяциях и в 1% случаев в исходной популяции. Полученные авторами результаты показывают, что резистентность в садовых популяциях Краснодарского края, возможно, обусловлена иными механизмами, не связанными с мутацией Y133F в гене *CYP51A1* (Nasonov et al., 2022a).

Точечная мутация Y133F у *V. inaequalis* гомологична мутациям Cyp51, связанным с чувствительностью к триазолам у других фитопатогенных грибов, таким как Y131F/H у *Phakopsora pachyrhizi* (Schmitz et al., 2014), Y134F у *Puccinia triticina* (Stammler et al., 2009), Y136F у *Erysiphe necator* (Frenkel et al., 2015) и Y137F у *Zymoseptoria tritici* (Mair et al., 2016). Мутации M141T и M141V сходны с мутациями M145L у *Z. tritici* (Mair et al., 2016) и M145W у *Cercospora beticola* (Muellender et al., 2021). В исследованиях японских ученых у устойчивых изолятов *Venturia inaequalis* были также найдены мутации M142I и L140F (Yaegashi et al., 2020). Последняя мутация гомологична L144F, которая обуславливает адаптацию *Cercospora beticola* к ингибиторам стеролов (Muellender et al., 2021).

Как и у других грибов, приспособление к токсическому действию триазолов у *Venturia inaequalis*, по-видимому, основано на нескольких механизмах: мутациях гена Cyp51, снижающих способность связывания фунгицидов с ферментом деметилазой (Yaegashi et al., 2020; Hoffmeister et al., 2021), сверхэкспрессии гена Cyp51 (Schnabel, Jones 2001; Frenkel et al., 2015; Villani et al., 2016), наличие паралогов гена-мишени и, возможно, усиление оттока, как у родов/видов грибов: *Botrytis cinerea* (Leroch et al., 2013; Grabke, Stammler, 2015) и *Zymoseptoria tritici* (Omrane et al., 2015). Такая по сути полигенная устойчивость приводит к появлению большого разнообразия фенотипов по чувствительности к ингибиторам синтеза стеролов.

Стробилурины (ингибиторы Qo, quinine outside inhibitors, QoI)

Стробилурины были выделены в 1970—1980-х гг. из базидиомицетов *Oudemansiella mucida* и *Strobilurus tenacellus*, однако их синтетические аналоги, достаточно устойчивые и стабильные в окружающей среде, были получены и зарегистрированы для применения против фитопатогенов только в конце 1990-х гг. (Zaharychev, Marcynkevich, 2013). Против парши яблони были рекомендованы крезоксим-метил и трифлуксистробин. Для других грибов широко применяется азоксистробин. Они показали превосходную активность против возбудителя болезни даже при применении в условиях, благоприятствующих развитию эпифитотийной ситуации и высокой концентрации инокулята. Появление новой группы фунгицидов было встречено практиками с большим энтузиазмом, так как позволяло контролировать развитие резистентности к бензимидазолам и триазолам. В России и других странах были предложены системы защиты против парши, основанные на чередовании триазолов и стробилуринов в пределах одной вегетации. С.Л. Тютереv в начале 2000-х гг. отмечал, что на ближайшие годы стробилурины и триазолы

должны стать основой химического метода защиты от фитопатогенов (Тютереv, 2001). Так как ингибиторы Qo распространяются в растении трансляминарно, основное их применение направлено на профилактику заражения.

Стробилуриновые фунгициды имеют моносайтовый механизм действия. Они ингибируют митохондриальное дыхание, связываясь с участком Qo (Q_{out} — внешний карман, окисляющий убихинон) ферментного комплекса цитохрома bc1 (комплекс III), таким образом, блокируя перенос электронов в дыхательном пути и приводя к дефициту энергии из-за недостатка АТФ. Фермент кодируется геном цитохрома b (*cytb*), расположенным в митохондриальном геноме (Gisi et al., 2002). Последние исследования в расшифровке структуры и функции важнейшего белкового комплекса клетки, осуществляющего дыхание, а также перспективы создания новых фунгицидов ингибиторов Qo, можно найти в обзоре Фишера с соавторами (Fisher et al., 2020).

В связи с узкоспециализированным механизмом действия они характеризуются высоким риском развития резистентности (FRAC). Случаи практической резистентности *V. inaequalis* были зарегистрированы уже в начале 2000-х гг. как в России (Smolyakova et al., 2005; Yakuba, 2013), так и за рубежом (Kung et al., 2002; Kuck, Mehl, 2003; Fiaccadori et al., 2005; Sallato et al., 2006; Cox, 2015). В.М. Смольякова с соавторами (Smolyakova et al., 2005) сообщали, что фунгициды Строби, ВДГ и Зато, ВДГ в условиях Краснодарского края теряли эффективность за 2—3 года. Разными группами американских ученых, изучавшими развитие устойчивости к стробилуринам у *V. inaequalis* в течение ряда лет с 1998 по 2014 г., было показано, что устойчивость могла быть как качественной (полной), так и количественной (нарастающей). При этом изоляты могли проявлять различные уровни чувствительности при воздействии фунгицида даже в отсутствие мутации целевого сайта (Köller et al., 2004; Frederick et al., 2014; Cox, 2015). Количественный ответ возникал только при дозах ниже точки, при которой активируется альтернативный путь дыхания и проявлялся уже через два года (Köller et al., 2004), что совпадает с данными российских ученых (Smolyakova et al., 2005). Такой способ дыхания, распространенный у высших растений, грибов и водорослей, основан на нефосфорилирующем процессе транспорта электронов и осуществляется за счет альтернативной оксидазы (АО). Она позволяет организмам преодолеть ингибирование некоторых участков дыхательной цепи. Фермент чувствителен к салицилгидрохсамовой кислоте (salicylhydroxamic acid, SHAM), но не к обычным ингибиторам цитохромного дыхания. Однако такое дыхание генерирует меньше АТФ, что особенно важно при прорастании спор, весьма энергетически

затратном процессе, поэтому альтернативный путь, снижая эффективность фунгицидов до определенного порога, не может полностью ее нивелировать (Avila-Adame, Koller, 2003). Еще одним альтернативным механизмом резистентности, описанным всего в одной работе, является разложение крезоксим-метила в клетках *V. inaequalis* (Jabs et al., 2001).

В исследованиях на фитопатогенах *Botrytis cinerea*, *Blumeria graminis* и *Pseudoperonospora cubensis* было показано, что резистентность к QoI обусловлена точечными мутациями в гене *cytb*, а локализация мутации определяет уровень снижения чувствительности. В большинстве исследованных устойчивых к стробилиуринам возбудителях, в том числе и у *Venturia inaequalis*, была обнаружена однонуклеотидная мутация, заменяющая глицин (G) на аланин (A) в положении 143 белка CYTB — G143A (Gisi et al., 2002; Lesniak et al., 2011). Показатель устойчивости для различных видов грибов, несущих эту мутацию, в большинстве случаев превышает 100 (Gisi et al., 2002), а такие популяции обычно характеризуются полевой устойчивостью. Были выявлены еще две мутации гена: F129L, найденная у видов рода *Alternaria* и приводящая к замене фенилаланина на лейцин в положении 129 в CYTB (Banno et al., 2009), и G137R, обнаруженная у *Pyrenophora tritici-repentis*, вызывающая замену глицина на аргинин в положении 137 (Sierotzki et al., 2007). Эти мутации связаны с умеренными уровнями устойчивости (ПР от 5 до 15), а популяции этих грибов по-прежнему контролируются с помощью фунгицидов QoI, в дозах, рекомендованных производителем (Gisi et al., 2002; Sierotzki et al., 2007).

Для наиболее распространенной и значимой мутации G143A были предложены различные молекулярно-генетические подходы на основе классической ПЦР: CAPS и аллельспецифичные (AS) маркеры (Fontain et al., 2009), а чуть позже SNP-специфичные маркеры для ПЦР в реальном времени (Michalecka et al., 2011).

Развитие молекулярных инструментов для детекции мутации G143A способствовало многочисленным исследованиям в мире по оценке устойчивости к стробилиуринам у возбудителя парши яблони. Лесняк с соавторами (Lesniak et al. 2011), обследовав в США 81 коммерческий сад, выявили почти 67% изолятов *V. inaequalis* с качественной устойчивостью к фунгицидам Qo I. Измеренный уровень мутаций для образцов, полученных из двух садов в Польше с обычным химическим контролем, был очень высоким: 50—100% (Michalecka et al., 2011). Такие же уровни встречаемости, как устойчивых фенотипов, так и генотипов, несущих мутацию G143A, были определены в садах Беларуси, Греции, Израиля, Италии, Турции, Чехии, Китая и Новой Зеландии со стандартной химической

защитой с использованием стробилиуринов (Sedlák et al., 2013; Viljanen-Rollinson et al., 2013; Gur et al., 2021; Li et al., 2021; Turan et al., 2021; Polat, Bayraktar, 2021; Komardina et al., 2022; Chatzidimopoulos et al., 2022). Ранее в Беларуси в 2000—2006 гг. на основе оценки чувствительности *V. inaequalis* in vitro также показали прогрессирующее снижение чувствительности к крезоксим-метилу (Kamardzina, 2009). В России, кроме данных о полевой устойчивости (Smolyakova et al., 2005; Yakuba, 2013), в исследовании по фенотипической и генотипической оценке уровня чувствительности возбудителя парши к стробилиуринам, было показано наличие мутации G143A у всех изолятов патогена из промышленных насаждений яблони (Nasonov, Tuyschieva, 2022).

Анилинопиримидины (АП, anilinopyrimidines, AP)

Класс анилинопиримидиновых фунгицидов, представленный всего тремя действующими веществами — пириметанилом, мепанипиримом и ципродинилом, — был внедрен в практику защиты растений в начале 1990-х гг. в основном для контроля двух возбудителей болезней — *Botrytis cinerea* и *Venturia inaequalis* (Köller et al., 2005). Было показано, что АП действуют как слабые ингибиторы начальных этапов патогенеза фитопатогенов, таких как прорастание спор, формирование апрессориев и прободения кутикулы, приводя к остановке проникновения паразита в растение-хозяина (Knauf-Beiter et al., 1995). До сих пор биохимический механизм действия АП исследован только для *Botrytis cinerea*. Их ингибирующая активность in vitro была низкой на естественных средах, тогда как рост на минимальных средах повышал чувствительность изолятов *B. cinerea*, что было подтверждено и для *Venturia inaequalis* (Hilber, Hilber-Bodmer, 1998; Larsen et al., 2013). На таких средах добавление метионина и гомоцистеина препятствовало действию АП, что указывало на мишень в биосинтезе метионина (Fritz et al., 1997). Эксперименты с радиоизотопами показали, что анилинопиримидины могут ингибировать биосинтез метионина путем воздействия на цистатионин-β-лиазу (Fritz et al., 1997). Однако последующие исследования опровергли это наблюдение и молекулярный анализ не позволил идентифицировать связанные с устойчивостью мутации в гене, кодирующем этот фермент у *Botrytis cinerea* и *Sclerotinia sclerotiorum* (Fritz et al., 2003; Hou et al., 2018). В другой работе показана возможная способность АП предотвращать секрецию гидролитических ферментов и ферментов, разрушающих клеточную стенку, но не была определена вероятная молекулярная мишень (Milling, Richardson, 1995). Недавно идентифицированы белки, вовлеченные в митохондриальные процессы, которые придавали грибу устойчивость

к АП, что свидетельствует о том, что целевой сайт находится в митохондрии (Mosbach et al., 2017). Новая работа китайских ученых свидетельствует в пользу этого открытия (Fan et al., 2023). В этом исследовании идентифицировали несколько мутаций устойчивых к АП трансформантов *Botrytis cinerea*, с помощью секвенирования локусов количественных признаков (QTL-seq) и подтвердили, что мутация E407K в *Bcmdl1* придает устойчивость к анилинопиримидинам. Ген *Bcmdl1* кодирует митохондриальный белок, принадлежащий переносчику АТФ-связывающей кассеты (ABC). Снижение конидиального прорастания и вирулентности наблюдалось у нокаутных трансформантов *Bcmdl1* по сравнению с родительским изолятом и комплементарными трансформантами, что иллюстрирует биологические функции этого белка. Предполагается, что воздействие фунгицидов АП нарушает энергетический обмен.

Хотя относительная значимость этих различных моделей действия не выяснена, строгая перекрестная устойчивость среди всех членов класса АП предполагает общий механизм действия (Hilber, Hilber-Bodmer, 1998).

Развитие практической устойчивости к АП было широко зарегистрировано для *B. cinerea* и некоторых других грибов (Avenot, Michailides, 2015; Hou et al., 2018). Для *Venturia inaequalis* существует несколько работ, описывающих чувствительность микромицета к АП in vitro и in vivo (Kunz et al., 1998; Koller et al., 2005; Fiaccadori et al., 2017; Larsen et al., 2013). Случаев практической устойчивости у возбудителя парши яблони к этому химическому классу фунгицидов не так много, и все они касались европейских садов (Kung et al., 1998; Fiaccadori et al., 2017). Снижение чувствительности и активности, наблюдавшееся этими исследователями на патогене, всегда было умеренным, и это может указывать на полигенный механизм устойчивости к АП. Фьякодори отмечал, что различия в чувствительности между популяциями было нелегко установить. Например, в анализах in vivo наблюдалось больше различий в лечебных применениях, чем в профилактических, в то время как в тестах in vitro было замечено лишь умеренное изменение чувствительности изолятов (Fiaccadori et al., 2017). Низкие уровни снижения чувствительности и отсутствие точных генетических данных не позволяли сделать определенный вывод об их устойчивости. В США фактов устойчивости к фунгицидам АП не было зарегистрировано (Köller et al., 2005). Оценка чувствительности нескольких популяций патогена из садов со стандартной системой защиты в России показала, что ПР не превышал 8, что совпадает с данными, полученными на популяциях из Италии и США, где ПР составило 3–6 (Fiaccadori et al., 2017; Nasonov et al., 2023).

По сравнению с эффективностью АП в отношении *Botrytis* spp., они не так эффективны в подавлении прорастания аскоспор и проникновения через кутикулу *V. inaequalis* (Сох, 2015) и, в целом, эффективность ципродинила эквивалентна мультисайтовым контактным фунгицидам, например, с действующим веществом каптан. Однако при низких температурах ципродинил показывает большую активность и незаменим при весенних обработках.

Карбоксамиды (ингибиторы сукцинатдегидрогеназы, SDHI)

Класс карбоксамидов (SDHI — succinate dehydrogenase inhibitors) был впервые описан более 50 лет назад на основе синтезированного соединения, названного карбоксином. Первое поколение молекул SDHI контролировало узкий спектр патогенов растений. SDHI следующих поколений, таких как боскалид, флуксапироксад, пентиопирад, изопиразам, флуопирам и др., обладают активностью против более широкого спектра грибных патогенов различных культур, в том числе яблони (Avenot, Michailides, 2010).

По способу действия они относятся к ингибиторам дыхания, как и стробилурины, но имеют другой сайт воздействия. Целевым ферментом ингибиторов является сукцинатдегидрогеназа (SDH), так называемый комплекс II в цепи дыхания митохондрий. Он относится к функциональной части цикла трикарбоновых кислот и связан с дыхательной цепью (Avenot et al., 2009). SDH состоит из четырех субъединиц — A, B, C и D, три из которых, субъединицы B, C и D, образуют сайт связывания убихинона, который и блокируется SDHI. Мутации сайта-мишени, приводящие к снижению сродства карбоксамидов к участку связывания убихинона, могут развиваться во всех трех субъединицах — *sdhB*, *sdhC* и *sdhD* (Torriani et al., 2017). Показано, что снижение чувствительности к боскалиду и пентиопираду у *Alternaria alternata* и *A. solani* было связано с мутациями в генах *sdhC* (H134R) и *sdhD* (H133R) (Avenot et al., 2009; Mallik et al., 2014). Другим возможным механизмом резистентности может быть избыточная экспрессия эффлюкс-транспортеров, обеспечивающих детоксикацию клеток у патогенных микромицетов, уменьшая внутриклеточное накопление пестицидов (Sang, Lee, 2020).

Риск отбора устойчивых форм в популяциях грибных патогенов для фунгицидов SDHI определяется FRAC как средний или высокий. Описанные случаи практической резистентности к карбоксамидам относятся к карбоксину I поколения, а также боскалиду из II поколения, как у различных фитопатогенов (Avenot, Michailides, 2010; Miyamoto et al., 2009), так и у *Venturia inaequalis* (Toffolatti et al., 2016;

Chatzidimopoulos et al., 2022). Первый факт выявления резистентных к боскалиду изолятов патогена был сообщен итальянскими учеными (Toffolatti et al., 2016). Кроме этого, для возбудителя парши яблони из экспериментальных садов с “плохим” контролем заболевания показано значительное снижение чувствительности к веществам следующего поколения SDHI: пентио- пирад, флуксапироксад и флуопирам (Fiaccadori, Battistini, 2021).

В целом перекрестная устойчивость была выявлена у всех фунгицидов из группы SDHI. У возбудителя *Alternaria alternata* она была показана к боскалиду, пентиопираду и флуопираму (Avenot, Michailides, 2010). Изоляты *Didymella bryoniae* были нечувствительны к боскалиду и пентиопираду (Avenot, Michailides, 2010). Однако полевые и лабораторные исследования показали, что паттерны перекрестной резистентности между SDHI-фунгицидами для различных мутаций сайта-мишени являются сложными. Мутации сайта-мишени вызывают неодинаковую степень снижения чувствительности к разным карбоксамидам. Это говорит о том, что влияние этих мутаций на полевую эффективность конкретных SDHI может варьировать при их распространении в популяциях патогена. Эти различия могут быть объяснены структурной неоднородностью химических групп SDHI и тем, как они взаимодействуют с сайтом-мишенью определенного патогена (Scalliet et al., 2012). Кроме того, величина эффекта, вызываемого определенной мутацией целевого участка, может различаться между видами. Таким образом, снижение чувствительности, обусловленное специфическими мутациями сайта-мишени, может варьировать в зависимости от вида патогена, используемого SDHI и географического происхождения изолятов (Sierotzki, Scalliet, 2013).

Исследования чувствительности популяции возбудителя парши яблони к SDHI-фунгицидам, которые были проведены для оценки риска развития резистентности, публикуются с 2016 г. Командой американских ученых проведено исследование базовой чувствительности популяции *Venturia inaequalis* к трем действующим веществам этого класса (пентиопирад, флуопирам и бензовиндифлупир), а позднее еще к трем веществам (флуксапироксад, пидифлуметофен, инпирфлуксам) (Villani et al., 2016; Ayer et al., 2019). Этими же исследователями были секвенированы гены субъединиц сукцинатдегидрогеназы — *sdhB*, *sdhC* и *sdhD* из различных изолятов *V. inaequalis*, мутации в которых на других видах патогенных грибов были связаны с развитием резистентности. Однако ни на штаммах базовой популяции, ни на изолятах, которые ранее подвергались воздействию фунгицидов из класса карбоксамидов, не были найдены похожие мутации. Таким образом, вопрос о механизме

возникновения устойчивости к SDHI-фунгицидам у *V. inaequalis* остается открытым и требует дальнейшего изучения.

Перспективы использования системных фунгицидов против *Venturia inaequalis*

Бензимидазолы. Согласно этапам формирования резистентности (Porov et al., 2003), возбудитель парши яблони достиг предельного для данного вида уровня ее развития к бензимидазолам с показателем резистентности (ПР), превышающим 100 и более. На данный момент в большинстве садоводческих регионов мира с длительной историей промышленного возделывания яблони применение бензимидазолов не разрешено и ставится под сомнение возможность их возврата в системы защиты. Существование стабильной устойчивости к ним у *V. inaequalis* на протяжении длительного времени может говорить об отсутствии какой-либо “платы” за приспособленность. Между тем в некоторых странах, таких как Марокко, Египет и Индия, где использование бензимидазолов началось сравнительно недавно и в которых соблюдаются антирезистентные программы, например фунгицид, входит в состав смесевых препаратов, они разрешены к применению и сохраняют свою эффективность против парши яблони (Lahlali et al., 2019; Radwan, Hassan, 2019; Verma et al., 2022). Кроме этого, проводится синтез и поиск новых производных бензимидазола, являющихся структурными аналогами коммерческих антибутилиновых фунгицидов. Показана активность некоторых синтезированных соединений против штамма *Phytophthora infestans*, резистентного к карбендазиму (Obydenov et al., 2021). Однако возврата бензимидазолов в систему защиты яблони вряд ли стоит ожидать.

Триазолы. Преобладание действующих веществ из химической группы ингибиторов деметилирования стеролов в системах защиты сельскохозяйственных культур способствовало развитию резистентности в популяциях грибных патогенов (Grishechkina et al., 2020), в том числе и у возбудителя парши яблони. Однако, несмотря на доказанную резистентность у патогена к триазолам, они продолжают успешно использоваться в садах для его контроля, и из шести действующих веществ, применяемых с 1990-х гг., в регистрации остаются четыре из них (Hilevskiy, 2015; Yakuba, 2016). Кажущийся парадокс объясняется сложностью механизма устойчивости патогенных грибов к химическим веществам из этой группы. Приспособление к токсическому действию триазолов у *Venturia inaequalis*, как и у многих фитопатогенов, вероятно, определяется несколькими механизмами: мутациями гена *Cyp51*, сверхэкспрессией гена *Cyp51*

и усилением оттока токсинов из клетки. Каждая отдельная мутация обычно вызывает лишь небольшое снижение чувствительности, и только после накопления нескольких мутаций в изоляте наблюдается достаточно большое снижение чувствительности, чтобы повлиять на эффективность в полевых условиях. Такой механизм приспособления к азолам предопределяет постепенный количественный характер развития резистентности у *V. inaequalis* к ним. По сути, это ситуация не позволяет патогену преодолеть чувствительность к ДМІ путем развития одной “сильной” мутации в сайте-мишени, как в случае с бензимидазолами или стробилуринами, и адаптация происходит поэтапно за счет накопления аддитивных эффектов нескольких “слабых” механизмов устойчивости (Hoffmeister et al., 2021).

В современной практике контроля возбудителя парши яблони триазолами, при соблюдении всех регламентов применения, удается поддерживать эффективность действующих веществ с зарегистрированной устойчивостью за счет сокращения интервалов между обработками. Так, в садах Краснодарского края интервал между применениями дифеноконазола против парши яблони составляет всего четверо-пятеро суток при том, что еще в начале века он достигал максимум 15 суток (Yakuba, 2016; Nasonov et al., 2021).

Исходя из истории применения триазолов, становится понятно, что такая пошаговая адаптация патогена к фунгициду будет действенна только на применяемых в настоящее время триазолах и не эффективна в отношении новых химических веществ (Hoffmeister et al., 2021), поэтому групповая резистентность у некоторых триазолов выражена не так сильно, как у других фунгицидов. Так, введение в системы защиты против *V. inaequalis* в США в начале XXI в. дифеноконазола показало его высокую эффективность в контроле популяций гриба с практической устойчивостью к миклобутанилу (Сох, 2015). Это открывает возможность в применении новых химических веществ из этой группы фунгицидов для усиления антирезистентной стратегии защиты против парши яблони. Так, недавно против парши яблони в России был зарегистрирован новый триазол — тетраконазол, в составе препарата Домарк, МЭ. За рубежом новинкой среди этих фунгицидов выступает мефентрифлуконазол, который, по данным некоторых ученых, позволяет эффективно контролировать устойчивые к дифеноконазолу изоляты возбудителя парши (Hoffmeister et al., 2021). В качестве еще одной антирезистентной стратегии в применении триазолов стало широкое использование смесевых препаратов. В России на яблоне применяются различные двухкомпонентные препараты, содержащие в качестве одного из компонентов дифеноконазол. В качестве

второго компонента используют действующее вещество с другим механизмом действия из химических групп (State Catalogue, 2005—2023): карбоксамиды — флуксапироксад (Серкадис Плюс, КС), изопиразам (Эмбрения, СК), амиды — цифлуфенамид (Цидели Топ, ДК) и дитиокарбаматы — тирам (Тирада, СК) или вещество с тем же механизмом действия — флутриа-фол (Медая, МЭ) и тетраконазол (Геката, КМЭ). Высокая эффективность ряда смесевых препаратов против парши яблони была показана в полевых опытах в России и Белоруссии (Hilevskiy, 2015; Yakuba, 2017, 2018; Komardina, 2022).

Также продолжается активный поиск новых веществ с 1,2,4- и 1,2,3-триазольными циклами, проявляющими высокую активность против фитопатогенных грибов, в том числе против *V. inaequalis* (Ivanova et al., 2020).

Стробилурины. Несмотря на высокий риск развития резистентности и наличие фактов ее возникновения, стробилурины продолжают широко использоваться в системах защиты яблони от парши по всему миру. По-видимому, соблюдение антирезистентных мероприятий при применении этого класса веществ позволяет сохранять еще достаточно большое количество чувствительных популяций патогена в промышленных садах.

Эффективность против *V. inaequalis* на уровне 90—99% на высоковосприимчивых сортах яблони Лобо и Жигулевское в Центральной России была показана для монокомпонентных и смесевых препаратов стробилуринов, содержащих действующие вещества из других химических классов (Kashirskaya et al., 2017): Строби, ВДГ (крезоксим-метил), Терсел, ВДГ (пираклостробин и дитианон) и Беллис, ВДГ (боскаlid и пираклостробин). Эффективность этих смесевых препаратов в контроле патогена также была на должном уровне в Ленинградской, Тамбовской, Ростовской областях и Краснодарском крае (Grishechkina et al., 2012). В промышленных садах Тамбовской и Липецкой областей эффективной против доминирующей болезни яблони была система защиты, включавшая препараты Строби, ВДГ или Терсел, ВДГ (Kashirskaya et al., 2012).

Для преодоления резистентности в мире происходит активный поиск и создание новых молекул стробилуринов, обладающих усиленными фунгицидными свойствами, в т.ч. с применением инновационных подходов. Например, предложен новый QiI-активный препарат против патогенных для растений аскомицетов — фенпиоксамид, который подавлял развитие резистентных к стробилуринам грибов (Young et al., 2017). Он является членом нового класса фунгицидов пиколинамидов, полученных из

природного противогрибкового продукта UK-2A. Возможным подходом в снижении шансов развития жизнеспособных резистентных к стробилуринам штаммов, является разработка “гибридных” бифункциональных фунгицидов, одновременно действующих на оба сайта убихинона Qo/Qi. Новая молекула объединяет фармакофорные свойства двух классов веществ — стробилуринов и карбоксаминов (Zuccolo et al., 2019). Похожий инновационный метод по созданию химерных молекул, которые могли бы иметь несколько сайтов воздействия, предложили китайские ученые при создании химических соединений на основе производных стробилурина с различными боковыми цепями 1,2,3-триазола (Li et al., 2019).

Строгое соблюдение рекомендаций производителя по использованию препаратов, содержащих в качестве действующих веществ стробилурины и возможное максимальное снижение количества обработок ими, дает надежду на их дальнейшую эффективность против парши яблони. Однако чтобы уменьшить количество обработок этими фунгицидами, необходимо достаточное количество препаратов с иным механизмом действия, к которым отсутствует резистентность у патогена.

При формировании современных программ защиты против парши большое значение имеют относительно современные действующие вещества из химических классов анилинопиримидины и карбоксамины (SDHI), с более низким риском развития резистентности (FRAC).

Анилинопиримидины. По результатам анализа научной литературы можно заключить, что к анилинопиримидинам у возбудителя парши яблони отмечается низкий уровень развития резистентности, характеризующийся начальным этапом. Кунц и соавт. (Kunz et al., 1998) сообщали, что популяции *V. inaequalis* оставались чувствительными после 43 применений АП в течение четырех лет. Это можно объяснить преимущественным использованием этих фунгицидов в профилактических целях и небольшим количеством обработок за сезон: две для ципродинила и три для препаратов на основе пириметанила.

В России анилинопиримидины представлены монокомпонентными препаратами на основе ципродинила: Хорус, ВДГ; Приам, КЭ; Кантор, ККР и др., и пириметанила — Пириметан, КС, а также смесевым препаратом Луна Транквилити, КС, содержащим пириметанил и в качестве второго компонента из химического класса карбоксаминов (SDHI) — флуопирам. Эффективность применения ципродинила против парши яблони в Беларуси на листьях составила 36.1—93.7%, а на плодах — 16.0—95.3% (Kazharskiy et al., 2022).

Карбоксамины (SDHI). Карбоксамины являются относительно новой группой фунгицидов в сравнении с триазолами и стробилуринами. Так, боскалид появился на рынке в 2003 г., а другие SDHI-фунгициды были коммерциализированы в 2009—2010 гг., и на них возлагают большие надежды по улучшению антирезистентных программ, так как устойчивость к карбоксаминам у *V. inaequalis* зафиксирована только для первого поколения действующих веществ. При этом линейка новых синтезированных молекул, обладающих антифунгальной активностью, в этом химическом классе очень широка. Их используют в контроле заболевания чаще всего в качестве компонента в смесевых препаратах, совместно с триазолами, или для чередования с соединениями, имеющими другой механизм действия. В России зарегистрированы для использования против парши яблони пять действующих веществ из этой группы, также часто присутствующих в смесевых препаратах: боскалид (компонент Беллис, ВДГ), флуопирам (компонент Луна Транквилити, КС), флуксапироксад (компонент Серкадис Плюс, КС), изопиразам (компонент Эмбрения, СК), и пентиопирад (монокомпонентный препарат Фонтелис, КС). По данным FRAC, группа SDHI к 2020 г. насчитывает в общей сложности 23 различных активных ингредиента из 11 химических групп, включающих фенилбензамины и пиридинил-тилбензамины, а также фуран-, оксатиин-, тиазол-, пиразол- и пиридинкарбоксамины и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

История применения химического метода показывает, что развитие резистентности к фунгицидам системного типа действия является неизбежным процессом. Следствием понимания глубины этой проблемы стало создание международной общественной организации — FRAC. Ее основной целью является разработка предложений по управлению устойчивостью к фунгицидам, находящимся в зоне риска развития резистентности, чтобы увеличить срок их службы и снизить потери сельхозпродукции от последствий развития устойчивых патогенов. Однако внедрение новых химических препаратов в мире и России происходило медленно и поэтапно и привело к практике чрезмерной зависимости от каждого появившегося на рынке новейшего класса фунгицидов и последовательного развития устойчивости к нему. Это вызвало дисбаланс между потребностью в широком наборе препаратов с различным механизмом действия для составления антирезистентных программ и реальным ассортиментом химических веществ, не потерявших свою эффективность к патогену. В настоящее время устойчивость к бензимидазолам, триазолам

и карбоксамидам зарегистрирована в полевых популяциях *V. inaequalis* почти во всех регионах выращивания яблок в мире, где умеренный климат благоприятствует заболеванию. Хотя устойчивость к анилинопиримидинам и карбоксамидам представлена в мире редкими локальными случаями и в России не найдена, защитная и постинфекционная активность этих классов фунгицидов против парши яблони значительно меньше, чем у бензимидазолов, триазолов и карбоксамидов. В отсутствие фунгицидов с сильным постинфекционным действием производителям необходимо будет увеличить частоту применений препаратов для предотвращения развития эпифитотии, что повышает риск развития резистентности, — круг замкнулся.

Стало понятно, что эффективность антирезистентных мероприятий в отношении препаратов конкретных химических классов зависит от биологических особенностей патогена, таких как “плата” за приспособленность. Этот феномен определяет снижение конкурентоспособности устойчивого гриба в сравнении с чувствительным биотипом в неселективных условиях. Именно наличие “платы” за приспособленность может снизить долю устойчивых изолятов в популяции при отмене или чередовании фунгицидов. Количество работ по изучению этого феномена у разных фитопатогенных грибов, в том числе у *V. inaequalis*, растет с каждым годом.

Таким образом, в мире купирование развития резистентности *V. inaequalis* к фунгицидам идет в нескольких направлениях: 1) постоянный поиск новых химических веществ как в известных классах фунгицидов, так и новых, обладающих уникальным механизмом действия; 2) создание химерных молекул совмещающих структурные элементы известных действующих веществ; 3) применение смесевых препаратов; 4) оптимизация чередования фунгицидов в программах защиты, отказ от нарушения регламентов применения; 5) постоянный мониторинг резистентности в садах; 6) изучение механизмов устойчивости; поиск и оценка эффекта “платы” за приспособленность у патогена для различных фунгицидов. В силу высокой значимости существующей проблемы именно такой комплексный подход будет способствовать ее дальнейшему решению.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Кубанского научного фонда в рамках научного проекта № МФИ-20.1/98.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Al-Arab H.D., Abou-Jawdah Y. Sensitivity of *Venturia inaequalis* isolates to fungicides used in Lebanon. Plant Dis. 1997. V. 81 (1). P. 112—112.

- Avenot H., Sellam A., Michailides T. Characterization of mutations in the membrane-anchored subunits AaSDHC and AaSDHD of succinate dehydrogenase from *Alternaria alternata* isolates conferring field resistance to the fungicide boscalid. Plant Pathol. 2009. V. 58 (6). P. 1134—1143. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02154.x>
- Avenot H.F., Michailides T.J. Detection of isolates of *Alternaria alternata* with multiple-resistance to fludioxonil, cyprodinil, boscalid and pyraclostrobin in California pistachio orchards. Crop Protection. 2015. V. 78. P. 214—221. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.09.012>
- Avenot H.F., Michailides T.J. Progress in understanding molecular mechanisms and evolution of resistance to succinate dehydrogenase inhibiting (SDHI) fungicides in phytopathogenic fungi. Crop Protection. 2010. V. 29 (7). P. 643—651. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.02.019>
- Avila-Adame C., Koller W. Impact of alternative respiration and target-site mutations on responses of germinating conidia of *Magnaporthe grisea* to Qo-inhibiting fungicides. Pest. Manag. Sci. 2003. V. 59 (3). P. 303—309. <https://doi.org/10.1002/ps.638>
- Ayer K.M., Villani S.M., Choi M.W. et al. Characterization of the *VisdhC* and *VisdhD* genes in *Venturia inaequalis*, and sensitivity to fluxapyroxad, pydiflumetofen, inpyrfluxam, and benzovindiflupyr. Plant Dis. 2019. V. 103 (6). P. 1092—1100. <https://doi.org/10.1094/PDIS-07-18-1225-RE>
- Banno S., Yamashita K., Fukumori F. et al. Characterization of QoI resistance in *Botrytis cinerea* and identification of two types of mitochondrial cytochrome b gene. Plant Pathol. 2009. V. 58. P. 120—129. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01909.x>
- Chapman K.S., Sundin G.W., Beckerman J.L. Identification of resistance to multiple fungicides in field populations of *Venturia inaequalis*. Plant Dis. 2011. V. 95. P. 921—926. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-10-0899>
- Chatzidimopoulos M., Zambounis A., Lioliopoulou F. et al. Detection of *Venturia inaequalis* isolates with multiple resistance in Greece. Microorganisms. 2022. V. 10 (12). P. 2354. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10122354>
- Cox K.D. Fungicide resistance in *Venturia inaequalis*, the causal agent of apple scab, in the United States. In: Fungicide Resistance in Plant Pathogens. Springer, Tokyo, 2015, pp. 433—447.
- Fan F., Zhu Y.X., Wu M.Y. et al. Mitochondrial inner membrane ABC transporter Bcmd11 is involved in conidial germination, virulence, and resistance to anilinopyrimidine fungicides in *Botrytis cinerea*. Microbiology Spectrum. 2023. P. e00108—23. <https://doi.org/10.1128/spectrum.00108-23>
- Fernández-Ortuño D., Chen F., Schnabel G. Resistance to cyprodinil and lack of fludioxonil resistance in *Botrytis cinerea* isolates from strawberry in North and South Carolina. Plant Dis. 2013. V. 97 (1). P. 81—85. <https://doi.org/10.1094/PDIS-06-12-0539-RE>

- Fiaccadori R.* Researches on methodologies to verify reduced sensitivities of *Venturia inaequalis* in field to difenoconazole and first indications of a survey in Italy. *Am.J. Plant Sci.* 2017. V. 8 (9). P. 2056—2068. <https://doi.org/10.4236/ajps.2017.89138>
- Fiaccadori R., Battistini G.* Biological methodologies on SDHI fungicides to assess reductions of sensitivity and activity on *Venturia inaequalis* and cross-resistance tests. *Am.J. Plant Sci.* 2021. V. 12 (7). P. 1124—1134. <https://doi.org/10.4236/ajps.2021.127078>
- Fiaccadori R., Cicognani E., Abbatecola M. et al.* Sensitivity of *Venturia inaequalis* to strobilurin fungicides in Italy. *Commun. Agric. Appl. Biol. Sci.* 2005. V. 70. P. 73—78.
- Fisher N., Meunier B., Biagini G.A.* The cytochrome bc1 complex as an antipathogenic target. *Febs Letters.* 2020. V. 594 (18). P. 2935—2952.
- Fontain S., Remuson F., Fraissinet-Tachet L. et al.* Monitoring of *Venturia inaequalis* harbouring the QoI resistance G143A mutation in French orchards as revealed by PCR assays. *Pest Management Science: formerly Pesticide Science.* 2009. V. 65 (1). P. 74—81. <https://doi.org/10.1002/ps.1649>
- FRAC (Fungicide Resistance Action Committee) [Internet site]. <https://www.frac.info/fungicide-resistance-management>. Accessed 02.01.2023.
- Frederick Z.A., Villani S.M., Cooley D.R. et al.* Prevalence of quinone outside inhibitor resistance and the stability of qualitative QoI resistance in *Venturia inaequalis*. *Plant Dis.* 2014. V. 98. P. 1122—1130. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2013.66.5659>
- Frenkel O., Cadle-Davidson L., Wilcox W.F. et al.* Mechanisms of resistance to an azole fungicide in the grapevine powdery mildew fungus, *Erysiphe necator*. *Phytopathology.* 2015. V. 105. P. 370—377. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-14-0202-R>
- Fritz R., Lanen C., Chapeland-Leclerc F. et al.* Effect of the anilinoypyrimidine fungicide pyrimethanil on the cystathionine β -lyase of *Botrytis cinerea*. *Pestic. Biochem. Physiol.* 2003. V. 77. P. 54—65. [https://doi.org/10.1016/S0048-3575\(03\)00094-4](https://doi.org/10.1016/S0048-3575(03)00094-4)
- Fritz R., Lanen C., Colas V. et al.* Inhibition of methionine biosynthesis in *Botrytis cinerea* by the anilinoypyrimidine fungicide pyrimethanil. *Pestic. Sci.* 1997. V. 49. P. 40—46.
- Gisi U., Sierotzki H., Cook A. et al.* Mechanisms influencing the evolution of resistance to QoI-inhibitor fungicides. *Pest Manage. Sci.* 2002. V. 58. P. 859—867. <https://doi.org/10.1002/ps.565>
- Golyshin N.M.* Fungicides. Kolos, Moscow, 1993. (In Russ.)
- Grabke A., Stammler G.* A *Botrytis cinerea* population from a single strawberry field in Germany has a complex fungicide resistance pattern. *Plant Dis.* 2015. V. 99. P. 1078—1086. <https://doi.org/10.1094/PDIS-07-14-0710-RE>
- Grishechkina L.D., Dolzhenko V.I., Kungurceva O.V. et al.* Development of research on the formation of modern assortment of fungicides. *Agrokimiya.* 2020. N 9. P. 32—47. (In Russ.)
- Grishechkina L.D., Dolzhenko V.I., Milyutenkova T.I.* Modern fungicides for orchard protection. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii.* 2012. N30. P. 408—422. (In Russ.)
- Gur L., Levy K., Farber A. et al.* Delayed development of resistance to QoI fungicide in *Venturia inaequalis* in Israeli apple orchards and improved apple scab management using fungicide mixtures. *Agronomy.* 2021. V. 11 (2). P. 396.
- Hilber U.W., Hilber-Bodmer M.* Genetic basis and monitoring of resistance of *Botryotinia fuckeliana* to anilinoypyrimidines. *Plant Dis.* 1998. V. 82. P. 496—500.
- Hilevskiy V.A.* Fungicides to protect the apple tree from a complex of phytopathogens. *Vestnik orlovskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta.* 2015. V. 56 (5). P. 40—45.
- Hoffmeister M., Zito R., Boehm J. et al.* Mutations in Cyp51 of *Venturia inaequalis* and their effects on DMI sensitivity. *Journal of Plant Diseases and Protection.* 2021. V. 128 (6). P. 1467—1478. <https://doi.org/10.1007/s41348-021-00516-0>
- Hou Y.P., Mao X.W., Qu X.P. et al.* Molecular and biological characterization of *Sclerotinia sclerotiorum* resistant to the anilinoypyrimidine fungicide cyprodinil. *Pestic. Biochem. Physiol.* 2018. V. 146. P. 80—89. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2018.03.001>
- Ivanova Yu.S., Caplin G.V., Popkov S.V.* Synthesis of N1-substituted-4-(1,2,4-triazol-1-ylmethyl)-1,2,3 triazoles and study of their fungicidal activity. *Uspekhi v khimii i khimicheskoy tekhnologii.* 2020. V. 36 (8). P. 44—46. (In Russ.)
- Jabs T., Cronshaw K., Freund A.* New strobilurin resistance mechanism in apple scab (*Venturia inaequalis*). *Phytopathology.* 2001. V. 31. P. 15—16.
- Kamardzina V.* Sensitivity of *Venturia inaequalis* populations to the kresoxym-methyl. *Sodininkystë i darzhininkystë.* Baitai. 2009. P. 93—100.
- Kashirskaya N. Ya., Cukanova E.M., Kashirskaya A.M.* To building a system of protection of the apple tree. *Zashchita i karantin rasteniy.* 2012. № 5. P. 23—24. (In Russ.)
- Kashirskaya N. Ya., Cukanova E.M., Kochkina A.M.* BASF fungicides to protect the orchard from scab. *Zashchita i karantin rasteniy.* 2017. N2. P. 42—43. (In Russ.)
- Kasparov V.A., Promonnikov V.K.* Application of pesticides abroad. Agropromizdat, Moscow, 1990. (In Russ.)
- Kazharskiy V.R., Kozlov S.N., Kogotko L.G. et al.* The effectiveness of the use of fungicide Priam, KE on an apple tree in the conditions of the north-east of Belarus. *Crop Farming and Plant Growing.* 2022. N 2. P. 37—40. (In Russ.)
- Knauf-Beiter G., Dahmen H., Heye U. et al.* Activity of cyprodinil: Optimal treatment timing and site of action. *Plant Dis.* 1995. V. 79. P. 1098—1103.
- Koenraadt H., Somerville S.C., Jones A.L.* Characterization of mutations in the beta-tubulin gene of benomyl-resistant field strains of *Venturia inaequalis* and other plant pathogenic fungi. *Phytopathology.* 1992. V. 82 (11). P. 1348—1354.
- Köller W., Parker D.M., Turechek W.W. et al.* A two-phase resistance response of *Venturia inaequalis* populations to

- the QoI fungicides kresoxim-methyl and trifloxystrobin. *Plant Dis.* 2004. V. 88. P. 537–544.
<https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.5.537>
- Köller W., Wilcox W.F., Parker D.M. Sensitivity of *Venturia inaequalis* populations to anilinopyrimidine fungicides and their contribution to scab management in New York. *Plant Disease.* 2005. V. 89(4). P. 357–365.
<https://doi.org/10.1094/PD-89-0357>
- Komardina V.S. Two component fungicides in the system of apple-tree protection against the diseases. *Plant Protection.* 2016. N 40. P. 177–182. (In Russ.)
- Komardina V.S., Vasekha E.V., Pleskatsevich R.I. Evaluation of the causing agent of apple scab-fungus *Venturia inaequalis* sensitivity to cresoxym-methyl by various methods. *Plant Protection.* 2020. N 44. P. 96–103. (In Russ.)
- Kuck K.H., Mehl A. Trifloxystrobin: resistance risk and resistance management. *Pflanzenschutz Nachrichten Bayer.* 2003. V. 56. P. 313–325.
- Kung F.R.B., Chin K.M., Leadbitter N. Sensitivity of *Venturia inaequalis* to trifloxystrobin. *Pest. Manag. Sci.* 2002. V. 58. P. 261–267.
<https://doi.org/10.1002/ps.443>
- Kung R., Chin K.M., Gisi U. Sensitivity of *Venturia inaequalis* to Cyprodinil. *Modern Fungicides and Antifungal Compounds II.* 1998. P. 313–322.
- Kunz S., Lutz Bu., Deising H. et al. Assessment of sensitivities to anilinopyrimidine- and strobilurin fungicides in populations of the apple scab fungus *Venturia inaequalis*. *J. Phytopathol.* 1998. V. 146. P. 231–238.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1998.tb04684.x>
- Lahlali R., Moinina A., Ezrari S. et al. Apple scab disease severity in the Sais region of Morocco and its sensitivity to three commercial fungicides. *Notulae Scientia Biologicae.* 2019. V. 11 (2). P. 249–257.
<https://doi.org/10.15835/nsb11210434>
- Larsen N.J., Beresford R.M., Wood P.N. et al. A synthetic agar assay for determining sensitivity of *Venturia inaequalis* to anilinopyrimidine fungicides in New Zealand apple orchards. *New Zealand Pl. Protect.* 2013. V. 66. P. 293–302.
<https://doi.org/10.30843/nzpp.2013.66.5665>
- Leroch M., Plesken C., Weber R.W. et al. Gray mold populations in German strawberry fields are resistant to multiple fungicides and dominated by a novel clade closely related to *Botrytis cinerea*. *Appl. Environ. Microbiol.* 2013. V. 79. P. 159–167.
<https://doi.org/10.1128/AEM.02655-12>
- Lesniak K., Proffer T., Beckerman J. et al. Occurrence of QoI resistance and detection of the G143A Mutation in Michigan Populations of *Venturia inaequalis*. *Plant Dis.* 2011. V. 95. P. 927–934.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-12-10-0898>
- Li X., Li H., Yu Z. et al. Investigating the sensitivity of *Venturia inaequalis* isolates to difenoconazole and pyraclostrobin in apple orchards in China. *Eur. J. Plant Pathol.* 2021. V. 161. P. 207–217.
<https://doi.org/10.1007/s10658-021-02316-6>
- Li Y., Lei S., Liu Y. Design, synthesis and fungicidal activities of novel 1, 2, 3-triazole functionalized strobilurins. *ChemistrySelect.* 2019. V. 4 (3). P. 1015–1018.
<https://doi.org/10.1002/slct.201803597>
- Ma Z., Michailides T.J. Advances in understanding molecular mechanisms of fungicide resistance and molecular detection of resistant genotypes in phytopathogenic fungi. *Crop Protection.* 2005. V. 24 (10). P. 853–863.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2005.01.011>
- Mair W., Lopez-Ruiz F., Stammler G. et al. Proposal for a unified nomenclature for target-site mutations associated with resistance to fungicides. *Pest. Manag. Sci.* 2016. V. 72. P. 1449–1459.
<https://doi.org/10.1002/ps.4301>
- Mallik I., Arabiat S., Pasche J.S. et al. Molecular characterization and detection of mutations associated with resistance to succinate dehydrogenase-inhibiting fungicides in *Alternaria solani*. *Phytopathology.* 2014. V. 104 (1). P. 40–49.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-13-0041-R>
- Meszka B., Broniarek-Niemiec A., Bielenin A. The status of dodine resistance of *Venturia inaequalis* populations in Poland. *Phytopathol. Pol.* 2008. V. 47. P. 57–61.
- Michalecka M., Malinowski T., Broniarek-Niemiec A. et al. Real-time PCR Assay with SNP-specific primers for the detection of a G143A mutation level in *Venturia inaequalis* field populations. *J. Phytopathol.* 2011. V. 159 (7–8). P. 569–578.
<https://doi.org/10.1111/j.14390434.2011.01805.x>
- Milling R.J., Richardson C.J. Mode of action of the anilino-pyrimidine fungicide pyrimethanil. 2. Effects on enzyme secretion in *Botrytis cinerea*. *Pestic. Sci.* 1995. V. 45. P. 43–48.
- Miyamoto T., Ishii H., Seko T. et al. Occurrence of *Corynespora cassiicola* isolates resistant to boscalid on cucumber in Ibaraki Prefecture, Japan. *Plant Pathology.* 2009. V. 58 (6). P. 1144–1151.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02151.x>
- Mondino P., Casanova L., Celio A. et al. Sensitivity of *Venturia inaequalis* to trifloxystrobin and difenoconazole in Uruguay. *J. Phytopathol.* 2015. V. 163 (1). P. 1–10.
<https://doi.org/10.1111/jph.12274>
- Mosbach A., Edel D., Farmer A.D. et al. Anilinopyrimidine resistance in *Botrytis cinerea* is linked to mitochondrial function. *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. P. 2361.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02361>
- Muellender M.M., Mahlein A.K., Stammler G. et al. Evidence for the association of target-site resistance in *cyp51* with reduced DMI sensitivity in European *Cercospora beticola* field isolates. *Pest. Manag. Sci.* 2021. V. 77. P. 1765–1774.
<https://doi.org/10.1002/ps.6197>
- Nabi A., Ahmad M., Shah M.D. et al. First report of myclobutanil resistance and shift in sensitivity to difenoconazole and flusilazole in north-western Himalayan *Venturia inaequalis* populations. *Australasian Plant Pathol.* 2023. V. 52 (1). P. 13–22.
<https://doi.org/10.1007/s13313-022-00894-5>
- Nasonov A.I., Stepanov I.V., Astapchuk I.L. et al. The occurrence of the CYP51A1 mutation determining resistance

- to triazoles in the *Venturia inaequalis* population of Krasnodar krai. Peredovye issledovaniya Kubani. Sbornik materialov Ezhegodnoy otchetnoy konferentsii grantoderzhately Kubanskogo nauchnogo fonda. Krasnodar, 2022a. P. 94–98. (In Russ.)
- Nasonov A.I., Suprun I.I. Apple scab: peculiarities of the causal agent and the pathogenesis. Mikologiya i fitopatologiya. 2015. V. 49 (5). P. 275–285. (In Russ.)
- Nasonov A.I., Tuychieva A.V. Reduced sensitivity to trifloxystrobin and detection of the G143A mutation in the *Venturia inaequalis* population in the Krasnodar region. In: Basic and applied scientific research: current issues, achievements and innovations. Krasnodar, 2022, pp. 18–21. (In Russ.)
- Nasonov A.I., Yakuba G.V., Astapchuk I.L. et al. Cyprodinil sensitivity of apple scab populations from Krasnodar orchards in vitro. Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2023. № 79 (1). P. 186–202. (In Russ.)
<https://doi.org/10.30679/2219-5335-2023-1-79-186-202>
- Nasonov A.I., Yakuba G.V., Astapchuk I.L. Sensitivity of the Krasnodar population of *Venturia inaequalis* to difenoconazole, an inhibitor of sterol demethylation. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (4). P. 297–308. (In Russ.)
<http://doi.org/10.31857/S0026364821040103>
- Nasonov A.I., Yakuba G.V., Lobodina E.V. The long-term resistance to carbendazim in *Venturia inaequalis* in the Krasnodar region (Russia). Mikologiya i fitopatologiya. 2022b. V. 56. № 5. P. 374–378. (In Russ.)
<http://doi.org/10.31857/S0026364822050087>
- Nasonov A.I., Yakuba G.V., Marchenko N. et al. Evaluation of sensitivity of apple scab pathogen to difenoconazole using the discriminatory dose technique. Bio Web Conf. 2022c. V. 47. P. 10002.
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20224710002>
- Novačka H., Karolczak W., Millikan D.F. Tolerance of the apple scab fungus to the benzimidazole fungicides in Poland. Plant Dis. Reporter. 1977. V. 61 (5). P. 346–350.
- Obydenov K.L., Kalinina T.A., Galieva N.A. et al. Synthesis, fungicidal activity, and molecular docking of 2-acylamino and 2-thioacylamino derivatives of 1 H-benzo[d]imidazoles as anti-tubulin agents. J. Agric. Food Chem. 2021. V. 69 (40). P. 12048–12062 (In Russ.)
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c03325>
- Omrane S., Sghyer H., Audeon C. et al. Fungicide efux and the MgMFS1 transporter contribute to the multidrug resistance phenotype in *Zymoseptoria tritici* field isolates. Environ. Microbiol. 2015. V. 17. P. 2805–2823.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.12781>
- Polat Z., Bayraktar H. Resistance of *Venturia inaequalis* to multiple fungicides in Turkish apple orchards. J. Phytopathol. 2021. V. 169 (6). P. 360–368.
<https://doi.org/10.1111/jph.12990>
- Popov S.Ya., Dorozhkina L.A., Kalinin V.A. Fundamentals of chemical plant protection. Art-Lion, Moscow, 2003. (In Russ.)
- Quello K.L., Chapman K.S., Beckerman J.L. In situ detection of benzimidazole resistance in field isolates of *Venturia inaequalis* in Indiana. Plant Disease. 2010. V. 94 (6). P. 744–750. <https://doi.org/10.1094/PDIS-94-6-0744>
- Radwan M.A., Hassan M.S.S. Determination of the optimizing fungicidal applications for controlling apple scab disease in Egypt. Menoufia J. Plant Protection. 2019. V. 4 (3). P. 69–82.
- Sallato B.V., Latorre B.A., Aylwin G. First report on practical resistance to QoI fungicides in *Venturia inaequalis* (apple scab) in Chile. Plant Disease. 2006. V. 90. P. 375.
<https://doi.org/10.1094/PD-90-0375A>
- Sang H., Lee H.B. Molecular mechanisms of succinate dehydrogenase inhibitor resistance in phytopathogenic fungi. Research in Plant Disease. 2020. V. 26 (1). P. 1–7.
<https://doi.org/10.5423/RPD.2020.26.1.1>
- Scalliet G., Bowler J., Luksch T. et al. Mutagenesis and functional studies with succinate dehydrogenase inhibitors in the wheat pathogen *Mycosphaerella graminicola*. PLOS One. 2012. V. 7 (4). P. e35429.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035429>
- Schnabel G., Jones A.L. The 14alpha-demethylase (CYP51A1) gene is overexpressed in *Venturia inaequalis* strains resistant to myclobutanil. Phytopathology. 2001. V. 91. P. 102–110. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2001.91.1.102>
- Sedlák P., Vávra R., Vejl P. et al. Efficacy loss of strobilurins used in protection against apple scab in Czech orchards. Horticultural Science. 2013. V. 40 (2). P. 45–51.
- Shabi E., Katan T., Marion K. Inheritance of resistance to benomyl in isolates of *Venturia inaequalis* from Israel. Plant Pathology. 1983. V. 32 (2). P. 207–211.
- Sierotzki H., Frey R., Wullschlegel J. et al. Cytochrome b gene sequence and structure of *Pyrenophora teres* and *P. tritici-repentis* and implications for QoI resistance. Pest Manage. Sci. 2007. V. 63. P. 225–233.
<https://doi.org/10.1002/ps.1330>
- Sierotzki H., Scalliet G. A review of current knowledge of resistance aspects for the next-generation succinate dehydrogenase inhibitor fungicides. Phytopathology. 2013. V. 103 (9). P. 880–887.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-01-13-0009-RVW>
- Smolyakova V.M. Diseases of fruit trees in the south of Russia. Krasnodar, 2000. (In Russ.)
- Smolyakova V.M., Podgornaya M.E., Puzanova L.A. et al. The use of fundazol, SP (500 g/kg benomyl) in the gardens of the South of Russia. Optimization of the phytosanitary state of gardens under weather stress. SKZNIISiV, Krasnodar, 2005. P. 240–245. (In Russ.)
- Smolyakova V.M., Yakuba G.V. Some problems of resistance to fungicides of scab and powdery mildew pathogens. In: Optimization of the phytosanitary state of orchards under weather stress. SKZNIISiV, Krasnodar, 2005, pp. 263–268. (In Russ.)
- Sokolova G.D., Glinushkin A.P. Mechanisms of resistance to fungicides of the phytopathogenic fungus *Fusarium graminearum*. Mikologiya i fitopatologiya. 2020.

- V. 54 (6). P. 391—403. (In Russ.)
<https://doi.org/10.31857/S0026364820060112>
- Stammler G., Cordero J., Koch A. et al. Role of the Y134F mutation in *cyp51* and overexpression of *cyp51* in the sensitivity response of *Puccinia triticina* to epoxiconazole. Crop Prot. 2009. V. 28. P. 891—897.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2009.05.007>
- State catalogue of pesticides and agrochemicals, permitted for use on the territory of the Russian Federation. 2005—2022. (In Russ.)
- Suprun I.I., Nasonov A.I., Tokmakov S.V. et al. Application of SSR markers for study of genetic diversity of *Venturia inaequalis* in the different types of orchards in the North Caucasian region. Selskokhozyaistvennaya biologiya. 2018. V. 53 (1). P. 170—178. (In Russ.)
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.1.170rus>
- Svircev A.M., Gill J.J., Zhou T. et al. A comparison of techniques for assessing benzimidazole resistance in *Venturia inaequalis*. J. Phytopathol. 2000. V. 148 (4). P. 205—210.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.2000.00499.x>
- Tanaka S., Kamegawa N., Ito S.I. et al. Detection of thiophanate-methyl-resistant strains in *Diplocarpon mali*, causal fungus of apple blotch. J. Gen. Plant Pathol. 2000. V. 66 (1). P. 82—85.
<https://doi.org/10.1007/PL00012926>
- Toffolatti S.L., Venturini G., Bianco P.A. First report of SDHI resistant strains of *Venturia inaequalis* from commercial orchards in northern Italy. Plant Dis. 2016. V. 100 (11). P. 2324.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-03-16-0361-PDN>
- Tokmakov S.V., Suprun I.I., Nasonov A.I. Development of SSR-marker multiplex system for apple scab strains identifying. Mikologiya i fitopatologiya. 2017. V. 51 (6). P. 394—403. (In Russ.)
- Torriani S.F.F., Frey R., Buitrago C. et al. Succinate-dehydrogenase inhibitor (SDHI) resistance evolution in plant pathogens. Modern fungicides and antifungal compounds. 2017. V. 8. P. 89—94.
- Tyuterev S.L. Problems of phytopathogen resistance to new fungicides. Novosti zashchity rasteniy. 2001. N1. P. 38—53. (In Russ.)
- Verma S., Gautam H.R., Khosla K. Apple scab (*Venturia inaequalis* Wint) management using a novel fungicide combination in the North-Western Himalayas of India. Int. J. Economic Plants. 2022. V. 9 (1). P. 11—17.
<https://doi.org/10.23910/2/2022.0454a>
- Viljanen-Rollinson S.L.H., Thompson S.M., Keenan S. et al. Resistance of *Venturia inaequalis* to quinone outside inhibitor (QoI) fungicides in New Zealand apple orchards. New Zealand Pl. Protect. 2013. V. 66. P. 284—292.
<https://doi.org/10.30843/nzpp.2013.66.5659>
- Villani S.M., Hulvey J., Hily J.M. et al. Overexpression of the *CYP51A1* gene and repeated elements are associated with differential sensitivity to DMI fungicides in *Venturia inaequalis*. Phytopathology. 2016. V. 106 (6). P. 562—571.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-10-15-0254-R>
- Villani S.M., Ayer K., Cox K.D. Molecular characterization of the *sdhB* gene and baseline sensitivity to penthiopyrad, fluopyram, and benzovindiflupyr in *Venturia inaequalis*. Plant Disease. 2016. V. 100 (8). P. 1709—1716. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-15-1512-RE>
- Villani S.M., Biggs A.R., Cooley D.R. et al. Prevalence of myclobutanil resistance and difenoconazole insensitivity in populations of *Venturia inaequalis*. Plant Dis. 2015. V. 99. P. 1526—1536.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-01-15-0002-RE>
- Weber R.W., Børve J. Infection biology as the basis of integrated control of apple canker (*Neonectria ditissima*) in Northern Europe. CABI Agriculture and Bioscience. 2021. V. 2 (1). P. 1—16.
<https://doi.org/10.1186/s43170-021-00024-z>
- Yaegashi H., Hirayama K., Akahira T. et al. Point mutation in *CYP51A1* of *Venturia inaequalis* is associated with low Journal of Plant Diseases and Protection 1 3 sensitivity to sterol demethylation inhibitors. J. Gen. Plant Pathol. 2020. V. 86. P. 245—249.
<https://doi.org/10.1007/s10327-020-00924-4>
- Yakuba G.V. Ecologized protection of apple scab in the face of climate change. Krasnodar, 2013. (In Russ.)
- Yakuba G.V. Apple technologies protection from diseases with domestic fungicides application. Sadovodstvo i vinogradarstvo. 2016. № 4. P. 33—39. (In Russ.)
<https://doi.org/10.18454/VSTISP.2016.4.2841>
- Yakuba G.V. Control of apple tree diseases with the fungicides from Syngenta company. Zashchita i karantin rasteniy. 2017. N 11. P. 27—29. (In Russ.)
- Yakuba G.V. Effectiveness of the fungicide Tsideli™ Top, DK against the apple diseases. Zashchita i karantin rasteniy. 2018. N 11. P. 32—33. (In Russ.)
- Yarden O., Katan T. Mutations leading to substitutions at amino acids 198 and 200 of beta-tubulin that correlate with benomyl-resistance phenotypes of field strains of *Botrytis cinerea*. Phytopathology. 1993. V. 83 (12). P. 1478—1483.
- Young D.H., Wang N.X., Meyer S.T. et al. Characterization of the mechanism of action of the fungicide fenpicoxamid and its metabolite UK-2A. Pest Manage. Sci. 2017. V. 74. P. 489—498.
<https://doi.org/10.1002/1873-3468.13868>
- Zaharychev V.V., Marcynkevich A.M. Strobilurin analogues in plant protection. Agrokimiya. 2013. N 12. P. 64—74. (In Russ.)
- Zuccolo M., Kunova A., Musso L. et al. Dual-active antifungal agents containing strobilurin and SDHI-based pharmacophores. Sci. Rep. 2019. V. 9. P. 11377—11412.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-47752-x>
- Гольшин Н.М. (Golyshin) Фунгициды. М.: Колос, 1993. 319 с.
- Гришечкина Л.Д., Долженко В.И., Кунгурцева О.В. и др. (Grishechkina et al.) Развитие исследований по формированию современного ассортимента фунгицидов // Агрохимия. 2020. № 9. С. 32—47.

- Гришечкина Л.Д., Долженко В.И., Милютенкова Т.И. (Grishchekina et al.) Современные фунгициды для защиты сада // Плодоводство и ягодоводство России. 2012. № 30. С. 408—422.
- Захарычев В.В., Марцынкевич А.М. (Zaharychev, Marcynkevich) Аналоги стробилуринов в защите растений // Агрохимия. 2013. № 12. С. 64—74.
- Иванова Ю.С., Цаплин Г.В., Попков С.В. (Ivanova et al.) Методы получения N1-замещенных-4-(1,2,4-триазол-1-илметил)-1,2,3-триазолов и изучение их фунгицидной активности. Успехи в химии и химической технологии. 2020. Т. 36(8). С. 44—46.
- Кажарский В.Р., Козлов С.Н., Коготько Л.Г. и др. (Kazharskiy et al.) Эффективность применения фунгицида Приам, КЭ на яблоне в условиях северо-востока Беларуси // Земледелие и растениеводство. 2022. № 2. С. 37—40.
- Каспаров В.А., Промоненков В.К. (Kasparov, Promonenkov) Применение пестицидов за рубежом. М.: Агропромиздат, 1990. 224 с.
- Каширская Н.Я., Цуканова Е.М., Каширская А.М. (Kashirskaya et al.) К построению системы защиты яблони // Защита и карантин растений. 2012. № 5. С. 23—24.
- Каширская Н.Я., Цуканова Е.М., Кочкина А.М. (Kashirskaya et al.) Фунгициды компании БАСФ для защиты сада от парши // Защита и карантин растений. 2017. № 2. С. 42—43.
- Комардина В.С. (Komardina) Двухкомпонентные фунгициды в системе защиты яблони от болезней // Защита растений. 2022. № 40. С. 177—182.
- Комардина В.С., Васеха Е.В., Плесацевич Р.И. (Komardina et al.) Оценка чувствительности возбудителя парши яблони — гриба *Venturia inaequalis* к крезоксим-метилу различными методами // Защита растений. 2022. Т. 44. С. 96—103.
- Насонов А.И., Супрун И.И. (Nasonov, Suprun) Парша яблони: особенности возбудителя и патогенеза // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 5. С. 275—285.
- Насонов А.И., Якуба Г.В., Астанчук И.Л. (Nasonov et al.) Чувствительность краснодарской популяции *Venturia inaequalis* к дифеноконазолу, ингибитору деметилирования стероидов // Микология и фитопатология. 2021. Т. 55. № 4. С. 297—308.
- Насонов А.И., Степанов И.В., Астанчук И.Л. и др. (Nasonov et al.) Встречаемость мутации CYP51A1, определяющей устойчивость к триаколам, в популяции *Venturia inaequalis* Краснодарского края. Передовые исследования Кубани // Сб. мат-лов Ежег. отчетной конференции грантодержателей Кубанского научного фонда. Краснодар, 2022. С. 94—98.
- Насонов А.И., Туйчиева А.В. (Nasonov, Tujchieva) Снижение чувствительности к трифлуксистробину и обнаружение мутации G143A в популяции *Venturia inaequalis* в Краснодарском крае // Фундаментальные и прикладные научные исследования: актуальные вопросы, достижения и инновации. Краснодар, 2022. С. 18—21.
- Насонов А.И., Якуба Г.В., Лободина Е.В. (Nasonov et al.) Длительное сохранение резистентности к карбендазиму у *Venturia inaequalis* в Краснодарском крае (Россия) // Микология и фитопатология. 2022. Т. 56. № 5. С. 374—378.
- Насонов А.И., Якуба Г.В., Астанчук И.Л. и др. (Nasonov et al.) Чувствительность к ципродинулу популяций возбудителя парши яблони из краснодарских садов in vitro // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2023. № 79 (1). С. 186—202.
- Попов С.Я., Дорожкина Л.А., Калинин В.А. (Popov et al.) Основы химической защиты растений. М.: Арт-Лион, 2003. 280 с.
- Смольякова В.М. (Smolyakova) Болезни плодовых пород юга России. Краснодар: Весть, 2000. 192 с.
- Смольякова В.М., Якуба Г.В. (Smolyakova, Yakuba) Некоторые проблемы резистентности к фунгицидам грибов-возбудителей парши и мучнистой росы // Оптимизация фитосанитарного состояния садов в условиях погодных стрессов. Краснодар: ГНУ СКЗНИИСИВ, 2005. С. 263—268.
- Смольякова В.М., Подгорная М.Е., Пузанова Л.А. и др. (Smolyakova et al.) Применение фундазола, СП (500 г/кг беномила) в садах Юга России // Оптимизация фитосанитарного состояния садов в условиях погодных стрессов. Краснодар: ГНУСКЗНИИСИВ, 2005. С. 240—245.
- Соколова Г.Д., Глинушкин А.П. (Sokolova, Glinushkin) Механизмы устойчивости к фунгицидам фитопатогенного гриба *Fusarium graminearum* // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 6. Р. 391—403.
- Супрун И.И., Насонов А.И., Токмаков С.В. и др. (Suprun et al.) Применение SSR маркеров для изучения генетического разнообразия *Venturia inaequalis* на Северном Кавказе в агрофитоценозах разного типа // Сельскохозяйственная биология. 2018. Т. 53 (1). С. 170—178.
- Токмаков С.В., Супрун И.И., Насонов А.И. (Tokmakov et al.) Разработка мультиплексной SSR-маркерной системы для идентификации штаммов парши яблони // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 6. С. 394—403.
- Тюттерев С.Л. (Tyuterev) Проблемы устойчивости фитопатогенов к новым фунгицидам. Вестник защиты растений. 2001. № 1. С. 38—53.
- Хилевский В.А. (Hilevskiy) Фунгициды для защиты яблони от комплекса фитопатогенов. Вестник Орловского государственного аграрного университета. 2015. Т. 56. № 5. С. 40—45.
- Якуба Г.В. (Yakuba) Экологизированная защита яблони от парши в условиях климатических изменений: Монография. Краснодар: ГНУ СКЗНИИСИВ, 2013. 213 с.
- Якуба Г.В. (Yakuba) Технология защиты яблони от болезней с применением отечественных фунгицидов // Садоводство и виноградарство. 2016. № 4. С. 33—39.
- Якуба Г.В. (Yakuba) Борьба с болезнями яблони с помощью фунгицидов компании “Сингента” // Защита и карантин растений. 2017. № 11. С. 27—29.
- Якуба Г.В. (Yakuba) Эффективность фунгицида ЦИДЕЛИ™ ТОП, ДК против болезней яблони // Защита и карантин растений. 2018. № 11. С. 32—33.

Apple Scab: Resistance to Chemical Fungicides**A. I. Nasonov^{a,#} and G. V. Yakuba^{a,##}**^a *North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar, Russia*[#]*e-mail: nasoan@mail.ru*^{##}*e-mail: galyayaku@gmail.com*

The review highlights the situation with the development of resistance to various systemic fungicides in *Venturia inaequalis* around the world and in Russia, with an assessment of the prospects for their further use. Information is provided on all fungicides used in Russia against apple scab, their effectiveness at a given time, and a description of each chemical class. Data on the mechanisms of resistance to chemicals in the pathogen, including at the molecular level, are presented. The problem of the development of resistance in *V. inaequalis* and possible ways of its solution at the present level of scientific knowledge are discussed.

Keywords: anilinopyrimidines, benzimidazoles, SDHI, strobilurins, systemic fungicides, triazoles, *Venturia inaequalis*

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.282.23 : 634.8

**ДРОЖЖЕВЫЕ ГРИБЫ ЖИМОЛОСТИ ГРУЗИНСКОЙ
(*LONICERA IBERICA*) И ВИНОГРАДА (*VITIS VINIFERA*),
ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В ДАГЕСТАНЕ**

© 2024 г. Д. А. Абдуллабекова^{1,*}, Е. С. Магомедова^{1,**}, Г. Г. Магомедов^{1,***},
А. В. Качалкин^{2,3,****}

¹ Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского НЦ РАН, 367000 Махачкала, Россия

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

³ Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина ФИЦ ПНЦБИ РАН,
142290 Пушкино, Россия

*e-mail: dina2407@mail.ru

**e-mail: pibrdncran@mail.ru

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

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

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 30.09.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Эколого-таксономическое изучение микобиоты культурных растений и естественной флоры, в т.ч. эндемичной, с позиций филогенетической систематики остается важным направлением микробной экологии. Проведено исследование структуры сообществ дрожжевых грибов на территории Дагестана — дикороса жимолости грузинской, являющегося эндемиком Кавказа, в сравнении с виноградом — традиционной для республики сельхозкультурой. Изучение дрожжевого комплекса винограда проводили в ампелоценозах, расположенных на равнине и в предгорьях, зарослей дикороса — на равнине и в горах. Численность дрожжей на исследованных растениях (в пересчете на ед. веса) выше, чем в почве, наибольшее количество дрожжей зафиксировано на листьях. В то же время поверхность ягод винограда и жимолости в большей степени колонизирована дрожжами, чем листья растений. Отмечено влияние сортовых особенностей винограда на видовое разнообразие и численность дрожжей, а также тенденция к снижению их численности при возрастании высоты над ур. м. Жимолость грузинская, произрастающая в горах, и почва под ней, напротив, заселена дрожжами больше, чем на равнине. Видовой состав ее включал пять видов, два из которых — *Aureobasidium pullulans* и *Metschnikowia pulcherrima* — характерны и для ампелоценозов. Дрожжевое население эндемика на равнине отличалось специфичностью, один из двух выявленных видов был обнаружен и идентифицирован впервые как новый вид рода *Zygorhynchus* — *Z. dagestanica*, ассоциированный с листьями и почвой, где они доминируют, составляя 79.2% от общего числа дрожжей. Несмотря на близкие климатические условия мест произрастания дикороса и винограда на равнине, таксономический состав их дрожжевых сообществ значительно различался и включал два и девять видов соответственно. Полученные результаты показывают перспективность изучения сообществ дрожжевых грибов эндемичных растений.

Ключевые слова: виноград, дрожжи, таксономический состав, численность, экология, эпифиты

DOI: 10.31857/S0026364824020029, **EDN:** vpigym

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-таксономическое изучение дрожжевых грибов в конце XX в. получило новый импульс в связи с развитием молекулярно-биологических методов, обусловивших переход от фенотипической систематики к филогенетической (Kurtzman, Fell, 2006). Во многих странах проведено выявление видового разнообразия дрожжей, ассоциированных как

с культурными растениями агроценозов (Ribéreau Gayon et al., 2006; Sun et al., 2014; Santos et al., 2017; Into et al., 2020; Kanpiengjai et al., 2023), так и естественной флорой различных природных зон (Fonseca, Inácio, 2006). С позиций филогенетической систематики было проведено изучение таксономического состава дрожжевых грибов ампелоценозов Дагестана, где виноград, производство которого является одной

из крупнейших подотраслей сельского хозяйства, культивируют на равнине и частично в предгорьях. В результате было выявлено высокое видовое разнообразие дрожжевых грибов (45 видов), показано присутствие “эталонной” группы дрожжей, обитающих на виноградниках разных регионов, установлена их численность, годовая динамика, а также роль почвы как природного резервуара дрожжей (Kachalkin et al., 2015; Abdullabekova et al., 2020).

Наряду с таксономическим составом дрожжевых грибов виноградников, большой интерес вызывает дрожжевое население уникальной по разнообразию флоры Дагестана, территория которого охватывает несколько природных зон. Обладая рядом специфических особенностей, не свойственных другим регионам Кавказа, флора республики насчитывает около 4500 видов, из которых около 1100 являются эндемичными (Payzullayeva, 2012).

Приуроченность тех или иных видов микроорганизмов к конкретному растению, обусловленная многими биотическими и абиотическими факторами, специфична. Некоторые виды дрожжевых грибов способны развиваться лишь на определенных растительных субстратах с ограниченным распространением и имеют соответствующий ареал. Описаны случаи, когда отдельные виды эпифитных дрожжей, обитающих в филлосфере эндемичных растений, также являются эндемиками. Примерами могут служить *Metschnikowia hawaiiensis* и *M. kipukae* из цветков *Ipomoea indica* на Гавайском архипелаге, опыляемых строго определенными видами насекомых (Lachance et al., 1990, 2003).

Изучение структуры сообществ дрожжевых грибов в коэволюционной системе, которую они образуют с растениями, имеющими ограниченный ареал, интересны в таксономическом и экологическом аспекте. При исследовании эндемичной растительности или растений уникальных местообитаний возрастает вероятность обнаружения среди эпифитных микроорганизмов редких и новых видов дрожжей, имеющих локальное распространение.

В связи с этим актуально изучение видового разнообразия дрожжей одного из эндемиков Кавказа — жимолости грузинской (*Lonicera iberica*), которая в Дагестане имеет широкую экологическую амплитуду встречаемости — от засушливой предгорной части республики до среднегорий. *L. iberica* — кустарник до 1.5 м выс. с красно-желтыми цветками, красными плодами и весьма плотной древесиной. Vegetация со второй половины апреля до конца октября — начала ноября, растет быстро, цветение и плодоношение нерегулярное. Цветет с пяти-шести лет в июле, плодоносит с шести — восьми лет, плоды созревают во второй половине августа — первой половине сентября.

Результаты исследования содержания липидов и антиоксидантной активности ягод жимолости грузинской показали их высокий ресурсный потенциал (Gaziyeu et al., 2008; Ergün, 2021).

Цель исследований — проведение сравнительного анализа таксономического состава сообщества дрожжей жимолости грузинской и культивируемого винограда.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили дрожжи, ассоциированные с дикорастущими кустарниками жимолостью грузинской (*L. iberica*), виноградом сортов Молдова, Ркацители и почвой под ними. Все пробы были отобраны в сентябре 2014 г. в период зрелости ягод.

Место произрастания популяции жимолости грузинской — Дагестан пгт Тарки, расположено на отметке 180 м над ур.м. (42°57'21" с.ш.; 47°29'06" в.д.) и с. Гуниб на отметке 1400 м над ур.м. (42°23'15" с.ш.; 46°57'54" в.д.). Заросли занимают небольшую площадь в пределах 250—300 м². Количество кустов, выбранных для отбора проб, составило в Тарках и Гунибе девять и семь соответственно. Пробы отбирали 01.09 (пгт Тарки) и 18.09.2014 (с. Гуниб).

Образцы с сортов винограда Молдова и Ркацители, культивируемых в с. Муцалаул (43 м над ур.м.) отбирали 08.09.2014, сорта Молдова в с. Новочуртах (237 м над ур.м.) — 02.09.2014. Собранные образцы листьев, ягод и почвы под кустами для проведения исследований в тот же день доставляли в лабораторию и выполняли посеы. Для десорбции клеток из каждой пробы почвы и листьев, предварительно измельченных, отбирали навески 2.50 и 1.25 г соответственно, навески ягод винограда сорта Ркацители варьировали в пределах 11.05—12.83 г, сорта Молдова — 18.10—19.60 г, ягод жимолости грузинской — 1.80—4.90 г. Навески помещали в центрифужные пробирки типа Falcon со стерильной водой, объем которой составлял 25 мл, и обрабатывали на вортексе в течение 10 мин. Из каждого разведения брали аликвоты 0.1 мл и высевали в 2—3 чашки Петри на агаризованную среду ГПД (20 г/л глюкозы, 10 г/л пептона, 5 г/л дрожжевого экстракта, 20 г/л агара и 0.5 г/л хлорамфеникола для подавления роста бактерий), которые инкубировали при 25 °С в течение 3—4 сут. Выросшие колонии дрожжей дифференцировали на макроморфологические типы с помощью стереоскопического микроскопа и выделяли в чистую культуру для идентификации. Ингибиторы для подавления быстрорастущих грибов в работе не использовали. Генетическую идентификацию дрожжей

проводили по протоколам, опубликованным ранее (Kachalkin et al., 2015; Abdullabekova et al., 2020).

На основе полученных результатов были произведены расчеты численности дрожжей на единицу веса исследованных субстратов (КОЕ/г), а также была выполнена оценка количества дрожжей на единицу поверхности растения (КОЕ/см²).

Определение площади поверхности листьев исследуемых растений проводили, используя программу LeafArea (Skyberry), площадь поверхности ягод определяли по формуле для эллипсоида. Для пересчета численности дрожжей с единицы веса на единицу площади были проведены измерения веса и площади поверхности 34 ягод и 18 листьев исследуемых растений. Полученные средние значения веса ягод и площади поверхности листьев были использованы для расчета площади для 1 г исследованного субстрата, что являлось коэффициентом пересчета численности дрожжевых грибов с единицы веса на единицу площади.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определение численности дрожжей, с учетом вида *Aureobasidium pullulans*, относящегося к так называемой группе дрожжеподобных грибов, производили из расчета на единицу веса (КОЕ/г) исследуемого субстрата, что является универсальным подходом при необходимости сопоставления данных между такими разными типами образцов, как почва и части растения (Chernov, 2013). Известно, что численность дрожжей-эпифитов на листьях растений в среднем составляет 10⁴–10⁵ КОЕ/г, что соответствует величине 10³–10⁴ КОЕ/см² (Fonseca, Inácio, 2006). Полученные нами результаты измерения площади и веса листьев, а также ягод исследуемых растений показали, что коэффициент пересчета численности дрожжей с единицы веса на единицу площади для листьев винограда составляет 144.4, для листьев жимолости — 86.7, для ягод винограда — 3.22–3.49, а для ягод жимолости — 2.06. Данные по численности дрожжей на жимолости

и винограде, приведенные на единицу веса и на единицу площади, представлены в табл. 1.

На сорте Молдова, культивируемом на различных высотных отметках, максимум дрожжей на всех типах субстратов наблюдали на винограднике, расположенном на равнине (с. Муцалаул). На этом же участке зафиксировано влияние сортовых особенностей винограда на численность дрожжей, которая в сумме на ягодах и листьях сорта Ркацители была выше, а в почве ниже, чем на сорте Молдова. Таким образом, полученные результаты показывают, что численность дрожжей в период зрелости ягод винограда на поверхности растения и почве под ним оказалась выше на равнине, чем при подъеме в горы.

На жимолости грузинской обнаружена обратная картина — кусты и почва под ними заселены дрожжами в разы больше в с. Гуниб, чем в пгт Тарки, расположенных на 1400 и 180 м над ур.м. соответственно. Для дикороса, вегетационный период которого продолжается со второй половины апреля до конца октября — начала ноября, характерно обитание в ксерофильных редколесьях и кустарниковых зарослях. Численность дрожжевых грибов здесь больше на высотной отметке 1400 м над ур.м. в основном за счет дрожжеподобных грибов *A. pullulans*, на долю которого приходится более 90% общей численности дрожжей.

Известно, что характер распространения дрожжей объясняется соответствием между их адаптивными признаками и экологическими факторами, среди которых температура, влажность, периодическое иссушение почвы, уровень инсоляции зависят от географического положения. Наиболее выраженные изменения в структуре микробных сообществ могут наблюдаться вдоль вертикально-поясного градиента (Chernov, 2013). Нельзя исключить чувствительность эпифитных дрожжей к воздействию ультрафиолетового излучения (Gunasekera et al., 1997), интенсивность которого, с учетом других факторов, может меняться в зависимости от высотной отметки.

Таблица 1. Численность дрожжей на винограде и жимолости грузинской

Растение и место произрастания	Средняя численность дрожжей, × 10 ²		
	ягоды, КОЕ/г/КОЕ/см ²	листья, КОЕ/г/КОЕ/см ²	почва, КОЕ/г
Виноград			
с. Муцалаул			
сорт Молдова	18.0/5.6	23.0/0.16	28.2
сорт Ркацители	13.0/3.8	40.0/0.28	18.2
с. Новочуртах			
сорт Молдова	1.5/0.5	19.0/0.13	9.3
Жимолость			
пгт Тарки	7.4/3.6	40.0/0.46	1.3
с. Гуниб	24.0/11.7	200.0/2.31	38.0

Исследуемые местообитания отличались друг от друга и резко контрастировали по климату. Так, на равнине, где расположен пгт Тарки, сухой, континентальный климат с малоснежной зимой и сухим жарким летом характеризуется большой разностью зимней и летней температур. В горном Гунибе климат умеренно-холодный, континентальность здесь, в отличие от равнины, проявляется в большой разности ночной и дневной температур. Средняя температура теплого и холодного периода в пгт Тарки составляет 18.4 и 12.1 °С соответственно; в с. Гуниб — 12.1 и –0.9 °С, среднее количество осадков с апреля по октябрь в пгт Тарки — 237 мм, среднегодовое количество — 411 мм, в с. Гуниб — 342 и 619 мм соответственно.

Известно, что кроме экологических факторов на численность дрожжей, ассоциированных с растениями, могут влиять миграционные процессы — взаимное заселение сходных субстратов дрожжевыми клетками. Ведущую роль при взаимной контаминации дрожжей играет фактор пространственной близости субстратов и вероятность заноса на них дрожжевых клеток (Maksimova et al., 2009). В зарослях жимолости грузинской в с. Гуниб встречались кусты шиповника, дрожжевые грибы с которых, возможно, вносили свой вклад в обогащение ее дрожжевого сообщества.

При близких климатических условиях, наблюдаемых на равнине в местах произрастания жимолости грузинской (пгт Тарки) и винограда (с. Муцалаул), характеризующегося сочными плодами, численность дрожжей на единицу площади на ягодах винограда была более высокой, чем на дикоросе, а для листьев картина была обратной. Эти различия могут быть обусловлены архитектурой и биологическими особенностями исследуемых растений. Так, поверхность винограда более подвержена воздействию инсоляции, чем плотные кусты дикорастущей жимолости, а его высокосахаристые ягоды являются природным локусом, где традиционно отмечается значительная численность дрожжевых грибов.

Численность дрожжей на растении в пересчете на единицу веса, независимо от его вида, выше, чем в почве, наибольшее количество дрожжей зафиксировано на листьях. Однако при пересчете количества дрожжей-эпифитов на единицу площади отмечено, что их численность на сахаристых ягодах винограда и жимолости заметно больше, чем на листьях этих растений. Экссудаты ягод по мере созревания содержат все больше глюкозы (Padgett, Morrison, 1990), кроме того, любые микроповреждения эпидермального слоя и кутикулы также приводят к выделению сахаров на поверхность ягод, давая импульс для более активного развития на них дрожжей.

Количество видов в дрожжевом комплексе, выделенном из жимолости грузинской, было меньше, чем с винограда каждого из сортов. Изменение таксономического разнообразия дрожжевых грибов винограда отмечено в зависимости от сортовой принадлежности и от места произрастания (табл. 2). Видовой состав дрожжей дикороса, произрастающего в с. Гуниб, включающий пять видов — *A. pullulans*, *Candida parapsilosis*, *Metschnikowia pulcherrima*, *Debaryomyces hansenii*, *Torulaspora delbrueckii*, — как и в исследуемых ампелоценозах, не отличался специфичностью. В целом дрожжевой комплекс жимолости грузинской и винограда совпадал только по двум видам аскомицетов — *Aureobasidium pullulans* и *Metschnikowia pulcherrima*. Первый — повсеместно распространенный, продуцирующий меланин дрожжеподобный гриб-сапротроф (Chernov, 2013), второй — выделяется в основном из энтомофильных цветков, из подстилки и с листьев (Glushakova, 2006), является обычным обитателем кишечного тракта нектароядных беспозвоночных (Terenina, Chernov, 2001; Woolfolk, Inglis, 2004), а также выделяется из фруктов и ягод (Chernov, 2013).

Дрожжи *Aureobasidium pullulans* способны к активному синтезу протеаз, хитиназ, антибиотика ауребазидина А, также известны коммерческие препараты Blossom-Protect® и Boni-Protect® с использованием штаммов этого вида для биоконтроля развития фитопатогенов (Freimoser et al., 2019). Широко известная антимикробная активность вида *Metschnikowia pulcherrima*, обусловленная продуцируемым им пигментом пульхерримином, связывающим ионы железа, также позволяет применять эти дрожжи в качестве агента биоконтроля (Piano et al., 1997; Türkkel, Ener, 2009; Oro et al., 2014; Türkkel et al., 2014). Этот вид дрожжей также предлагается для использования при винификации (Contreras et al., 2015) и производстве искусственного пальмового масла (Abeln et al., 2000; Santomauro et al., 2014).

Виды *Debaryomyces hansenii* и *Torulaspora delbrueckii*, выделенные с жимолости грузинской, также являются аскомицетами. *Debaryomyces hansenii* — осмо- и эври-толерантный эвритоп (Nakase, Suzuki, 1985; Breuer, Harms, 2006). *Torulaspora delbrueckii* способен колонизировать различные природные субстраты — почвы (Capriotti, 1957), растения (Limtong, Koowadjanakul, 2012), фрукты (Tokuoka et al., 1985), насекомых (Nguyen et al., 2006, 2007). Наиболее известна ассоциация вида *T. delbrueckii* с виноградом, суслом и вином, эти дрожжи являются хорошими бродильщиками и рекомендуются для оптимизации некоторых параметров вина по сравнению с винами, полученными с использованием *Saccharomyces cerevisiae* в монокультуре (Benito, 2018). Присутствие *Torulaspora delbrueckii* в составе

Таблица 2. Видовой состав дрожжей, выделенных с жимолости грузинской и винограда

Виды дрожжей	Жимолость грузинская		Виноград		
			Молдова	Молдова	Ркацители
	Тарки	Гуниб	Новочуртах	Муцалаул	
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary et Löwenthal) G. Arnaud	+	+	+	+	+
<i>Candida parapsilosis</i> (Ashford) Langeron et Talice	—	+	—	—	—
<i>C. orthopsilosis</i> Tavanti, A. Davidson, Gow, M. Maiden et Odds	—	—	—	+	—
<i>Debaryomyces hansenii</i> (Zopf) Lodder et Kreger-van Rij	—	+	—	—	—
<i>Hanseniaspora uvarum</i> (Niehaus) Shehata, Mrak et Phaff ex M.T. Sm.	—	—	+	+	+
<i>H. opuntiae</i> Čadež, Poot, Raspor et M.T. Sm.	—	—	+	+	—
<i>Lachancea thermotolerans</i> (Filippov) Kurtzman	—	—	+	+	+
<i>Metschnikowia pulcherrima</i> Pitt et M.W. Mill.	—	+	+	+	+
<i>Meyerozyma guilliermondii</i> (Wick.) Kurtzman et M. Suzuki	—	—	—	—	+
<i>Pichia terricola</i> van der Walt	—	—	+	—	+
<i>P. kudriavzevii</i> Boidin, Pignal et Besson	—	—	+	—	+
<i>Starmerella bacillaris</i> (Kroemer et Krumbholz) F.L. Duarte et Á. Fonseca	—	—	+	—	—
<i>Torulaspora delbrueckii</i> (Lindner) E.K. Novák et Zsolt	—	+	—	—	—
<i>Zygotorulaspora dagestanica</i> Kachalkin, Abdullabekova, Magomedova et Yurkov	+	—	—	—	—

дрожжевого сообщества виноградников отмечается во многих винодельческих р-нах мира, в том числе в Дагестане (Kachalkin et al., 2015; Abdullabekova et al., 2020).

Представитель рода *Candida* — вид *Candida parapsilosis*, обнаруженный на жимолости грузинской, по сравнению с другими видами этого рода, широко распространен в природе и был выделен из таких источников, как домашние животные, насекомые, почва и морская среда (Fell, Meyer, 1967). В последние два десятилетия ученые отмечают рост выделения госпитальных штаммов *C. parapsilosis* во всем мире, что является причиной споров о том, является ли он возбудителем или же сопутствующим микроорганизмом при определенных инфекциях, что требует дополнительных исследований, касающихся его эпидемиологии, микробиологии, генетики и чувствительности к противомикробным препаратам (Trofa et al., 2008). *C. parapsilosis* считается дрожжевым киллером и антагонистом грибов на основании его способности продуцировать химические вещества, оказывающие цитотоксическое действие на клетки других организмов (Robledo-Leal et al., 2014).

Обнаружение клинически значимых видов из рода *Candida* — *C. albicans*, *C. glabrata*, *C. orthopsilosis* ранее на винограде Дагестана, как и на винограде из других регионов — черта микробного населения, которая может отражать также определенный уровень антропогенной нагрузки в агроценозе (Kachalkin et al., 2015; Abdullabekova et al., 2020).

На винограде в год исследования род *Candida* был представлен видом *C. orthopsilosis*, который является менее вирулентным, чем *C. parapsilosis*, к которому филогенетически близок (Riccombeni et al., 2012). До 2005 г. вид *C. parapsilosis* делили на три группы, но дальнейшие генетические исследования выявили достаточные различия, которые привели к разделению групп на близкородственные виды: *C. parapsilosis*, *C. orthopsilosis* и *C. metapsilosis* (Tavanti et al., 2005).

Таким образом, видовое разнообразие дрожжей, обитающих на жимолости грузинской и почве под ней в Гунибе выше, чем в Тарки, но в отличие от него не специфично. Кустарники *Lonicera iberica*, произрастающие в пгт Тарки на склоне горы, и почвы под ними ней, являются первым местообитанием, где был обнаружен новый вид дрожжевых грибов рода

Таблица 3. Доля различных видов в дрожжевом сообществе жимолости грузинской

Место произрастания	Вид дрожжей	Средняя доля дрожжей (% от общего числа КОЕ)		
		ягоды	листья	почва
с. Гуниб	<i>Aureobasidium pullulans</i>	93.4	97.0	99.8
	<i>Candida parapsilosis</i>	—	0.64	—
	<i>Metschnikowia pulcherrima</i>	6.6	—	—
	<i>Debaryomyces hansenii</i>	—	2.07	—
	<i>Torulaspora delbrueckii</i>	—	0.21	0.2
пгт Тарки	<i>Aureobasidium pullulans</i>	100.0	78.3	20.8
	<i>Zygorulaspora dagestanica</i>	—	21.7	79.2

Zygorulaspora — *Z. dagestanica* (Kachalkin et al., 2021). Другие местообитания данного вида дрожжевых грибов пока не известны.

В табл. 3 представлена средняя доля видов дрожжей, обнаруженных в микобиоте жимолости грузинской.

В результате показано, что дрожжи *Z. dagestanica* ассоциированы с листьями жимолости грузинской и почвой под ней, где они доминируют, составляя 79.2% от общего числа дрожжей. Во всех остальных образцах ягод, листьев и почвы максимум приходится на дрожжи *Aureobasidium pullulans*, средняя доля которых варьирует в пределах от 78.3 до 100%. Виды *Candida parapsilosis* и *Torulaspora delbrueckii* составляют менее 1%.

Доминирование нового вида, обнаруженного в пгт Тарки, может иметь различные причины, среди них, вероятнее всего, версия, связанная с ассоциацией популяции *Zygorulaspora dagestanica* с эндемичными видами насекомых-опылителей. Как отмечалось, ранее уже были известны случаи подобных эндемичных ассоциаций насекомых и дрожжей (Lachance et al., 1990, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение видового разнообразия дрожжей дикорастущих кустарников жимолости грузинской, являющейся эндемиком Кавказа, в сравнении с широко распространенным во всем мире виноградом, выявило некоторые различия в количестве и составе выявленных видов. Дрожжевое население в обоих случаях представлено аскомицетами из родов *Aureobasidium*, *Candida*, *Debaryomyces*, *Hanseniaspora*, *Torulaspora*, обычно выделяемыми из самых разных субстратов с высоким содержанием легкодоступных сахаров (Chernov, 2013). Практически на всех типах субстратов — ягодах, листьях, почве преобладал вид *Aureobasidium pullulans*. Однако в почве под зарослями жимолости грузинской в окрестностях пгт Тарки и на листьях растения был обнаружен новый вид дрожжей

Zygorulaspora dagestanica. Это первый и пока единственный случай обнаружения *Z. dagestanica*, будет ли обнаружен этот вид в других локалитетах, или он ассоциирован только с этим местообитанием, покажет время.

Исследование А.В. Качалкина выполнено в рамках темы государственного задания № 121040800174-6 и при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение № 075-15-2021-1396).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abdullabekova D.A., Magomedova E.S., Aliverdiyeva D.A. et al. Yeast communities of vineyards in Dagestan: ecological, taxonomic, and genetic characteristics. *Biology Bulletin*. 2020. V. 47 (4). P. 344—351.
<https://doi.org/10.1134/S1062359020030024>
- Abeln F., Hicks R.H., Auta H. et al. Semi-continuous pilot-scale microbial oil production with *Metschnikowia pulcherrima* on starch hydrolysate. *Biotechnology for Biofuels*. 2000. V. 13 (127). P. 1—12.
<https://doi.org/10.1186/s13068-020-01756-2>
- Benito S. The impact of *Torulaspora delbrueckii* yeast in winemaking. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2018. V. 102 (1). P. 3081—3094.
<https://doi.org/10.1007/s00253-018-8849-0>
- Breuer U., Harms H. *Debaryomyces hansenii* — an extremophilic yeast with biotechnological potential. *Yeast*. 2006. V. 23 (6). P. 415—437.
<https://doi.org/10.1002/yea.1374>
- Capriotti A. *Torulaspora nilssoni* nov. spec. *Archiv. Mikrobiol.* 1957. V. 28 (3). P. 247—254.
<https://doi.org/10.1007/BF00411496>
- Chernov I. Yu. *Yeast in nature*. КМК, Moscow, 2013. (in Russ.)
- Contreras A., Curtin C., Varela C. Yeast population dynamics reveal a potential “collaboration” between *Metschnikowia pulcherrima* and *Saccharomyces uvarum* for the production of reduced alcohol wines during Shiraz fermentation. *Appl.*

- Microbiol. Biotechnol. 2015. V. 99 (4). P. 1885—1895.
<https://doi.org/10.1007/s00253-014-6193-6>
- Ergün F. *Lonicera iberica* M. Bieb.: investigation antioxidant activity and bioactive chemicals. Turkish J. Agric. — Food Sci. Technol. 2021. V. 9 (6). P. 1124—1128.
<https://doi.org/10.24925/turjaf.v9i6.1124-1128.4372>
- Fell J.W., Meyer S.A. Systematics of yeast species in the *Candida parapsilosis* group. Mycopathol. Mycol. Appl. 1967. V. 32 (3). P. 177—193.
<https://doi.org/10.1007/BF02049795>
- Fonseca Á., Inácio J. Phylloplane yeasts. In: G. Péter, C. Rosa (eds). Biodiversity and ecophysiology of yeasts. The yeast handbook. Springer, Berlin, Heidelberg, 2006, pp. 263—301.
- Freimoser F.M., Rueda-Mejia M.P., Tilocca B. et al. Biocontrol yeasts: mechanisms and applications. World J. Microbiol. Biotechnol. 2019. V. 35 (10). P. 1—19.
<https://doi.org/10.1007/s11274-019-728-4>
- Gaziyev M.A., Musayev A.M., Zalibekov M.D. et al. Prospects for the use of bioresources of some species of dendroflora of Dagestan. Izvestiya DGPU. Estestvennyye i tochnyye nauki. 2008. V. 3 (4). P. 27—32. (In Russ.)
- Glushakova A.M. Ecology of epiphytic yeasts. Cand. Biol. Sci. Thesis, Moscow, 2006. (In Russ.)
- Gunasekera T.S., Paul N.D., Ayres P.G. Responses of phylloplane yeasts to UV-B (290—320 nm) radiation: interspecific differences in sensitivity. Mycol. Res. 1997. V. 101 (7). P. 779—785.
<https://doi.org/10.1017/S0953756296003309>
- Into P., Khunnamwong P., Jindamoragot S. et al. Yeast associated with rice phylloplane and their contribution to control of rice sheath blight disease. Microorganisms. 2020. V. 8 (3). P. 362.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8030362>
- Kachalkin A.V., Abdullabekova D.A., Magomedova E.S. et al. Yeasts of the vineyards in Dagestan and other regions. Microbiology. 2015. V. 84. (3). P. 360—368.
<https://doi.org/10.1134/S002626171503008X>
- Kachalkin A.V., Abdullabekova D.A., Magomedova E.S. et al. *Zygorulasporea dagestanica* sp. nov., a novel ascomycetous yeast species associated with the Georgian honeysuckle (*Lonicera iberica* M. Bieb.). Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2021. V. 71 (4). P. e004785. P. 1—6.
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004785>
- Kanpiengjai A., Kodchasee P., Unban K. et al. Three new yeast species from flowers of *Camellia sinensis* var. *assamica* collected in Northern Thailand and their tannin tolerance characterization. Front. Microbiol. 2023. V. 14. e1043430.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1043430>
- Kurtzman C.P., Fell J.W. Yeast systematics and phylogeny — implications of molecular identification methods for studies in ecology. In: G. Péter, C. Rosa (eds). Biodiversity and ecophysiology of yeasts. The yeast handbook. Springer, Berlin, Heidelberg, 2006, pp. 11—30.
- Lachance M.A., Bowles J.M., Starmer W.T. *Metschnikowia santaceciliae*, *Candida hawaiiensis*, and *Candida kipukae*, three new yeast species associated with insects of tropical morning glory. FEMS Yeast Res. 2003. V. 3. P. 97—103.
<https://doi.org/10.1111/j.1567-1364.2003.tb00144.x>
- Lachance M.A., Starmer W.T., Phaff H.J. *Metschnikowia hawaiiensis* sp. nov., a heterothallic haploid yeast from hawaiian morning glory and associated drosophilids. Int. J. Syst. Bacteriol. 1990. V. 40. P. 415—420.
<https://doi.org/10.1099/00207713-40-4-415>
- Limtong S., Koowadjanakul N. Yeasts from phylloplane and their capability to produce indole-3-acetic acid. World J. Microbiol. Biotechnol. 2012. V. 28 (12). P. 3323—3335.
<https://doi.org/10.1007/s11274-012-1144-9>
- Maksimova I.A., Yurkov A.M., Chernov I. Yu. Spatial structure of epiphytic yeast communities on fruits of *Sorbus aucuparia* L. 2009. Izvestiya RAN. Ser. Biol. V. 6. P. 721—727. (In Russ.)
- Nakase T., Suzuki M. Taxonomic studies on *Debaryomyces hansenii* (Zopf) Lodder et Kreger-van Rij and related species. I. Chemotaxonomic investigations. J. Gen. Appl. Microbiol. 1985. V. 31. P. 49—69.
<https://doi.org/10.2323/jgam.31.49>
- Nguyen N.H., Suh S.O., Blackwell M. Five novel *Candida* species in insect-associated yeast clades isolated from *Neuroptera* and other insects. Mycologia. 2007. V. 99 (6). P. 842—858.
<https://doi.org/10.3852/mycologia.99.6.842>
- Nguyen N.H., Suh S.O., Erbil C.K. et al. *Metschnikowia noctiluminum* sp. nov., *Metschnikowia corniflorae* sp. nov., and *Candida chrysomelidarum* sp. nov., isolated from green lacewings and beetles. Mycol. Res. 2006. V. 110 (3). P. 346—356.
<https://doi.org/10.1016/j.mycres.2005.11.010>
- Oro L., Ciani M., Comitini F. Antimicrobial activity of *Metschnikowia pulcherrima* on wine yeasts. J. Appl. Microbiol. 2014. V. 116 (5). P. 1209—1217.
<https://doi.org/10.1111/jam.12446>
- Padgett M., Morrison J.C. Changes in grape berry exudates during fruit development and their effect on mycelial growth of *Botrytis cinerea*. J. Amer. Soc. Horticultural Sci. 1990. V. 115 (2). P. 269—273.
<https://doi.org/10.21273/JASHS.115.2.269>
- Payzullayeva G.P. Recreational potential of natural areas republic of Dagestan: evaluation and outlook for use. Cand. Geogr. Sci. Thesis. Nalchik, 2012. (In Russ.)
- Piano S., Neyrotti V., Migheli Q. et al. Biocontrol capability of *Metschnikowia pulcherrima* against *Botrytis postharvest* rot of apple. Postharvest Biol. Technol. 1997. V. 11 (3). P. 131—140.
- Ribéreau Gayon P., Dubourdieu D., Donèche D. et al. Handbook of Enology, 2nd ed. Wiley, London, 2006.
- Riccombeni A., Vidanes G., Proux-Wéra E. et al. Sequence and analysis of the genome of the pathogenic yeast *Candida orthopsilosis*. PLOS One. 2012. V. 7 (4). e35750.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035750>

- Robledo-Leal E., Elizondo-Zertuche M., Villarreal-Treviño L. et al. Killer behavior within the *Candida parapsilosis* complex. *Folia Microbiol.* 2014. V. 59 (6). P. 503–506. <https://doi.org/10.1093/10.1007/s12223-014-0327-1>
- Santomauro F., Whiffin F.M., Scott R.J. et al. Low-cost lipid production by an oleaginous yeast cultured in non-sterile conditions using model waste resources. *Biotechnology for Biofuels.* 2014. V. 7. P. 34–43. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-7-34>
- Santos M.C., Golt C., Joerger R.D. et al. Identification of the major yeasts isolated from high moisture corn and corn silages in the United States using genetic and biochemical methods. *J. Dairy Science.* 2017. V. 100 (2). P. 1151–1160. <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11450>
- Sun Y., Guo J., Liu F. et al. Identification of indigenous yeast flora isolated from the five winegrape varieties harvested in Xiangning, China. *Antonie Van Leeuwenhoek.* 2014. V. 105 (3). P. 533–540. <https://doi.org/10.1007/s10482-013-0105-0>
- Tavanti A., Davidson A., Gow N. et al. *Candida orthopsilosis* and *Candida metapsilosis* spp. nov. to replace *Candida parapsilosis* groups II and III. *J. Clin. Microbiol.* 2005. V. 43. P. 284–292. <https://doi.org/10.1128/JCM.43.1.284-292.2005>
- Terenina Y.E., Chernov I.Y. Taxonomic structure of yeast communities associated with invertebrates. 2001. *Mikologiya i fitopatologiya.* V. 35 (4). P. 65–73. (In Russ.)
- Tokuoka K., Ishitani T., Goto S. et al. Identification of yeasts isolated from high-sugar foods. *J. General Appl. Microbiol.* 1985. V. 31 (5). P. 411–427.
- Trofa D., Gácsér A., Nosanchuk J. *Candida parapsilosis*, an emerging fungal pathogen. *Clinical Microbiology Reviews.* 2008. V. 21 (4). P. 606–625. <https://doi.org/10.1128/CMR.00013-08>
- Türkel S., Ener B. Isolation and characterization of new *Metschnikowia pulcherrima* strains as producers of the antimicrobial pigment pulcherrimin. *Z. Naturforsch. C.J. Biosci.* 2009. V. 64 (5–6). P. 405–410. <https://doi.org/10.1515/znc-2009-5-618>
- Türkel S., Korukluoğlu M., Yavuz M. Biocontrol activity of the local strain of *Metschnikowia pulcherrima* on different postharvest pathogens. *Hindawi Publishing Corporation Biotechnology Research International.* V. 2014. Art. 397167. <https://doi.org/10.1155/2014/397167>
- Woolfolk S.W., Inglis G.D. Microorganisms associated with field-collected *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) adults with emphasis on yeast symbionts. *Biol. Control.* 2004. V. 29. (2). P. 155–168. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00139-7](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00139-7)
- Газиев М.А., Мусаев А.М., Залибеков М.Д. и др. (Gaziyev et al.) Перспективы использования биоресурсов некоторых видов дендрофлоры Дагестана // Известия ДГПУ. Естественные и точные науки. 2008. № 3 (4). С. 27–32.
- Глушакова А.М. (Glushakova) Экология эпифитных дрожжей. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2006.
- Максимова И.А., Юрков А.М., Чернов И.Ю. (Maksimova et al.) Пространственная структура эпифитных дрожжевых сообществ на плодах *Sorbus aucuparia* L. // Изв. РАН, сер. биол. 2009. № 6. С. 721–727.
- Пайзуллаева Г.П. (Payzullayeva) Рекреационный потенциал природных районов республики Дагестан: оценка и перспективы использования. Дис. ... канд. геогр. наук. Нальчик: Высокогорный геофизический институт, 2012.
- Теренина Е.Е., Чернов И.Ю. (Terenina, Chernov) Таксономическая структура сообществ дрожжей, ассоциированных с беспозвоночными животными // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. № 4. С. 65–73.
- Чернов И.Ю. (Chernov) Дрожжи в природе. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 336 с.

Yeasts of the Georgian honeysuckle (*Lonicera iberica*) and grapes (*Vitis vinifera*) in Dagestan

D.A. Abdullabekova^{a, #}, E.S. Magomedova^{a, ##}, G.G. Magomedov^{a, ###}, and A.V. Kachalkin^{b, c, ####}

^a *Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia*

^b *M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

^c *Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, PSCBR RAS, Pushchino, Russia*

[#] *e-mail: dina2407@mail.ru*

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

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

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

Ecological and taxonomic study of mycobiota of cultivated plants and native flora, including endemic ones, from phylogenetic systematics' perspective, remains one of the interesting topics of microbial ecology. The structure of yeast communities of endemic to the Caucasus Georgian honeysuckle in comparison with grapes, a traditional agricultural crop of the republic, has been studied in the territory of Dagestan. The yeast complex of grapes was studied in ampelocoenoses located on the plain and in the foothills, and in shrubs of Georgian honeysuckle also on the plain and in the mountains. The number of yeasts (per unit of weight) on the plants is higher than in soils, with the highest number of yeasts found on leaves. Grape and honeysuckle berries' surfaces contain more yeasts than leaves. The influence of grape cultivars on the species diversity and abundance of yeasts was observed, as well as a tendency for their abundance to decrease with increasing altitude. On the contrary, Georgian honeysuckle growing in the mountains and the soil under it was colonized by yeasts more than on the plain. Its species structure included five species, two of which — *Aureobasidium pullulans* and *Metschnikowia pulcherrima* — are also typical for ampelocoenosis. Yeast population of plant endemic on the plain was notable for specificity, one of two isolated species was found and identified for the first time as a new species of the genus *Zygorhiza* — *Z. dagestanica*, associated with leaves and soil, where they dominate being 79.2% of the total yeast number. Despite the close climatic conditions of sites with wild plants and grapes in the plain, their taxonomic composition differed significantly and included two and nine species, respectively. The results obtained show the perspective of studying yeast communities of endemic plants.

Keywords: ecology, epiphytes, grapes, species abundance, taxonomic composition, yeasts

NEW DATA ON DISCOMYCETES FROM THE KOMSOMOLSKY NATURE RESERVE (Khabarovsk Territory, Russia)

© 2024 A. V. Bogacheva^{1,*} and Yu. V. Bochkareva^{1,**}

¹ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, 690022 Vladivostok, Russia

*e-mail: bogacheva@biosoil.ru

**e-mail: juliappiya@gmail.com

Received 28 May, 2023; revised 22 August, 2023; accepted 28 December, 2023

The areas on the left bank of the Amur River were explored in July 2022. The purpose of the work was to reveal the discomycete species diversity in cedar-broadleaf and southern broadleaf forests at their northern border. The specimens were collected from wood and herbaceous remnants, soil and animal excrements. In total, 35 discomycete species from 16 families and six orders of the *Pezizomycotina*, *Ascomycota* were revealed. Some species (*Ascobolus crenulatus*, *Calycellina separabilis*, *Hymenoscyphus epiphyllus*, *Scutellinia macrospora*, *Tapesia cinerella*, and *Tympanis piceae*) were recorded in the Russian Far East for the first time. *Mollisia subcorticalis* was found for the first time on the mainland of the region, before it was known from the territory of the Sakhalin Island only.

Keywords: Amur River basin, biodiversity, fungal distribution, new records, Russia

DOI: 10.31857/S0026364824020035, **EDN:** vphpw1

INTRODUCTION

The study area belongs to the Amur River basin with its tributaries, which occupies the bulk of the southern part of the Russian Far East and includes almost the entire range of the temperate zone of East Asia landscapes. This scope makes it possible to study fungal-vegetation relationships at a broad regional level. The overall idea of the study was to fill a significant gap in knowledge about the discomycete fungi diversity of pine-broadleaf forests at their northern border.

The pine-broadleaf forests in the south of the Khabarovsk Territory are usually considered to be somewhat depleted analogues of pre-glacial Eurasian forests at the area from the Pacific Ocean to the East European Plain. Previously, similar studies were carried out in the 1980s when only five discomycete species: *Gyromitra gigas*, *Helvella pulla*, *Microstoma floccosum* (as *Anthopeziza floccosa*), *Mitrula paludosa* (as *M. phalloides*), and *Spathularia flavida* were discovered (Azbukina, 1989).

MATERIALS AND METHODS

We studied the discomycete diversity on the southern border of the Komsomolsky State Nature Reserve in the lower reaches of the Gorin river in the coastal watershed of the Ambarny and Kamensky creeks in July 2022. The territory is noteworthy with its location in the northern

part of the unique Sikhote-Alin mountain system on the northern border of the Amur-Ussuri vegetation.

Whenever possible, photographs were taken of fresh specimens to document ascomata and substrates natural coloration (Nikon D5100). Fungal structures such as apothecia, asci, ascospores, hairs were mounted in lactophenol cotton blue and measured using a compound microscope (Nikon Eclipse F200). Morphological characteristics such as ascomata features, ascospores, asci, paraphyses, and hairs' dimensions were used to identify and characterize specimens. Macromorphological examination and photography were carried out on fresh specimens within three days of collection. Micromorphological examination of fresh specimens was carried out with distilled water as slide mount. Measurements and photographs of ascospores, asci, paraphyses and hairs were taken and recorded. Dimensions of important morphological structures such as length and width were obtained from 20–50 observations, and variability was calculated using standard deviation (with absolute minimums and maximums in parentheses and means $\pm$ standard deviation). Specimens were dried in air or in an electric food dryer (50–55 °C) overnight and deposited in the VLA [Far Eastern Regional Herbarium of the Federal Scientific Center for Terrestrial Biodiversity of East Asia, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (VLA)] for further study. Names of taxa are updated in accordance

with the Index Fungorum database (2023). The Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2023) was used as an important source of information on species distribution.

RESULTS

Identification of the collected specimens added 35 discomycete species to the mycobiota of the region studied. Since the material collection was carried out in the summer, we did not find previously mentioned species (Azbukina, 1989). All these five species are saprotrophic discomycetes that form ascomata in the forest litter.

An annotated species list follows below.

Pezizomycotina *Dothideomycetes* *Rhizodiscinaceae*

Rhizodiscina lignyota (Fr.) Hafellner — on dead wood of *Alnus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4572.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Khasansky district (VLA D-1975, VLA D-1986, VLA D-1987); Lazovsky district (VLA D-1194, VLA D-1195).

Leotiomyces *Leotiomycetidae* *Helotiales* *Cenangiaceae*

Chlorenchocelia versiformis (Pers.) J.R. Dixon — on dead wood of broad-leaved tree species, 50 44,651'N, 137 22,854'E, VLA D-4562.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-2091); Shkotovsky district (VLA D-145, VLA D-1918); Khasansky district (VLA D-1974, VLA D-3798); Ussuriysky district (VLA D-143, VLA D-147, VLA D-151, VLA D-156, VLA D-1830, VLA D-1841, VLA D-3799); Krasnoarmeysky district (VLA D-3862, VLA D-3412, VLA D-3567); Lazovsky district (VLA D-142, VLA D-144, VLA D-148, VLA D-149, VLA D-152, VLA D-153, VLA D-155, VLA D-809, VLA D-1689, VLA D-1695); Terneysky district (VLA D-150, VLA D-154, VLA D-3750); Jewish Autonomous Region (VLA D-1785, VLA D-1814); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-4350); Komsomolsky district (VLA D-4231); Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3082); Sakhalin Region (VLA D-3321, VLA D-4018, VLA D-2078).

Chlorociboriaceae

Chlorociboria aeruginascens (Nyl.) Kanouse — on dead wood of *Alnus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4561.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-113, VLA D-2086, VLA D-2088, VLA D-4157); Shkotovsky district (VLA D-112, VLA D-114, VLA D-116); Khasansky district (VLA D-110, VLA D-111, VLA D-3452); Ussuriysky district (VLA D-108, VLA D-115, VLA D-117, VLA D-118, VLA D-119, VLA D-1730); Krasnoarmeysky district (VLA D-3842, VLA D-3901, VLA D-3938, VLA D-3939); Lazovsky district (VLA D-105, VLA D-107, VLA D-109, VLA D-1564, VLA D-1694, VLA D-2000); Terneysky district (VLA D-134, VLA D-1904, VLA D-3746, VLA D-3747, VLA D-3768); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2793, VLA D-2799, VLA D-2824, VLA D-2937, VLA D-4349); Komsomolsky district (VLA D-4230); Nanaisky district (VLA D-3585, VLA D-3648); Tuguro-Chumikansky district (VLA D-4247); Sakhalin Region (VLA D-106, VLA D-120, VLA D-1651, VLA D-3322, VLA D-4426).

Helotiaceae

Hymenoscyphus epiphyllus (Pers.) Rehm ex Kauffman (Fig. 1). — in litter on fallen leaves of *Alnus* sp., 50 44,651'N, 137 22,854'E, VLA D-4591, VLA D-4595; on fallen leaves of *Padus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4590.

Note. New for Russian Far East.

H. fraxineus (T. Kowalski) Baral, Queloz et Hosoya — in litter on fallen leaves of *Fraxinus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4592.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Shkotovsky district (VLA D-4425); Krasnoarmeysky district (VLA D-3393, VLA D-3846); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2798); Komsomolsky district (VLA D-4238).

Godroniaceae

Ascocalyx abietis Naumov — on twigs of *Abies* sp., 50 44,651'N, 137 22,854'E, VLA D-4604.

Distribution in the Russian Far East: Khabarovsk Territory — Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3814, VLA D-4200, VLA D-4201, VLA D-4202).

Lachnaceae

Incrucipulum ciliare (Schrader ex J.F. Gmel.) Baral — in litter on fallen oak leaves, 50 44,086'N, 137 23,576'E, VLA D-4556, VLA D-4594.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Ussuriysky district (VLA D-215); Jewish Autonomous Region (VLA D-2519); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2895, VLA D-2913), Solnechny district (VLA D-3682, VLA D-3162, VLA D-4387).

Lachnellula fuckelii (Bres. ex Rehm) Dharne — on twigs of *Larix* sp., 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4550.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Partizansky district (VLA D-672, VLA D-671), Shkotovsky district (Raitviir, 1991); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-4207); Sakhalin Region (VLA D-3687).

L. resinaria (Cooke et W. Phillips) Rehm — on twigs of *Larix* sp., 50 44,086'N, 137 23,576'E, VLA D-4551.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Terneysky district (VLA D-688, VLA D-3786); Khabarovsk Territory — Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3050, VLA D-3051, VLA D-4205, VLA D-4206), Tuguro-Chumikansky district (VLA D-4264, VLA D-4273, VLA D-4309), Vaninsky district (VLA D-3965, VLA D-4003); Magadan region (VLA D-684, VLA D-685); Sakhalin Region (VLA D-584, VLA D-686, VLA D-687).

L. suecica (de Bary ex Fuckel) Nannf. — on twigs of *Larix* sp., 50 44,086'N, 137 23,576'E, VLA D-4553.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Khasansky district (VLA D-1947); Khabarovsk Territory — Ayano-Maisky district (VLA D-316, VLA D-1339, VLA D-1347, VLA D-4272), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-2999, VLA D-3047, VLA D-3048, VLA D-3049); Vaninsky district (VLA D-3973, VLA D-3979, VLA D-3997); Magadan Region (VLA D-645, VLA D-3699, VLA D-3704, VLA D-3707, VLA D-3720); Chukotka Autonomous Okrug (VLA D-2942, VLA D-3705); Sakhalin Region (VLA D-639, VLA D-640).



Fig. 1. *Hymenoscyphus epiphyllus* on the veins of fallen leaves.

VLA D-641, VLA D-642, VLA D-643, VLA D-644, VLA D-646, VLA D-647, VLA D-648, VLA D-649, VLA D-650, VLA D-651, VLA D-652, VLA D-653, VLA D-2374, VLA D-2459, VLA D-2464, VLA D-2510, VLA D-2530, VLA D-2538); Kamchatka Territory (VLA D-3146).

Lachnum papyraceum (P. Karst.) P. Karst. — on dry stems of *Sambucus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4552.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-734); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2914), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3046), Vaninsky district (VLA D-3994, VLA D-4004); Sakhalin Region (VLA D-733, VLA D-1561, VLA D-2471, VLA D-4514).

L. virgineum (Batsch) P. Karst. — in litter on dry stems of *Spiraea* sp., 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4555; 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4554; on dry stems of *Sambucus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4549.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-707, VLA D-4114), Lazovsky district (VLA D-705, VLA D-712); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2864, VLA D-2901, VLA D-2905, VLA D-2906, VLA D-2916, VLA D-2919, VLA D-4463), Polina Osipenko district (VLA D-4064), Vaninsky district (VLA D-3995); Sakhalin Region (VLA D-228, VLA D-229, VLA D-230, VLA D-231, VLA D-232, VLA D-233, VLA D-234, VLA D-706, VLA D-709, VLA D-710, VLA D-711, VLA D-2255, VLA D-2270, VLA D-2283, VLA D-2383, VLA D-2387, VLA D-2469, VLA D-3173, VLA D-3186, VLA D-3202, VLA D-3435).

Mollisiaceae

Mollisia caespiticia (P. Karst.) P. Karst. — in litter on bark of *Alnus* sp., 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4581; on dead wood of *Alnus* sp., together with *Rhizodiscina lignyota* (Fr.) Hafellner and *Orbilina xanthostigma* (Fr.) Fr., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4572.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Lazovsky district (VLA D-828), Terneysky district (VLA D-829); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2899), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3035); Sakhalin Region (VLA D-3810).

M. cinerea (Batsch) P. Karst. — in litter on wood of *Alnus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4586.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-873, VLA D-874, VLA D-875), Khasansky district (VLA D-2002), Krasnoarmeysky district (VLA D-3407, VLA D-3897, VLA D-3911), Lazovsky district (VLA D-882, VLA D-885, VLA D-886, VLA D-887, VLA D-1992, VLA D-1995, VLA D-1996), Terneysky district (VLA D-876, VLA D-877, VLA D-878, VLA D-879, VLA D-880, VLA D-884, VLA D-3787); Khabarovsk Territory — Ayano-Maisky district (VLA D-1349), Khabarovsk district (VLA D-2800), Nanaisky district (VLA D-3730), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3033, VLA D-3034, VLA D-3091, VLA D-3093, VLA D-3098, VLA D-3100, VLA D-3101, VLA D-3103), Tuguro-Chumikansky district (VLA D-4316); Sakhalin Region (VLA D-883, VLA D-1648, VLA D-1650, VLA D-2352, VLA D-2446, VLA D-2455); Kamchatka Territory (VLA D-3274).

M. crumenuloides Rehm — in litter on bark of *Alnus* sp., 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4576.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-3816); Khabarovsk Territory — Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3094).

M. ligni (Desm.) P. Karst. — in litter on wood of *Alnus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4582; 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4579.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Lazovsky district (VLA D-852, VLA D-853, VLA D-854), Shkotovsky district (VLA D-855), Terneysky district (VLA D-3809); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-4093), Nanaisky district (VLA D-4320), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3021, VLA D-3377); Sakhalin Region (VLA D-1649, VLA D-3116).

M. subcorticalis (Fuckel) Sacc. — in litter on wood of *Alnus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4577.

Distribution in the Russian Far East: Sakhalin Region (VLA D-2449).

Note. This species was found for the first time on the mainland of the Russian Far East; before it was recorded only on the territory of the Sakhalin Island (Raitviir, 1991; Bogacheva, 2012).

Tapesia cinerella Rehm — in litter on bark of *Alnus* sp., erumpent, 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4588; 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4585.

Note. New for Russian Far East.

T. fusca (Pers.) Fuckel — in litter on dry twigs of *Alnus* sp., 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4584.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Shkotovsky district (VLA D-4147); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2782, VLA D-2791, VLA D-2821, VLA D-3039), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-4123); Sakhalin Region (VLA D-1402, VLA D-1404, VLA D-1405, VLA D-2424, VLA D-2434, VLA D-3234); Kamchatka Territory (VLA D-3283).

T. lividofusca (Fr.) Rehm — in litter on dry twigs of *Padus* sp., 50 44,651'N, 137 22,854'E, VLA D-4589.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Krasnoarmeysky district (VLA D-3947); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2819), Solnechnyi district (VLA D-4360, VLA D-4372); Magadan region (VLA D-1934, VLA D-3648); Sakhalin Region (VLA D-1399, VLA D-1400, VLA D-1401, VLA D-2361, VLA D-2407, VLA D-2448).

Pezizllaceae

Calycellina separabilis (P. Karst.) Baral (Fig. 2) — on dead stems of *Rosa* sp., 50 44,651'N, 137 22,854'E, VLA D-4593.

Note. New for Russian Far East.

Ploettnerulaceae

Belonium excelsior (P. Karst.) Boud. — on bark of *Alnus* sp., close to the water in the splash zone, 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4578.

Distribution in the Russian Far East: Jewish Autonomous Region (VLA D-2532); Khabarovsk Territory — Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3089).

Pyrenopeziza benesuada (Tul.) Gremmen — in litter on bark of *Alnus* sp., 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4587; on dry twigs of *Padus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4580.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-4128), Krasnoarmeysky district (VLA D-3401, VLA D-3423), Terneysky district (VLA D-830); Jewish Autonomous Region (VLA D-2580); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2862, VLA D-2917, VLA D-4098), Nanaisky district (VLA D-4252), Solnechnyi district (VLA D-4378), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3099); Sakhalin Region (VLA D-824, VLA D-2316, VLA D-2420, VLA D-2441, VLA D-3739); Kamchatka Territory (VLA D-3112, VLA D-3276); Chukotka National District (VLA D-3634, VLA D-3637).

Leotiales Tympanidaceae

Tympanis alnea (Pers.) Fr. — on twigs of *Alnus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4602.



Fig. 2. *Calycellina separabilis* on stem of *Rubus* sp.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Khasansky district (VLA D-1453, VLA D-1454, VLA D-1455); Lazovsky district (VLA D-1579, VLA D-1759, VLA D-1761); Magadan region (VLA D-1456, VLA D-3548); Sakhalin Region (VLA D-1452, VLA D-1457, VLA D-1458, VLA D-1459, VLA D-1460, VLA D-1461, VLA D-1462, VLA D-1463).

Tympanis piceae J.W. Groves — on twigs of *Picea* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4601.

Note. New for Russian Far East.

Rhytismatales
Cudoniaceae

Spathularia rufa Sw. — in litter in a larch-birch forest, 50 44,651'N, 137 22,854'E, VLA D-4557.

Distribution in the Russian Far East: Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-4242).

Orbiliomycetes
Orbiliomycetidae
Orbiliales
Orbiliaceae

Hyalorbilia inflatula (P. Karst.) Baral et G. Marson — on dead wood of *Alnus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4568.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-953, VLA D-954), Khasansky district (VLA D-1728), Krasnoarmeysky district (VLA D-3876), Lazovsky district (VLA D-1661, VLA D-1663, VLA D-1720, VLA D-1721, VLA D-1723, VLA D-1724), Terneysky district (VLA D-952, VLA D-956, VLA D-957, 1997 VLA D-958, VLA D-959, VLA D-960, VLA D-3762); Jewish Autonomous Region (VLA D-2494, VLA D-2558); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2830), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3074), Tuguro-Chumikansky district (VLA D-4314, VLA D-4322), Vaninsky district (VLA D-4111, VLA D-4112); Sakhalin Region (VLA D-955); Kamchatka Territory (VLA D-3147).

Orbilium luteorubella (Nyl.) P. Karst. — in litter on bark of *Padus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4573.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-1568), Krasnoarmeysky district (VLA D-3853, VLA D-3856, VLA D-3874, VLA D-3900, VLA D-3948), Lazovsky district (VLA D-1664), Terneysky district (VLA D-961); Jewish Autonomous Region (VLA D-2493); Khabarovsk Territory — Nanaisky district (VLA D-3758), Komsomolsky district (VLA D-4237).

O. xanthostigma (Fr.) Fr. — on dead wood of *Alnus* sp., together with *Rhizodiscina lignyota* (Fr.) Hafellner and *Mollisia caespiticia* (P. Karst.) P. Karst., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4572; on dead wood of *Alnus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4571.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-967), Krasnoarmeysky district (VLA D-3865, VLA D-3898, VLA D-3910, VLA D-3914, VLA D-3945), Lazovsky district (VLA D-968, VLA D-970), Shkotovsky district (VLA D-1883), Terneysky district (VLA D-969, VLA D-971, VLA D-974, VLA D-3808); Jewish Autonomous Region (VLA D-2495); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2554, VLA D-2809, VLA D-2831, VLA D-2833), Polina Osipenko district (VLA D-4369), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3008, VLA D-3023, VLA D-3378), Tuguro-Chumikansky district (VLA D-4256, VLA D-4315); Kamchatka Territory (VLA D-3250).

Pezizomycetes
Pezizales
Ascobolaceae

Ascobolus crenulatus P. Karst. (Fig. 3) — on dung of red fox (*Vulpes vulpes*), 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4599.

Note. New for Russian Far East.

Otidea

Otidea leporina (Batsch) Fuckel — on mossy soil, 50 44,651'N, 137 22,854'E, VLA D-4560.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-1933), Lazovsky district (VLA D-999, VLA D-1002), Shkotovsky

district (VLA D-1864), Terneysky district (VLA D-1004, VLA D-3123), Ussuriskiy district (VLA D-1000, VLA D-1003); Jewish Autonomous Region (VLA D-1784); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2892, VLA D-3488); Sakhalin Region (VLA D-2057, VLA D-2982, VLA D-3652).

Pezizaceae

Peziza arvernensis Roze et Boud. — on sandy soil, 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4558.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-1601, VLA D-2985), Dunay (VLA D-4518), Anuchinsky district (VLA D-3030), Chuguevsky district (VLA D-1607, VLA D-1635), Krasnoarmeysky district (VLA D-3817), Lazovsky district (VLA D-1100, VLA D-1623, VLA D-1736, VLA D-3028); Jewish Autonomous Region (VLA D-2561); Magadan region (VLA D-2934); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2763), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3042); Sakhalin Region (VLA D-2232); Kamchatka Territory (VLA D-3248).

P. fimeti (Fuckel) E.C. Hansen — on the dung of hazel grouse (*Tetrastes bonasia*), 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4559; on the dung of ungulates, 50 44,086'N, 137 23,576'E, VLA D-4600.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Vladivostok (VLA D-1119), Khasansky district (VLA D-1121), Terneysky district (VLA D-1120); Magadan region (VLA D-2081); Khabarovsk Territory — Khabarovsk district (VLA D-2873), Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3005, VLA D-3006, VLA D-3351, VLA D-3358), Tuguro-Chumikansky district (VLA D-4299, VLA D-4300).

Pyronemataceae

Scutellinia macrospora (Svrček) Le Gal (Fig. 4.) — on dead wood of *Sorbus* sp., 50 43,691'N, 137 23,279'E, VLA D-4564.

Note. New for Russian Far East.

S. setosa (Nees) Kuntze — on dead wood of *Padus* sp., 50 44,087'N, 137 24,734'E, VLA D-4548.

Distribution in the Russian Far East: Primorsky Territory — Khasansky district (VLA D-1674), Krasnoarmeysky district (VLA D-3381, VLA D-3406, VLA D-3822, VLA D-3894, VLA D-3946), Lazovsky district (VLA D-1299, VLA D-1301, VLA D-1302, VLA D-1702, VLA D-1704, Ussuriskiy district (VLA D-1300, VLA D-1327, VLA D-1673); Jewish Autonomous Region (VLA D-2573); Khabarovsk Territory — Ajano-Maisky district (VLA D-3467); Sovetsko-Gavansky district (VLA D-3002, VLA D-3003, VLA D-3353); Sakhalin Region (VLA D-1599, VLA D-4452).

DISCUSSION

Mycoinventory studies are relevant in light of climate change and assessment of the state of the rich and diverse



Fig. 3. *Ascobolus crenulatus* on fox droppings.

authors thank the administration and employees of the Komsomolsky State Nature Reserve for organizing and conducting a scientific event on the territory under their jurisdiction.



Fig. 4. *Scutellinia macrospora* on dead broadleaf wood.

biodiversity transformation. The goal of our work was to identify discomycete species diversity in the mycobiota of cedar-broadleaf and southern broadleaf forests at their northern border. We collected specimens from wood and grass remnants in forest litter, soil, and animal excrements. A number of species (*Ascobolus crenulatus*, *Calycellina separabilis*, *Hymenoscyphus epiphyllus*, *Scutellinia macrospora*, *Tapesia cinerella*, and *Tympanis piceae*) were discovered in the Russian Far East for the first time. *Mollisia subcorticalis* was first recorded on the mainland of the region; before it was recorded only on the Sakhalin island area. The list of fungi discovered includes widespread species of floodplain forest communities here associated with dominant tree species such as *Alnus*, *Padus*, *Fraxinus* and some others.

The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme N121031000117-9). The

REFERENCES

- Azbukina Z.M. (ed.). Fungi, lichens, algae, and mosses of the Komsomolsky Reserve (Khabarovsk Region). Vladivostok, 1989. (In Russ.)
- Bogacheva A.V. Discomycetes (*Leotiomyces*, *Orbiliomyces*, *Pezizomyces*, *Neolectomyces*) of Sakhalin, Moneron and the Kuril islands. Dalnauka, Vladivostok, 2012, pp. 138–168. (In Russ.)
- GBIF — Global Biodiversity Information Facility. 2023. <https://www.gbif.org>. Accessed 31.03.2023.
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2023. <http://www.index-fungorum.org>. Accessed 31.03.2023.
- Raitviir A.G. Order *Helotiales* Nannf. In: Z.M. Azbukina (ed.). V. 2. Leningrad, Nauka, 1991, pp. 254–393. (In Russ.)
- Азбукина З.М. (ред.). (Azbukina) Грибы, лишайники, водоросли и мхи Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток: ФЭБ РУС, 1989. 144 с.
- Богачева А.В. (Bogacheva) Дискомицеты (*Leotiomyces*, *Orbiliomyces*, *Pezizomyces*, *Neolectomyces*) Сахалина, Монерона и Курильских островов // В кн.: Флора и фауна островов северо-западной части Тихого океана (Мат-лы Международного Курильского и Международного Сахалинского проектов). Владивосток: Дальнаука, 2012. С. 138–168.
- Райтвиір А.Г. (Raitviir) Порядок *Helotiales* Nannf. // В сб.: З.М. Азбукина (ред.). Низшие растения, грибы и мохообразные Советского Дальнего Востока. Т. 2. Л.: Наука, 1991. С. 254–393.

Новые данные о дискомицетах Комсомольского природного заповедника (Хабаровский край, Россия)

А.В. Богачева^{a, #}, Ю.В. Бочкарева^{a, ##}

^a Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

*e-mail: bogacheva@biosoil.ru

**e-mail: juliappiya@gmail.com

Территория левого берега реки Амур была исследована в июле 2022 г. Целью работы было выявление видового разнообразия дискомицетов в микобиоте кедрово-широколиственных и южных широколиственных лесов на северной границе их ареала. Были собраны образцы грибов, обитающих на остатках древесных и травянистых растений, почве и экскрементах животных. Их идентификация показала, что в микобиоте заповедника участвуют 35 видов дискомицетов из 16 семейств, относящихся к шести порядкам подотдела *Pezizomycotina*. Ряд видов (*Ascobolus crenulatus*, *Calycellina separabilis*, *Hymenoscyphus epiphyllus*, *Scutellinia macrospora*, *Tapesia cinerella* и *Tympanis piceae*) были впервые обнаружены на Дальнем Востоке России. Вид *Mollisia subcorticalis* был впервые обнаружен на материковой части региона, до этого он был зафиксирован только на территории о. Сахалин.

Ключевые слова: бассейн реки Амур, биоразнообразие, новые данные, распространение грибов

МИКОБИОТА ПЛАНИРУЕМОЙ ООПТ “ОЗЕРО НЮК” (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ, РОССИЯ)

© 2024 г. О. О. Предтеченская^{1,*}, А. В. Руоколайнен^{2,**}

¹ Институт леса Карельского научного центра РАН, 185910 Петрозаводск, Россия

*e-mail: opredt@krc.karelia.ru

**e-mail: annaruo@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 15.06.2023 г.

После доработки 15.08.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Приводятся результаты изучения макромицетов на территории планируемой особо охраняемой природной территории “Озеро Нюк” (ООПТ), расположенной на северо-западе Республики Карелия. Леса представлены преимущественно северотаежными сосняками, максимальный возраст сосны составляет 170–250 лет. В настоящее время на ООПТ зарегистрировано 183 вида из 114 родов афиллофороидных и агарикоидных грибов. В аннотации к каждому виду приведены сведения об их местообитаниях и встречаемости. Впервые в биогеографической провинции Karelia pomorica occidentalis отмечено семь видов грибов, в том числе два вида, *Hydnellum gracilipes* и *Tubulicrinis medius*, оказались новыми для Республики Карелия. На обследованной территории выявлены местонахождения девяти видов грибов (*Anthoporia albobrunnea*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Flavidoporia mellita*, *Gloeophyllum protractum*, *Resinoporia crassa*, *Rhodonia placenta*, *Sidera lenis*, *Skeletocutis sajanensis*, *S. stellae*), включенных в Красную книгу Республики Карелия (2020). Для ООПТ известны местонахождения 13 индикаторных и 17 специализированных видов грибов, приуроченных к биологически ценным лесам. Находки подтверждены гербарными образцами, хранящимися в гербариях КарНЦ РАН (РТЗ) и Ботанического музея университета г. Хельсинки (Н). Дано обоснование целесообразности создания природоохранного объекта.

Ключевые слова: агарикоидные грибы, афиллофороидные грибы, биоразнообразие, коренные леса, редкие виды, Северо-Западный регион России

DOI: 10.31857/S0026364824020043, EDN: vpglr

ВВЕДЕНИЕ

Планируемая особо охраняемая природная территория (ООПТ) “Озеро Нюк” находится на северо-западе Республики Карелия в Муезерском и Калевальском р-нах и на территории Костомукшского городского округа (рис. 1). Озеро Нюк принадлежит к бассейну Белого моря (водосбор р. Кеми, система р. Каменной). ООПТ располагается в северной части Западно-Карельской возвышенности (Gromtsev et al., 2011). Территория вокруг озера Нюк относится к двум типам ландшафта: денудационно-тектоническому с комплексами ледниковых образований холмисто-грядовому среднезаболоченному с преобладанием сосновых местообитаний и ледниковому холмисто-грядовому сильнозаболоченному с преобладанием сосновых местообитаний (Gromtsev, 2008).

Площадь ООПТ составляет около 48 тыс. га, без акватории озера Нюк — около 25.5 тыс. га, из них около 70% — малонарушенные сообщества. Большая часть лесов относится к категории защитных, выполняющих важные средозащитные и средообразующие функции. Леса образованы сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), елью европейской [*Picea abies* (L.) Н. Karst.], березой (*Betula* spp.), осиной обыкновенной (*Populus tremula* L.), ивой (*Salix* spp.). Сосновые леса являются самыми распространенными сообществами ООПТ (около 96%), еловые — занимают меньшую площадь (около 3%). Спелые и перестойные сосновые и еловые леса занимают около 70%; часть территории была пройдена рубками и сейчас занята молодняками. Средний возраст сосны превышает 120 лет, максимальный возраст — 170–250 лет. Еловые леса встречаются небольшими узкими контурами и приурочены к ручьям.

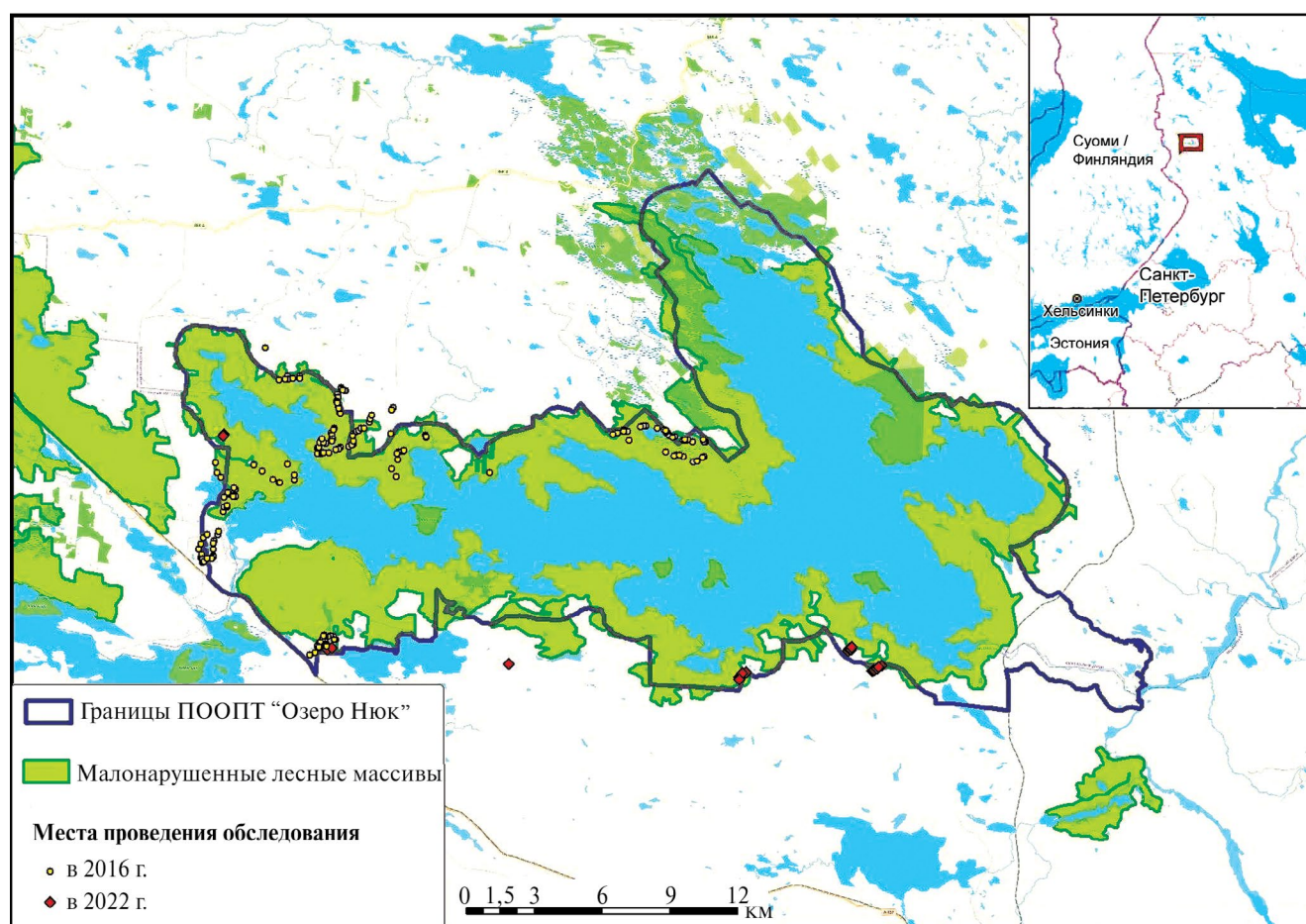


Рис. 1. Р-ны обследований планируемой ООПТ “Озеро Нюк”.

Исследуемая ПООПТ “Озеро Нюк” относится к биогеографической провинции *Karelia romorica occidentalis* (Sajander, 1906) и Кемскому флористическому району (Kravchenko et al., 2000). Микобиота провинции изучена недостаточно по сравнению с более южными р-нами (Krutov et al., 2014). В этой провинции изучались микобиота заповедника “Костомукшский” и национального парка “Калевальский” (Bondartseva et al., 2001; Predtechenskaya, 2012; Ruokolainen, Kotkova, 2014; Predtechenskaya, 2015; Ruokolainen, 2015; Ruokolainen, Kotkova, 2016; Tikkanen et al., 2017), окрестности горы Воттоваара (Ruokolainen, Predtechenskaya, 2009). В Муезерском р-не исследовали старовозрастные леса в окрестностях п. Лендеры и оз. Шуарыярви (Kotkova, Bondartseva, 2006), на территории планируемого НП “Тулос” (Kotkova, 2007), а также в окрестностях озер Хек и Карниз, ПООПТ “Максимъярви” (неопubl.).

Создание ПООПТ “Озеро Нюк” будет способствовать сохранению одноименного озера и прилегающей территории с минимально преобразованными лесоболотными комплексами. ПООПТ важна как дополнительный элемент общей природоохранной

сети Республики Карелия и, в частности, Зеленого пояса Фенноскандии. Придание статуса охраняемой территории позволит создать резерват для представителей ресурсных, редких и охраняемых видов растений и животных Европейского Севера России, в том числе эндемика фауны Северной Европы — лесного северного оленя. Кроме того, озеро Нюк имеет высокую рекреационную ценность.

Целью настоящей работы было получение сведений о видовом разнообразии и субстратной приуроченности агарикоидных и афиллофороидных грибов ПООПТ “Озеро Нюк”. Комплексные исследования ПООПТ “Озеро Нюк” были начаты сотрудниками Карельского научного центра РАН в 2009 г. В 2016 г. территорию посетили финские специалисты. Микобиота агарикоидных грибов этой территории ранее не изучалась, а по афиллофороидным грибам имелись неопубликованные сведения только о 36 видах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования агарикоидных и афиллофороидных грибов были проведены О.О. Предтеченской

и А.В. Руоколайнен с 02 по 06.08.2022 маршрутным методом в южной и западной частях ПООПТ “Озеро Нюк”. Идентификация собранного материала выполнена авторами в лабораторных условиях с использованием традиционных методов световой микроскопии с использованием микроскопа ЛОМО Микмед-6, стандартных реактивов и современных определителей. Кроме того, учтены находки афиллофороидных грибов финских специалистов О. Manninen, Н. Jauhiainen и М. Rajamäki в 2016 г., которые сохранились в отчетах в виде списков с указанием координат, даты и автора регистрации находки.

Названия видов в аннотированном списке приведены в соответствии с международной базой данных по номенклатуре грибов Index Fungorum (2023). В квадратных скобках приведены синонимы, под которыми вид ранее приводился для территории республики. Двумя восклицательными знаками отмечены виды, приводимые впервые для Республики Карелия, одним — виды, приводимые впервые для биогеографической провинции *Karelia pomorica occidentalis*. Звездочкой обозначены виды, занесенные в Красную книгу Республики Карелия (Red Data Book, 2020) и подлежащие охране на территории региона.

Для обозначения местонахождений использованы следующие сокращения.

1. ООПТ “Озеро Нюк”, окрестности губы Кивалакси, ручей, еловый чернично-хвощевый, сосновый кустарничково-сфагновый, сосновый с осинной и ивой чернично-разнотравный лес, 64 °23' с.ш., 31°55' в.д., 02.08.2023.

2. ООПТ “Озеро Нюк”, окрестности губы Кивалакси, сосновый скальный кустарничково-зеленомошный, сосновый скальный чернично-зеленомошно-лишайниковый, еловый приручейный чернично-папоротниково-зеленомошный и чернично-разнотравный лес, 64 °23—24' с.ш., 31°54' в.д., 03.08.2023.

3. ООПТ “Озеро Нюк”, окрестности залива Шаунялахти, еловый приручейный чернично-зеленомошный, еловый с сосной приручейный чернично-зеленомошный, сосновый кустарничково-зеленомошный лес, 64 °28' с.ш., 31 °19' в.д., 04.08.2022.

4. ООПТ “Озеро Нюк”, окрестности губы Мушталакси, еловый с осинной приручейный кустарничково-сфагновый, еловый чернично-зеленомошный, сосновый скальный бруснично-лишайниково-зеленомошный, сосновый кустарничково-лишайниково-зеленомошный лес, 64 °23' с.ш., 31°48' в.д., 05.08.2022.

5. ООПТ “Озеро Нюк”, окрестности оз. Ельгалампи, еловый чернично-зеленомошный, сосновый чернично-зеленомошно-лишайниковый лес, 64 °23' с.ш., 31°25' в.д., 06.08.2022.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований на территории ПООПТ “Озеро Нюк” отмечено 183 вида агарикоидных и афиллофороидных грибов, относящихся к 114 родам, 52 семействам, 12 порядкам. Ниже приводится аннотированный список выявленных видов.

В аннотации для каждого вида приводятся сведения о местонахождении и встречаемости на исследованной территории (1 находка — единственная находка; 2—5 находок — редко; 6—10 — нередко; 11—19 — часто; более 20 — очень часто). Для видов, образцы которых гербаризированы, приводится номер образца в гербарии КарНЦ РАН (PTZ). Находки финских специалистов обозначены как: OM — Olli Manninen, HJ — Hanna Jauhiainen и MR — Martti Rajamäki.

Agaricales

Amanitaceae

Amanita fulva Fr. — 1, 2, 5: в еловых чернично-хвощевом и чернично-зеленомошном, сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном лесах, очень часто.

Cortinariaceae

Cortinarius anomalus (Fr.) Fr. — 3: в сосновом лишайниково-зеленомошном лесу, часто; PTZ 43—2022-Нюк.

C. armillatus (Fr.) Fr. — 1, 2, 3: в сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном лесу, на берегу озера, у края смешанного леса, в еловых чернично-зеленомошном и приручейном чернично-зеленомошном лесах, очень часто.

C. brunneus (Pers.) Fr. — 3: в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, смешанном с сосной, часто; PTZ 40—2022-Нюк.

C. caperatus (Pers.) Fr. — 1, 2, 4: в еловых чернично-зеленомошном, чернично-хвощевом, папоротниковом влажном, сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, очень часто.

C. cinnamomeus (L.) Gray — 5: в сосновом чернично-зеленомошно-лишайниковом лесах, часто.

C. collinitus (Sowerby) Gray — 1, 3, 5: в еловых чернично-зеленомошном, чернично-хвощевом, приручейном чернично-зеленомошном, сосновом чернично-зеленомошно-лишайниковом лесах, очень часто; PTZ 13—2022-Нюк.

C. croceus (Schaeff.) Gray — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, часто; PTZ 16—2022-Нюк.

C. delibutus Fr. — 5: в ельнике чернично-сфагновом, часто; PTZ 58—2022-Нюк.

C. evernius (Fr.) Fr. — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, нередко; PTZ 18—2022-Нюк.

C. gentilis (Fr.) Fr. — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, часто; PTZ 14—2022-Нюк.

C. limonius (Fr.) Fr. — 4: в сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, нередко; PTZ 52—2022-Нюк.

C. rubellus Cooke — 3: в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, нередко; PTZ 37—2022-Нюк.

C. semisanguineus (Fr.) Gillet — 5: в сосновом чернично-зеленомошно-лишайниковом лесу, часто.

Crepidotaceae

Crepidotus mollis (Schaeff.) Staude — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, очень часто; PTZ 15—2022-Нюк.

Cyphellaceae

Chondrostereum purpureum (Pers.) Pouzar — 2: на валежных стволах *Populus tremula* в еловом приручейном чернично-папоротниково-зеленомошном лесу, редко.

Entolomataceae

Entoloma cetratum (Fr.) M.M. Moser — 2: в сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном лесу, часто; PTZ 25—2022-Нюк.

E. conferendum (Britzelm.) Noordel. — 3: в еловом сфагново-хвощевом лесу, часто; PTZ 39-2022-Нюк.

E. rhodopolium (Fr.) P. Kumm. — 4: в еловом кустарничково-сфагновом лесу, часто; PTZ 47-2022-Нюк.

Hydnangiaceae

Laccaria laccata (Scop.) Cooke — 2, 3, 4: на берегу озера, у края смешанного леса, в еловом приручейном чернично-зеленомошном, в сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесах, очень часто.

L. proxima (Boud.) Pat. — 2: в еловом зеленомошно-черничном лесу, часто.

Hygrophoraceae

Hygrocybe turunda (Fr.) P. Karst. — 1: на острове в замшелом осочнике, нередко; PTZ 19-2022-Нюк (собр. В.В. Тимофеева, А.Э. Хумала).

Hymenogastraceae

Galerina hypnorum (Schränk.) Kühner — 2, 3: на камне, во мху, в сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном, в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесах, часто; PTZ 20-2022-Нюк.

G. marginata (Batsch) Kühner — 4: в еловом приручейном кустарничково-сфагновом лесу, часто; PTZ 54-2022-Нюк.

G. paludosa (Fr.) Kühner — 2: в еловом хвощево-папоротниковом заболоченном лесу, часто; PTZ 31-2022-Нюк.

Gymnopilus penetrans (Fr.) Murrill — 2: на полуразложившемся валежном стволе, в сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном лесу, часто; PTZ 30-2022-Нюк.

Lyophyllaceae

Lyophyllum decastes (Fr.) Singer — 2, 3, 5: в еловых зеленомошно-черничном, приручейном чернично-зеленомошном, сосновом чернично-зеленомошно-лишайниковом лесах, часто.

Mycenaceae

Atheniella flavoalba (Fr.) Redhead, Moncalvo, Vilgalys, Desjardin et B.A. Perry — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, часто; PTZ 8-2022-Нюк.

Hemimycena lactea (Pers.) Singer — 2: в сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном лесу, очень часто; PTZ 22-2022-Нюк.

Mycena epipterygia (Scop.) Gray — 2: в еловом разнотравном заболоченном лесу, очень часто; PTZ 26-2022-Нюк.

M. galericulata (Scop.) Gray — 1, 2: в еловых черничном и хвощево-сфагновом лесах, часто; PTZ 3-2022-Нюк, PTZ 29-2022-Нюк.

M. galopus (Pers.) P. Kumm. — 1, 3: в еловых чернично-хвощевом и приручейном чернично-зеленомошном лесах, часто; PTZ 12—2022-Нюк, PTZ 38-2022-Нюк.

M. leptcephala (Pers.) Gillet — 4: в еловом кустарничково-сфагновом лесу, нередко; PTZ 48-2022-Нюк.

M. rosella (Fr.) P. Kumm. — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, часто; PTZ 7-2022-Нюк.

Panellus stipticus (Bull.) P. Karst. — 4: на валежных стволах *Betula* spp., в еловом кустарничково-сфагновом лесу, часто; PTZ 49-2022-Нюк.

Xeromphalina campanella (Batsch) Kühner et Maire — 3: в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, смешанном с сосной, очень часто.

Omphalotaceae

Gymnopus androsaceus (L.) Della Magg. et Trassin. — 1, 2, 3: в еловых чернично-хвощевом, приручейном чернично-зеленомошном и сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном лесах, очень часто.

G. dryophilus (Bull.) Murrill — 1, 2: в еловом чернично-хвощевом и сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном лесах, очень часто; PTZ 17-2022-Нюк.

Phyllotopsidaceae

Phyllotopsis nidulans (Pers.) Singer — 3: на пне, в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, смешанном с сосной, редко; PTZ 41-2022-Нюк.

Pleurotaceae

Pleurotus pulmonarius (Fr.) Quél. — 1: на валежных стволах *Betula* spp. и *Sorbus aucuparia* в еловом чернично-хвощевом лесу, очень часто; PTZ 11-2022-Нюк.

Pluteaceae

Pluteus cervinus (Schaeff.) P. Kumm. — 1, 2, 3: на валежных стволах *Betula* spp., в еловом чернично-хвощевом и приручейном чернично-зеленомошном лесах, в сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном и скальном черничном лесах, очень часто.

P. umbrosus (Pers.) P. Kumm. — 5: на валежных стволах *Betula* spp. в сосновом чернично-зеленомошно-лишайниковом лесу, нередко; PTZ 59-2022-Нюк.

Strophariaceae

Hypholoma elongatum (Pers.) Ricken — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, среди мха, единственная находка; PTZ 5-2022-Нюк.

H. fasciculare (Huds.) P. Kumm. — 4: в еловом лесу с сосной, у реки, часто.

Tubariaceae

Tubaria furfuracea (Pers.) Gillet — 2, 4: на старом пне в сосновом скальном чернично-бруснично-зеленомошном, лишайниково-зеленомошном лесах, часто; PTZ 24-2022-Нюк, PTZ 51—2022-Нюк.

Typhulaceae

! *Typhula lutescens* Bourdot. — 1: на подстилке в сосновом кустарничково-сфагновом приручейном лесу, единственная находка; PTZ 2861.

T. uncialis (Grev.) Berthier — 1: на подстилке в ельнике чернично-хвощевом приручейном, единственная находка; PTZ 2869.

Incertae sedis

Collybia cirrhata (Schumacher.) Quél. — 2, 3: группами на сгнивших плодовых телах грибов, в сосновом скальном черничном, еловом приручейном чернично-зеленомошном лесах, часто; PTZ 36-2022-Нюк.

C. tuberosa (Bull.) P. Kumm. — 4: в сосновом зеленомошно-черничном, смешанном с елью, лесу, очень часто; PTZ 53-2022-Нюк.

Mucronella flava Corner — 1: на валежном стволе *Picea abies* в сосновом чернично-разнотравном лесу, единственная находка; PTZ 2854.

Tricholomopsis decora (Fr.) Singer — 1: в еловом чернично-зеленомошном лесу, часто.

*Amylocorticiales**Amylocorticaceae*

Amylocorticium suaveolens Parmasto — 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* в еловых приручейных кустарничково-сфагновом, еловом с осинкой кустарничково-сфагновом и чернично-зеленомошном лесах, редко.

Ceraceomyces microsporus K.H. Larss. — 5: на валежных стволах *Picea abies* в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, редко.

*Atheliales**Atheliaceae*

Amphinema byssoides (Pers.) J. Erikss. — 2, 4: на валежных стволах *Populus tremula* и *Pinus sylvestris* в сосновом скальном кустарничково-зеленомошном и еловом с осиной приручейном кустарничково-сфагновом лесах, часто.

Piloderma bicolor (Peck) Jülich — 1, 3, 4, 5: на валежных стволах *Betula* spp., *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловых чернично-зеленомошном, еловых с сосной приручейном чернично-зеленомошном, сосновых чернично-разнотравных лесах, часто.

P. byssinum (P. Karst.) Jülich — 1, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосновых скальных чернично-сфагновых и чернично-зеленомошно-лишайниковых лесах, нередко.

*Auriculariales**Auriculariaceae*

Exidia saccharina Fr. — 3, 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в еловых с сосной приручейных чернично-зеленомошных и кустарничково-сфагновых лесах, редко.

*Boletales**Boletaceae*

Chalciporus piperatus (Bull.) Bataille — 3: в еловом зеленомошно-черничном, смешанном с сосной лесу, часто.

Leccinum versipelle (Fr.) Snell — 1, 2, 3, 5: в сосновых скальном, черничном зеленомошно-лишайниковом, в еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном лесах, на берегу озера, у края смешанного леса, очень часто.

Tylophilus felleus (Bull.) P. Karst. — 3: в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, часто.

Xerocomus subtomentosus (L.) Quél. — 3: в еловом черничном зеленомошном лесу, часто (собр. А.Э. Хумала).

Coniophoraceae

Coniophora olivacea (Fr.) P. Karst. — 1, 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловых приручейных кустарничково-сфагновом и чернично-зеленомошном, еловом с осиной приручейном кустарничково-сфагновом, сосновом чернично-разнотравном и скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесах, часто.

Hygrophoropsidaceae

Hygrophoropsis aurantiaca (Wulfen) Maire ex Martin-Sans — 3: в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, очень часто.

Serpulaceae

Serpula himantoides (Fr.) P. Karst. — на валежных стволах хвойных пород, редко (ОМ, 2016).

Suillaceae

Suillus variegatus (Sw.) Richon et Roze — 1, 5: в еловом приручейном чернично-зеленомошном с сосной (собр. А.Э. Хумала), в сосновом черничном зеленомошно-лишайниковом лесах, очень часто.

*Cantharellales**Botryobasidiaceae*

Botryobasidium subcoronatum (Höhn. et Litsch.) Donk — 3: на валежных стволах *Populus tremula*, *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, редко.

Hydnaceae

Hydnum repandum L. — 1, 2: на подстилке в еловом чернично-хвошевом и приручейном чернично-папоротниково-зеленомошном лесах, редко.

H. umbilicatum Peck — 1, 2, 3: на подстилке в еловом приручейном чернично-зеленомошном, сосновых чернично-разнотравном и скальном кустарничково-зеленомошном лесах, редко; PTZ 2867.

Sistotrema muscicola (Pers.) S. Lundell. — 3: на валежном стволе *Pinus sylvestris* в еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном лесу, единственная находка; PTZ 2859.

S. raduloides (P. Karst.) Donk — на валежном стволе, единственная находка (ОМ, 2016).

*Corticiales**Corticaceae*

Corticium roseum Pers. — 2, 3: на валежных стволах *Populus tremula*, *Salix* spp. в еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном и еловом приручейном чернично-папоротниково-зеленомошном лесах, редко.

*Gloeophyllales**Gloeophyllaceae*

Chaetodermella luna (Romell ex D.P. Rogers et H.S. Jacks.) Rauschert — 2, 3, 4: на валежных сучьях *Pinus sylvestris* в еловых приручейном чернично-зеленомошном, сосновых скальных бруснично-лишайниково-зеленомошном и кустарничково-зеленомошных лесах, часто (HJ, ОМ, 2016).

**Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imazeki — на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновых лесах, редко (HJ, ОМ, 2016).

G. sepium (Wulfen) P. Karst. — 1: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосновом с осиной и ивой чернично-разнотравном лесу, редко.

Veluticeps abietina (Pers.) Hjortstam et Telleria — 3: на валежных стволах *Picea abies* в еловых приручейных кустарничково-сфагновом и чернично-зеленомошном лесах, редко.

*Hymenochaetales**Hymenochaetaceae*

Asterodon ferruginosus Pat. — 5: на валежных стволах *Betula* spp. и *Pinus sylvestris* в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, редко.

Coltricia perennis (L.) Murrill — 3: на подстилке и песчаной почве на дороге в еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном лесу, редко.

Inocutis rheades (Pers.) Fiasson et Niemelä [= *Inonotus rheades* (Pers.) Bondartsev et Singer] — на усыхающем стволе *Populus tremula*, единственная находка (ОМ, 2016).

Inonotus obliquus (Fr.) Pilát — 1, 2, 3: на усыхающих стволах *Betula* spp. в еловых приручейном чернично-зеленомошном, чернично-папоротниково-зеленомошном, сосновом с осиной и ивой чернично-разнотравном лесах, редко.

I. leporinus (Fr.) Gilb. et Ryvarden [= *Onnia leporina* (Fr.) H. Jahn] — 2, 3: на усыхающих стволах *Picea abies* в еловых чернично-папоротниково-зеленомошном и приручейном чернично-зеленомошном лесах, редко.

Phellinidium ferrugineofusum (P. Karst.) Fiasson et Niemelä [= *Phellinus ferrugineofuscus* (P. Karst.) Bourdot] — 3, 5: на валежных стволах *Picea abies* в еловых приручейных чернично-зеленомошных лесах, часто (HJ, ОМ, 2016).

Phellinopsis conchata (Pers.) Y.C. Dai [= *Phellinus conchatus* (Pers.) Quél.] — 1, 3: на живых и усыхающих стволах *Salix* spp. в сосновом с осиной и ивой чернично-разнотравном и еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном лесах, редко.

Phellinus chrysoloma (Fr.) Donk — 3, 5: на валежных стволах и пнях *Picea abies* в еловых приручейных чернично-зеленомошных лесах, нередко (HJ, MR, ОМ, 2016).

P. laevigatus (P. Karst.) Bourdot et Galzin — 2, 3: на усыхающих стволах *Betula* spp. в еловом чернично-папоротниково-зеленомошном, еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном лесах, редко (ОМ, 2016).

P. lundellii Niemelä — 3: на усыхающих стволах *Betula* spp. в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, редко (ОМ, 2016).

P. nigricans (Fr.) P. Karst. — 1, 2, 3, 4, 5: на усыхающих стволах *Betula* spp. в еловых чернично-хвощевом, приручейном чернично-зеленомошном, чернично-разнотравном, еловом с осинкой приручейном кустарничково-сфагновом и сосновых с осинкой и ивой чернично-разнотравном лесах, часто.

P. populicola Niemelä — 1: на усыхающих стволах *Populus tremula* в сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном лесу, редко (ОМ, 2016).

P. tremulae (Bondartsev) Bondartsev et P.N. Borisov — 1, 4: на усыхающих стволах *Populus tremula* в еловом чернично-хвощевом, еловом с осинкой приручейном кустарничково-сфагновом, сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном лесах, редко.

P. viticola (Schwein.) Donk — 1, 3, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном, еловых с сосной приручейном чернично-зеленомошном, чернично-хвощевом и кустарничково-сфагновом лесах, часто (НЖ, ОМ, 2016).

Phellinus nigrolimitatus (Romell) Niemelä, T. Wagner et M. Fisch. [= *Phellinus nigrolimitatus* (Romell) Bourdot et Galzin] — 1, 2, 3: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловом чернично-хвощевом, приручейном чернично-зеленомошном, сосновом скальном кустарничково-зеленомошном лесах, редко (ОМ, 2016).

Porodaedalea pini (Brot.) Murrill [= *Phellinus pini* (Brot.) Pilát] — 1, 2, 4: на усыхающих стволах *Pinus sylvestris* в сосновых с осинкой и ивой чернично-разнотравных и скальных кустарничково-зеленомошных лесах, часто (НЖ, ОМ, 2016).

Tubulicrinis borealis J. Erikss. — 3, 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном и сосновом кустарничково-лишайниково-зеленомошном лесах, редко.

!!*T. medius* (Bourdot et Galzin) Oberw. — 2: на валежном стволе *Pinus sylvestris* в сосновом скальном кустарничково-зеленомошном лесу, единственная находка; PTZ 2853.

T. subulatus (Bourdot et Galzin) Donk — 2, 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновых скальных кустарничково-зеленомошных и бруснично-лишайниково-зеленомошных лесах, редко.

Hyphodontiaceae

Hyphodontia abieticola (Bourdot et Galzin) J. Erikss. — 1, 2: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновых с осинкой и ивой чернично-разнотравном и скальных кустарничково-зеленомошных лесах, редко.

!*Kneiffiella floccosa* (Bourdot et Galzin) Jülich et Stalpers [= *Hyphodontia floccosa* (Bourdot et Galzin) J. Erikss.] — 4: на валежном стволе и сучьях *Pinus sylvestris* в сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, единственная находка.

Oxyporaceae

Oxyporus corticola (Fr.) Ryvarden — 1, 2: на валежных стволах *Populus tremula* в сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном и еловом приручейном чернично-папоротниково-зеленомошном лесах, редко (ОМ, 2016).

Rickenellaceae

Resinicium bicolor (Alb. et Schwein.) Parmasto — 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, редко.

Schizoporaceae

Xylodon asper (Fr.) Hjortstam et Ryvarden [= *Hyphodontia aspera* (Fr.) J. Erikss.] — 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловых приручейных кустарничково-сфагновом и чернично-зеленомошных, еловом с осинкой приручейном кустарничково-сфагновом лесах, нередко.

X. brevisetus (P. Karst.) Hjortstam et Ryvarden [= *Hyphodontia breviseta* (P. Karst.) J. Erikss.] — 1, 2, 3, 5: на валежных стволах *Picea abies*, *Pinus sylvestris* и *Populus tremula* в еловых чернично-хвощевом, чернично-папоротниково-зеленомошном, приручейном чернично-зеленомошном и сосновых скальных кустарничково-зеленомошных лесах, нередко.

X. radula (Fr.) Tura, Zmitr., Wasser et Spirin — 3: на валежных стволах *Salix* sp. в еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном лесу, редко.

Incertainae sedis

Kurtia argillacea (Bres.) Karasiński [= *Hyphoderma argillaceum* (Bres.) Donk] — 4: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосновом чернично-зеленомошном лесу, редко.

**Sidera lenis* (P. Karst.) Miettinen [= *Skeletocutis lenis* (P. Karst.) Niemelä] — 1: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновых с осинкой и ивой чернично-разнотравных лесах, нередко; PTZ 2857, AP (НЖ, ОМ, 2016).

Skvortzovia furfuracea (Bres.) G. Gruhn et Hallenberg [= *Resinicium furfuraceum* (Bres.) Parmasto] — 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в еловом приручейном кустарничково-сфагновом с осинкой, сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесах, часто.

Trichaptum abietinum (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden — 1, 2, 3, 5: на валежных стволах *Picea abies* в еловых чернично-хвощевом и приручейных чернично-зеленомошных, сосновых скальных кустарничково-зеленомошных лесах, очень часто.

T. bifforme (Fr.) Ryvarden — 1, 4: на валежных стволах *Betula* spp. в еловом чернично-хвощевом, сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесах, редко (ОМ, 2016).

T. fuscoviolaceum (Ehrenb.) Ryvarden — 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* в еловых приручейных чернично-зеленомошных лесах, редко.

T. laricinum (P. Karst.) Ryvarden — 1, 3, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловых чернично-зеленомошных, еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном, сосновых чернично-разнотравных лесах, очень часто (НЖ, ОМ, 2016).

Polyporales

Cerrenaceae

Cerrena unicolor (Bull.) Murrill — 2: на валежных стволах *Betula* spp. в еловом чернично-папоротниково-зеленомошном лесу, редко.

!*Raduliporus aneirinus* (Sommerf.) Spirin et Zmitr. [= *Ceriporiopsis aneirina* (Sommerf.) Domański] — 1: на валежном стволе *Populus tremula* в еловом чернично-хвощевом приручейном лесу, единственная находка; PTZ 2868.

Dacrybolaceae

Amylocystis lapponica (Romell) Bondartsev et Singer — 1, 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* в еловых чернично-хвощевом и чернично-зеленомошных, еловом с осинкой приручейных кустарничково-сфагновых, сосновых чернично-разнотравных, сосновых с осинкой и ивой чернично-разнотравных лесах, часто (НЖ, MR, 2016).

Postia sericeomollis (Romell) Jülich — 5: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновом чернично-зеленомошно-лишайниковом лесу, редко (ОМ, 2016).

P. tephroleuca (Fr.) Jülich — 3: на валежных стволах *Picea abies* в сосновом кустарничково-зеленомошном лесу, редко.

Fomitopsidaceae

**Anthoporia albobrunnea* (Romell) Karasiński et Niemelä [= *Antrodia albobrunnea* (Romell) Ryvarden] — 1, 5: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном лесу, нередко; PTZ 2856 (НЖ, ОМ, 2016).

Antrodia sinuosa (Fr.) P. Karst. — 1, 3: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловых приручейных чернично-зеленомошных и сосновых чернично-разнотравных лесах, часто.

Daedalea xantha (Fr.) A. Roy et A.B. De [= *Antrodia xantha* (Fr.) Ryvarden] — 2, 3, 5: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновых скальных кустарничково-зеленомошных, еловых с сосной приручейных чернично-зеленомошных лесах, часто.

**Flavidoporia mellita* (Niemelä et Penttilä) Audet [= *Antrodia mellita* Niemelä et Penttilä] — на валежных стволах *Populus tremula*, единственная находка (HJ, 2016).

Fomitopsis betulina (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han et Y.C. Dai [= *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst.] — 2, 5: на валежных стволах *Betula* spp. в еловых чернично-папоротниково-зеленомошных и чернично-зеленомошных лесах, редко.

F. pinicola (Sw.) P. Karst. — 1, 2, 3, 4, 5: на валежных стволах *Betula* spp., *Picea abies* и *Populus tremula* в еловых чернично-хвощевых и приручейных чернично-зеленомошных, еловом приручейном с осинкой кустарничково-сфагновом, сосновых чернично-разнотравных, сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном, сосновых скальном кустарничково-зеленомошных лесах, очень часто.

Neoantrodia infirma (Renvall et Niemelä) Audet [= *Antrodia infirma* Renvall et Niemelä] — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, редко (HJ, OM, 2016).

N. serialis (Fr.) Audet [= *Antrodia serialis* (Fr.) Donk] — 1, 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловых чернично-хвощевом, еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном и сосновых скальных бруснично-лишайниково-зеленомошных лесах, часто.

**Resinoporia crassa* (P. Karst.) Audet [= *Antrodia crassa* (P. Karst.) Ryvar- den] — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, редко (MR, OM, 2016).

Rhodofomes roseus (Alb. et Schwein.) Kotl. et Pouzar [= *Fomitopsis rosea* (Alb. et Schwein.) Fr.] — 1, 2, 3, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* в еловых чернично-хвощевых, приручейных чернично-зеленомошных, кустарничково-сфагновом с осинкой, сосновом чернично-разнотравном, сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном и сосновых скальных кустарничково-зеленомошном лесах, очень часто (HJ, OM, 2016).

Hyphodermataceae

Hyphoderma setigerum (Fr.) Donk — 4: на валежных стволах *Betula* spp. в сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, редко; PTZ 2862.

Kneiffia subalutacea (P. Karst.) Bres. [= *Hyphodontia subalutacea* (P. Karst.) J. Erikss.] — 5: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновом чернично-зеленомошно-лишайниковом лесу, редко.

Incrustoporiaceae

Incrustoporia brevispora (Niemelä) Zmitr. [= *Skeletocutis brevispora* Niemelä] — 3: на валежных стволах *Picea abies* в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, редко (HJ, 2016).

I. papyracea (A. David) Zmitr. [= *Skeletocutis papyracea* A. David] — 2: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосновом скальном кустарничково-зеленомошном лесу, редко.

Skeletocutis amorpha (Fr.) Kotl. et Pouzar — 1: на валежных стволах *Picea abies* в еловом чернично-хвощевом лесу, редко.

**S. sajanensis* (Parmasto) Rui Du et Y.C. Dai [= *Piloporia sajanensis* (Parmasto) Niemelä] — на валежном стволе хвойной породы, единственная находка (HJ, 2016).

**S. stellae* (Pilát) Jean Keller — на валежных стволах хвойной породы, редко (HJ, 2016).

Irpicaceae

Crystallicutis serpens (Tode) El-Gharabawy, Leal-Dutra et G.W. Griff. [= *Ceraceomyces serpens* (Tode) Ginns] — 1: на валежных стволах *Populus tremula* в сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном лесу, редко.

Gloeoporus pannocinctus (Romell) J. Erikss. — на валежном стволе лиственной породы, единственная находка (OM, 2016).

Meruliopsis taxicola (Pers.) Bondartsev [= *Gloeoporus taxicola* (Pers.) Gilb. et Ryvar- den] — 3, 5: на валежных стволах *Picea abies* в еловых приручейных чернично-зеленомошном лесах, редко.

Vitreoporus dichrous (Fr.) Zmitr. [= *Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres.] — на валежных стволах *Betula* spp., редко (OM, 2016).

Meruliaceae

Hermanssonia centrifuga (P. Karst.) Zmitr. [= *Phlebia centrifuga* P. Karst.] — 1, 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* в еловом с осинкой приручейном кустарничково-сфагновом и чернично-зеленомошном, сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном лесах, редко (OM, 2016).

Phlebia segregata (Bourdot et Galzin) Parmasto — 4: на валежном стволе *Pinus sylvestris* в сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, единственная находка.

P. serialis (Fr.) Donk — на валежном стволе *Pinus sylvestris*, единственная находка (OM, 2016).

Phanerochaetaceae

Atheliachaete sanguinea (Fr.) Spirin et Zmitr. — 1, 2, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловых чернично-хвощевых и сосновых чернично-зеленомошных, кустарничково-лишайниково-зеленомош- ных и скальных чернично-лишайниково-зеленомошных лесах, нередко.

Bjerkandera adusta (Wild.) P. Karst. — 1: на валежном стволе *Betula* sp. в еловом чернично-хвощевом лесу, единственная находка.

Hapalopilus rutilans (Pers.) Murrill — на сухостойных и валежных стволах лиственных пород, редко (OM, 2016).

Phanerochaete sordida (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvar- den — 1: на валежных стволах *Populus tremula* в сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном лесу, редко.

Phlebiopsis gigantea (Fr.) Jülich — 1: на валежном стволе *Picea abies* в еловом чернично-хвощевом лесу, единственная находка.

Polyporaceae

Cerioporus leptcephalus (Jacq.) Zmitr. [= *Polyporus leptcephalus* (Jacq.) Fr.] — 1: на валежном стволе *Populus tremula* в сосновом с осинкой и ивой чернично-разнотравном лесу, единственная находка.

Dichomitus squalens (P. Karst.) D.A. Reid — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, редко (OM, 2016).

Fomes fomentarius (L.) Fr. — 1, 2, 3, 4, 5: на валежных стволах *Betula* spp. в еловых чернично-хвощевых и приручейных чернично-зеленомошных, еловых с осинкой и приручейных кустарничково-сфагновых, сосновых скальных кустарничково-зеленомошных, бруснично-лишайниково-зе- леномошных лесах, часто.

Trametes ochracea (Pers.) Gilb. et Ryvar- den — 1, 2: на валежных стволах *Populus tremula* в сосновом скальном кустарничково-зеленомошном, сосно- вом с осинкой и ивой чернично-разнотравном, еловом чернично-хвощевом приручейном и чернично-папоротниково-зеленомошном лесах, редко.

T. pubescens (Schumacher) Pilát — 2: на валежных стволах *Betula* spp., *Populus tremula* в сосновом скальном кустарничково-зеленомошном лесу, редко.

Sparassidaceae

Crustoderma corneum (Bourdot et Galzin) Nakasone [= *Phlebia cornea* (Bourdot et Galzin) J. Erikss.] — 3: на валежном стволе *Pinus sylvestris* в еловом с сосной приручейном чернично-зеленомошном лесу, единственная находка.

Steccherinaceae

Antrodiella pallasii Renvall, Johannesson et Stenlid — 3: на валежных стволах *Picea abies* в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, редко; PTZ 2864.

Butyrea luteoalba (P. Karst.) Miettinen [= *Junghuhnia luteoalba* (P. Karst.) Ryvar- den] — 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосно- вых чернично-зеленомошных лесах, редко; PTZ 2861.

Incertae sedis

Amaropostia stiptica (Pers.) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia stiptica* (Pers.) Jülich] — 5: на валежных стволах *Picea abies* в сосновом чернично-зеленомошно-лишайниковом лесу.

**Diplomitoporus crustulinus* (Bres.) Domański — 4: на валежном стволе *Picea abies* в еловом с осиной приручейном кустарничково-сфагновом лесу, единственная находка; PTZ 286.

Fuscopostia lateritia (Renvall) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia lateritia* Renvall] — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, редко (ОМ, 2016).

F. leucomallella (Murrill) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia leucomallella* (Murrill) Jülich] — 1: на валежном стволе *Picea abies* в сосновом с осиной и ивой чернично-разнотравном лесу, единственная находка; PTZ 2852.

**Rhodonia placenta* (Fr.) Niemelä, K.H. Larss. et Schigel — на валежном стволе хвойной породы (ОМ, 2016).

Russulales

Auriscalpiaceae

Artomyces pyxidatus (Pers.) Jülich — 1: на валежных стволах *Populustremula* в еловом чернично-хвощевом лесу, редко.

Auriscalpium vulgare Gray — 2: на опавших шишках *Pinus sylvestris* в сосновом скальном кустарничково-зеленомошном лесу, редко.

Peniophoraceae

Dichostereum boreale (Pouzar) Ginns et M.N.L. Lefebvre — 1, 3: на валежных стволах *Picea abies* в еловом приручейном чернично-зеленомошном и сосновом чернично-разнотравном лесах, редко.

Russulaceae

Lactarius aurantiacus (Pers.) Gray — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, очень часто.

L. camphoratus (Bull.) Fr. — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, часто; PTZ 10-2022-Нюк.

L. necator (Bull.) Pers. — 3: в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, очень часто.

L. rufus (Scop.) Fr. — 1, 2, 3, 4: в еловых чернично-зеленомошном, приручейном чернично-зеленомошном, кустарничково-сфагновом с сосной лесах, в сосновых скальном, скальном чернично-бруснично-зеленомошном на склоне, кустарничковом зеленомошно-лишайниковом лесах, очень часто.

L. torminosus (Schaeff.) Pers. — 1: в еловом чернично-зеленомошном лесу, очень часто (собр. В.В. Тимофеева).

L. trivialis (Fr.) Fr. — 3: в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, очень часто.

L. vietus (Fr.) Fr. — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, очень часто; PTZ 2-2022-Нюк.

Russula claroflava Grove — 1, 2, 3, 4: в еловых чернично-зеленомошном, приручейном с сосной чернично-зеленомошном, кустарничково-сфагновом лесах, в сосновом с елью чернично-зеленомошном лесу, очень часто.

R. decolorans (Fr.) Fr. — 1, 2, 3, 4, 5: в еловых чернично-зеленомошном, чернично-хвощевом, приручейном чернично-зеленомошном лесах, в сосновых скальном черничном, кустарничковом зеленомошно-лишайниковом, черничном зеленомошно-лишайниковом лесах, очень часто.

R. emetica (Schaeff.) Pers. — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, очень часто; PTZ 4-2022-Нюк.

R. paludosa Britzelm. — 1: в еловом чернично-хвощевом лесу, очень часто.

R. puellaris Fr. — 1: в еловых чернично-хвощевом, чернично-зеленомошном лесах, очень часто.

R. velenovskyi Melzer et Zvára — 3: в еловом приручейном чернично-зеленомошном лесу, часто.

R. xerampelina (Schaeff.) Fr. — 1, 4, 5: в еловых чернично-зеленомошном, приручейном чернично-зеленомошном лесах, в сосновых лишайниково-зеленомошном, черничном зеленомошно-лишайниковом лесах, очень часто.

Stereaceae

Stereum hirsutum (Willd.) Pers. — 2: на валежных стволах *Betula* spp. в сосновом скальном кустарничково-зеленомошном лесу, редко.

Xenasmataceae

Xenasmatella vaga (Fr.) Stalpers — 1, 2, 4, 5: на валежных стволах *Betula* spp., *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в еловом с осиной приручейном кустарничково-сфагновом, сосновых чернично-разнотравных, скальных кустарничково-зеленомошных и чернично-зеленомошно-лишайниковых лесах, часто.

Thelephorales

Bankeraceae

Hydnellum caeruleum (Hornem.) P. Karst. — 1, 2, 4, 5: на подстилке в сосновых скальных кустарничково-зеленомошных и бруснично-лишайниково-зеленомошных лесах, часто; PTZ-2867.

H. ferrugineum (Fr.) P. Karst. — 2: на подстилке в сосновых скальных чернично-лишайниково-зеленомошных лесах, очень часто (НЖ, ОМ, 2016).

!!*H. gracilipes* (P. Karst.) P. Karst. — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, единственная находка (ОМ, 2016).

Thelephoraceae

Phellodon tomentosus (L.) Banker — 5: на подстилке в сосновых чернично-зеленомошно-лишайниковых лесах, редко; PTZ 2865.

Thelephora terrestris Ehrh. ex Fr. — 2, 3: на валежных стволах и подстилке в еловых чернично-зеленомошных лесах, редко.

Tomentella bryophila (Pers.) M.J. Larsen — 1: на валежном стволе *Populus tremula* в сосновом с осиной и ивой чернично-разнотравном лесу, единственная находка.

!*T. cinereoumbrina* (Bres.) Stalpers — 4: на валежном стволе *Picea abies* в сосновом скальном с елью бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, единственная находка; PTZ 2876.

T. coerulea (Bres.) Höhn. et Litsch. — 4: на валежном стволе *Picea abies* в сосновом скальном с елью бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, единственная находка.

T. lapida (Pers.) Stalpers. — 4: валежном стволе *Betula* sp. в сосновом скальном бруснично-лишайниково-зеленомошном лесу, единственная находка; PTZ 2863.

T. lilacinogrisea Wakef. — 4: на валежном стволе *Salix* spp. в еловом чернично-зеленомошном лесу, единственная находка; PTZ 2861.

Incertae sedis

Odonticum romellii (S. Lundell) Parmasto — на валежных стволах хвойных пород, часто (НЖ, ОМ, 2016).

Наибольшее видовое разнообразие грибов представлено в биотопах с разными лесообразующими породами (сосна, ель, осина, береза, ива). Обилие валежных стволов в разной степени разложения обеспечивает подходящие условия для развития многих видов, различных стадий сукцессии. Такие биотопы располагаются по берегам оз. Нюк, рек, ручьев и болот. Интересны в плане биоразнообразия приручевые ельники. Кроме того, сосняки дополняют общую картину видового богатства напочвенными видами.

Большинство из выявленных базидиомицетов широко распространены на территории республики (Krutov et al., 2014). Впервые для Республики Карелия приводятся *Hydnellum gracilipes* и *Tubulicrinis*

medius. Для биогеографической провинции Karelia pomorica occidentalis новыми являются семь видов (*Hydnellum gracilipes*, *Hydnum umbilicatum*, *Kneiffiella floccosa*, *Raduliporus aneirinus*, *Tomentella cinereoumbri-na*, *Tubulicrinis medius*, *Typhula lutescens*). На распространении некоторых видов остановимся подробнее. *Hydnellum gracilipes* на Северо-Западе России ранее отмечался только в Архангельской (Svetasheva et al., 2017) и Ленинградской (Bondartseva et al., 2015) областях. Находки *Tubulicrinis medius* известны в Архангельской (Ruokolainen, 2006), Ленинградской (Bondartseva et al., 1999), Мурманской (Khimich et al., 2015), Нижегородской (Spirin, 2003) и Свердловской (Shiryaev, Stavishenko, 2008) областях, Пермском крае (Bondartseva, Zmitrovich, 2004) и в Республике Коми (Kosolapov, 2005). *Hydnum umbilicatum* был отмечен только в Сортавальском (Kotkova, 2019) и Суоярвском р-нах (неопубл.). *Kneiffiella floccosa* был зарегистрирован в Сортавальском р-не (Ruokolainen, Kotkova, 2019). Для *Tomentella cinereoumbri-na* местонахождения в Карелии известны только в Кемском (Ruokolainen, Shiryaev, 2020) и Медвежьегорском (Ruokolainen, Predtechenskaia, 2023) р-нах. *Typhula lutescens* был отмечен в Кондопожском (Ruokolainen, Kotkova, 2016) и Пряжинском (Ruokolainen, 2023) и Суоярвском (неопубл.) р-нах.

Ценность и обоснованность сохранения лесных массивов подтверждают находки индикаторных, специализированных и краснокнижных видов. Из списка грибов, занесенных в Красную книгу Республики Карелия (Red data book, 2020), здесь отмечено 6 видов со статусом 3 (VU), 2 — со статусом 3 (NT), 1 вид — со статусом 2 (EN). 17 видов являются специализированными (*Amylocystis lapponica*, *Anthoporia albobrunnea*, *Chaetodermella luna*, *Crustoderma corneum*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Flavidoporia mellita*, *Gloeophyllum protractum*, *Inonotus leporinus*, *Neonantrodia infirma*, *Odonticium romellii*, *Phellopilus nigrolimitatus*, *Phlebia serialis*, *Resinoporia crassa*, *Rhodonia placenta*, *Sidera lenis*, *Skeletocutis stellae*, *S. sajanensis*), приуроченными к определенным типам местообитаний биологически ценных лесов, испытывающих минимальную антропогенную нагрузку. Еще 13 видов (*Asterodon ferruginosus*, *Dichostereum boreale*, *Fuscopostia lateritia*, *F. leucomallella*, *Gloeoporus pannocinctus*, *Hermanssonia centrifuga*, *Meruliopsis taxicola*, *Phellinidium ferrugineofuscum*, *Phellinus chrysoloma*, *P. populicola*, *P. viticola*, *Rhodofomes roseus*, *Serpula himantoides*) являются индикаторами малонарушенных лесов, а *Phyllotopsis nidulans* — индикатор сообществ редких видов грибов, складывающихся в некоторых типах лиственных лесов (Andersson et al., 2009).

Предположительно в еловом лесу, примыкающем к берегу озера Нюк, среди папоротника впервые для

Карелии отмечена *Amanita regalis* (Fr.) Michael. Данный вид не включен в аннотированный список, поскольку идентификация проведена по фотографии (<https://www.inaturalist.org/observations/130251804>), сделанной А.Э. Хумала, так как образец не был гербаризован.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На планируемой ООПТ “Озеро Нюк” в настоящее время выявлено 183 вида агарикоидных и афиллофороидных грибов и пополнены сведения о микобиоте Республики Карелия в целом. На обследованной территории зарегистрированы новые местонахождения 9 видов грибов, занесенных в Красную книгу Республики Карелия. Полученные сведения использованы для обоснования планируемой ООПТ. Сохранение лесных массивов на ПООПТ “Озеро Нюк” важно для поддержания видового разнообразия микобиоты, а также флоры и фауны Республики Карелия и в целом для Северо-Запада России.

Исследования выполнены в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН). Финансирование исследования обеспечено Минобрнауки России. Авторы благодарны финским коллегам за сбор и предоставление материалов. Выражаем признательность Е.А. Пилипенко и О.В. Ильиной за содействие в проведении работ и к.б.н. В.В. Тимофеевой и к.б.н. А.Э. Хумала за участие в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andersson L., Alekseeva N.M., Kuznetsova E.S. Survey of biologically valuable forests in North-Western European Russia. St. Petersburg, 2009. (In Russ.)
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V., Lositskaya V.M. Aphyllophoroid and heterobasidial macromycetes of the Leningrad region. In: N.B. Balashova, A.A. Zavarzin (eds). Biodiversity of the Leningrad region (Algae. Fungi. Bryophytes. Invertebrates. Fishes and Pisciformes). St. Petersburg University Press, St. Petersburg, 1999. P. 141—173. (In Russ.)
- Bondartseva M.A., Krutov V.I., Lositskaya V.M. Aphyllophoroid fungi of pine forest stands of the Kostomuksha industrial zone. In: Bioecological aspects of forest ecosystems monitoring in the North-West of Russia. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS, 2001, P. 224—232. (In Russ.)
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. Aphyllophoroid fungi of Perm Region. Mikologiya i fitopatologiya. 2004. V. 38 (4). P. 1—12.
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V., Kalinovskaya N.I. et al. New data on macromycetes of the Nizhne-Svirsky Reserve (Leningrad Region). Novosti sistematiki

- nizshikh rasteniy. 2015. V. 49. P. 127—141. (In Russ.) <https://doi.org/10.31111/nsnr/2015.49.127>
- Cajander A.K. A.J. Melan Suomen Kasvio. SKS, Helsinki, 1906.
- Gromtsev A.N. Fundamentals of landscape ecology of the European taiga forests of Russia. Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk, 2008. (In Russ.)
- Gromtsev A.N., Belkin V.V., Danilov P.I. et al. Characteristics and ecological assessment of natural complexes in the central part of the West-Karelian upland. Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2011. V. 2. P. 56—75. (In Russ.)
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2023. <http://www.index-fungorum.org> (accessed 25.04.2023).
- Khimich Yu.R., Zmitrovich I.V., Ruokolainen A.V. Aphyllophoroid fungi of the “Pasvik” State Nature Reserve (Murmansk Region). Mikologiya i fitopatologiya. 2015. V. 49 (4). P. 234—241. (In Russ.)
- Kosolapov D.A. Aphyllophoroid fungi of the surroundings of the Shezhim-Dikost cordon (Pechoro-Ilychsky Nature Reserve). Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika. 2005. V. 14. P. 89—94. (In Russ.)
- Kotkova V.M. Aphyllophoraceous fungi of the planned national park Tulos and its vicinity (Republic of Karelia). Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2007. V. 41. P. 115—127. (In Russ.)
- Kotkova V.M. Aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) of the planned protected area “Haapalampi — Northwest shore of Lake Ladoga” (Republic of Karelia). Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2019. V. 53 (2). P. 291—306. (In Russ.) <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.291>
- Kotkova V.M., Bondartseva M.A. To the mycobiota of the Muellersky district of the Republic of Karelia. Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2006. V. 40. P. 135—143. (In Russ.)
- Kravchenko A.V., Gnatyuk E.P., Kuznetsov O.L. Distribution and occurrence of vascular plants in floristic districts of Karelia. Petrozavodsk, 2000. (In Russ.)
- Krutov V.I., Shubin V.I., Predtechenskaya O.O. et al. Fungi and insects — consorts of the forest-forming trees in Karelia. Petrozavodsk, 2014. (In Russ.)
- Predtechenskaya O.O. Agaricoid macromycetes of the Green Belt of Fennoscandia. In: Fungal Communities in Forest Ecosystems. V. 3. Karelian Research Centre of RAS, Moscow, Petrozavodsk, 2012, P. 147—158. (In Russ.)
- Predtechenskaya O.O. Agaricoid macromycetes Kostomuksha Nature Reserve. In: Proceedings of the Kostomuksha Nature Reserve. V. 1. 30 years of scientific research in the Kostomuksha Nature Reserve. Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk, 2015, pp. 20—24. (In Russ.)
- Red data book of the Republic of Karelia. Konstanta, Belgorod, 2020. (In Russ.)
- Ruokolainen A.V. Aphyllophoroid fungi. The nature and historical cultural heritage of Kozhozero Land. UB RAS, Arkhangelsk, 2006. P. 57—75. (In Russ.)
- Ruokolainen A.V. Aphyllophoroid fungi of the Kostomuksha Nature Reserve. In: Proceedings of the Kostomuksha Nature Reserve. V. 1. 30 years of scientific research in the Kostomuksha Nature Reserve. Petrozavodsk, 2015, pp. 25—32. (In Russ.)
- Ruokolainen A.V. Aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) of the planned protected area Shuya River Mid-course (Republic of Karelia). Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2023. V. 1. P. 125—133. (In Russ.) <https://doi.org/10.17076/bg1616>
- Ruokolainen A.V., Kotkova V.M. Aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) on islands in the northern part of Lake Ladoga (Republic of Karelia). Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2019. V. 8. P. 17—29. (In Russ.) <https://doi.org/10.17076/bg955>
- Ruokolainen A.V., Kotkova V.M. Aphyllophoroid fungi of Kallevalsky national park and its surroundings. Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2014. V. 6. P. 88—94. (In Russ.)
- Ruokolainen A.V., Kotkova V.M. New and rare for the Republic of Karelia species of aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*). Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2016. V. 3. P. 90—96. (In Russ.) <https://doi.org/10.17076/bg190>
- Ruokolainen A.V., Predtechenskaya O.O. Additions to the mycobiota of the Kizhsky Nature Reserve (Republic of Karelia). Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2023. V. 5. P. 54—62. (In Russ.) <https://doi.org/10.17076/bg1753>
- Ruokolainen A.V., Predtechenskaya O.O. Fungi. The natural complex of hill Vottovaara: features, current state, conservation. KarRC RAS, Petrozavodsk, 2009. P. 81—87. (In Russ.)
- Ruokolainen A.V., Shiryayev A.G. New data on aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) in the surroundings of Kem’ town (Republic of Karelia). Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2020. № 8. P. 65—80. (In Russ.) <https://doi.org/10.17076/bg1155>
- Shiryayev A.G., Stavishenko I.V. New data on aphyllophoroid fungi of Visim Nature Reserve (Sverdlovsk region). Mikologiya i fitopatologiya. 2008. V. 42 (2). P. 152—166. (In Russ.)
- Spirin V.A. Aphyllophoroid fungi of the Nizhny Novgorod Region: species composition and ecological features. Cand. Biol. Sci. Thesis. St. Petersburg, 2003. (In Russ.)
- Svetasheva T. Yu., Arslanov S.N., Bolshakov S. Yu. et al. New species for regional mycobiotas of Russia. 2. Report 2017. Mikologiya i fitopatologiya. 2017. V. 51 (6). P. 375—389.
- Tikkanen O.-P., Predtechenskaya O., Ruokolainen A. et al. Recovery of functional groups of fungi and wood-decaying species of conservation concern after variable intensity forest utilization. Eur. J. Forest Research. 2017. V. 136 (5—6). P. 827—837. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1073-0>
- Андерссон Л., Алексеева Н.М., Кузнецова Е.С. (Andersson et al.) Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. СПб., 2009. 258 с.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В., Калиновская Н.И. и др. (Bondartseva et al.) Новые сведения о макромицетах Нижне-Свирского заповедника (Ленинградская область) // Новости систематики низших

- растений. 2015. Т. 49. С. 127—141.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2015.49.127>
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В., Лосицкая В.М.* (Bondartseva et al.) Афилофороидные и гетеробазидиальные макромикеты Ленинградской области // Н.Б. Балашова, А.А. Заварзин (отв. ред.) Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1999. С. 141—173.
- Бондарцева М.А., Крутов В.И., Лосицкая В.М.* (Bondartseva et al.) Афилофоровые грибы сосновых древостоев промышленной зоны г. Костомукши // Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 224—232.
- Громцев А.Н.* (Gromtsev) Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 238 с.
- Громцев А.Н., Белкин В.В., Данилов П.И. и др.* (Gromtsev et al.) Особенности и экологическая оценка природных комплексов центральной части Западно-Карельской возвышенности // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 56—75.
- Косолапов Д.А.* (Kosolapov) Афилофороидные грибы окрестностей кордона Шежим-Дикост (Печоро-Ильчский заповедник) // Труды Печоро-Ильчского заповедника. 2005. Вып. 14. Сыктывкар. С. 89—94.
- Коткова В.М.* (Kotkova) Афилофоровые грибы планируемого национального парка “Тулос” и его окрестностей (Республика Карелия) // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 115—127.
- Коткова В.М.* (Kotkova) Афилофоровые грибы (Basidiomycota) планируемой ООПТ “Хаапалампи — Северное Приладожье” (Республика Карелия) // Новости систематики низших растений. 2019. Т. 53. № 2. С. 291—306.
- Коткова В.М., Бондарцева М.А.* (Kotkova, Bondartseva) К микобиоте Муезерского района Республики Карелия // Новости систематики низших растений. 2006. Т. 40. С. 135—143.
- Кравченко А.В., Гнатюк Е.П., Кузнецов О.Л.* (Kravchenko et al.) Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 76 с.
- Красная книга Республики Карелия (Red data book). Белгород: Константа, 2020. 448 с.
- Крутов В.И., Шубин В.И., Предтеченская О.О. и др.* (Krutov et al.) Грибы и насекомые — консорты лесообразующих древесных пород Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 216 с.
- Предтеченская О.О.* (Predtechenskaya) Агарикоидные макромикеты Зеленого пояса Фенноскандии // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 147—158.
- Предтеченская О.О.* (Predtechenskaya) Агарикоидные макромикеты заповедника “Костомукшский” // Труды Государственного природного заповедника “Костомукшский”. Вып. 1. 30-летние научные исследования в заповеднике “Костомукшский”. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 20—24.
- Руоколайнен А.В.* (Ruokolainen) Афилофороидные грибы // В.А. Ефимов, А.Н. Давыдов (отв. ред.) Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. Архангельск: УрО РАН, 2006. С. 57—75.
- Руоколайнен А.В.* (Ruokolainen) Афилофороидные грибы ГПЗ “Костомукшский” // Труды Государственного природного заповедника “Костомукшский”. Вып. 1. 30-летние научные исследования в заповеднике “Костомукшский”. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 25—32.
- Руоколайнен А.В.* (Ruokolainen) Афилофороидные грибы планируемой ООПТ “Среднее течение реки Шуя” // Труды КарНЦ РАН, 2023. № 1. С. 125—133.
- Руоколайнен А.В., Коткова В.М.* (Ruokolainen, Kotkova) Афилофоровые грибы национального парка “Калевальский” и его окрестностей // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. Петрозаводск, 2014. С. 88—94.
- Руоколайнен А.В., Коткова В.М.* (Ruokolainen, Kotkova) Афилофоровые грибы (Basidiomycota) островов северной части Ладожского озера (Республика Карелия) // Труды КарНЦ РАН, 2019. № 8. С. 17—29.
- Руоколайнен А.В., Коткова В.М.* (Ruokolainen, Kotkova) Новые и редкие для Республики Карелия виды афилофоровых грибов (Basidiomycota) // Труды КарНЦ РАН, 2016. № 3. С. 90—96.
- Руоколайнен А.В., Предтеченская О.О.* (Ruokolainen, Predtechenskaya) Грибы // Природный комплекс горы Воттоваара: особенности, современное состояние, сохранение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 81—87.
- Руоколайнен А.В., Предтеченская О.О.* (Ruokolainen, Predtechenskaya) Дополнение к микобиоте ГПЗ “Кижский” (Республика Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 5. С. 54—62.
- Руоколайнен А.В., Ширяев А.Г.* (Ruokolainen, Shiryayev) Новые сведения об афилофоровых грибах (Basidiomycota) окрестностей города Кемь (Республика Карелия) // Труды КарНЦ РАН, 2020. № 8. С. 65—80.
- Спирин В.А.* (Spirin) Афилофоровые грибы Нижегородской области: видовой состав и особенности экологии. Дисс. ... канд. биол. наук. Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН. Санкт-Петербург, 2003. 274 с.
- Химич Ю.Р., Змитрович И.В., Руоколайнен А.В.* (Khimich et al.) Афилофороидные грибы заповедника “Пасвик” (Мурманская область) // Микология и фитопатология 2015. Т. 49. № 4. С. 234—241.
- Ширяев А.Г., Ставищенко И.В.* (Shiryayev, Stavishenko) Новые данные об афилофороидных грибах Висимского заповедника (Свердловская область) // Микология и фитопатология 2008. Т. 42. № 2. С. 152—166.

Mycobiota of the Planned Protected Area Nyuk Lake (Republic of Karelia, Russia)

O.O. Predtechenskaya^{a,#} and A.V. Ruokolainen^{a,##}

^a Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

[#]e-mail: opredt@krc.karelia.ru

^{##}e-mail: annaruo@krc.karelia.ru

The article reports the results of macrofungi surveys in the planned protected area Lake Nyuk (pPA), situated in the north-west of the Republic of Karelia. The forests there are primarily north-boreal pine stands with pine trees aged 170—250 years at maximum. As of now, records from the pPA include 183 species of 114 genera of aphyllorphoid and agaricoid fungi. The annotation for each species specifies their habitats and occurrence. Seven species are reported for the biogeographical province Karelia pomorica occidentalis for the first time; of which two species, *Hydnellum gracilipes* and *Tubulicrinis medius*, are first records for the Republic of Karelia. The territory was found to harbor nine fungal species (*Anthoporia albobrunnea*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Flavidoporia mellita*, *Gloeophyllum protractum*, *Resinoporia crassa*, *Rhodonina placenta*, *Sidera lenis*, *Skeletocutis sajanensis*, *S. stellae*) red-listed in the Republic of Karelia (2020). Locations of 13 indicator species and 16 specialist species of biologically valuable forests are known within the pPA. The findings are validated by the herbarium specimens stored at the Karelian Research Centre RAS Herbarium (PTZ) and Botanical Museum of the University of Helsinki (H). The rationale for establishing a nature conservation area in the territory is provided.

Keywords: agaricoid fungi, aphyllorphoid fungi, biodiversity, Northwest Russia, pristine taiga, rare species

УДК 579.22 + 544.478.42

ВЛИЯНИЕ СУБМИКРОННЫХ ЧАСТИЦ ОКСИДОВ МЕТАЛЛОВ НА ПРОДУКЦИЮ ПЕРОКСИДА ВОДОРОДА И АКТИВНОСТЬ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ *ASPERGILLUS NIGER* И *PENICILLIUM CHRYSOGENUM*

© 2024 г. Н. А. Аникина^{1,*}, Р. В. Барышков^{1,**}, А. Ю. Шишкин^{1,***},
О. Н. Смирнова^{1,****}, В. Ф. Смирнов^{1,*****}

¹ Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 603022

Нижний Новгород, Россия

*e-mail: undinaf@gmail.com

**e-mail: romanbariskov1000@mail.ru

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

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

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

Поступила в редакцию 18.11.2023 г.

После доработки 15.12.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Исследовано действие субмикронных частиц оксидов тяжелых металлов WO_3 , $CsTeMoO_6$ и $RbTe_{1.5}W_{0.5}O_6$, обладающих фотокаталитической активностью, на содержание пероксида водорода и активность экстрацеллюлярных оксидоредуктаз (каталазы, пероксидазы) в среде культивирования грибов *Aspergillus niger* и *Penicillium chrysogenum*. Введение в среду культивирования исследуемых соединений снижало содержание H_2O_2 для обоих видов. Отмечено неоднозначное действие исследуемых соединений на активность экстрацеллюлярных каталазы и пероксидазы. В большинстве случаев данные соединения вызывали повышение активности исследуемых энзимов как в условиях действия света, так и в темноте. Достоверное снижение активности показано только для экзокаталазы обоих грибов под действием WO_3 и под действием $CsTeMoO_6$ у *P. chrysogenum*.

Ключевые слова: активность экзокаталазы и экзопероксидазы, биоцидная активность, микромицеты, оксиды тяжелых металлов, пероксид водорода

DOI: 10.31857/S0026364824020055, **EDN:** vpaueg

ВВЕДЕНИЕ

Многие промышленные материалы подвергаются биодegradации под воздействием различных микроорганизмов. Одним из основных агентов биодеструкции промышленных материалов являются мицелиальные грибы. В силу разнообразия их метаболических путей, лабильности ферментных систем эта группа живых организмов способна вызывать биодegradацию как природных, так и синтетических полимеров. Наиболее эффективной и распространенной формой защиты от биоповреждений является применение биоцидов. В качестве биоцидов сейчас широко используются вещества на основе оксидов металлов. Особый интерес вызывают мелкодисперсные нано- и субмикронные частицы оксидов металлов. Они способны подавлять жизнедеятельность различных микроорганизмов и используются в медицине, ветеринарии, сельском хозяйстве, а также для защиты промышленных материалов

от биоповреждений (He et al., 2011; Gunatillake et al., 2018; Veltri et al., 2019; Meleshko et al., 2020; Marin-Flores et al., 2021; Nevezhina, Fadeeva, 2021). Многие из этих соединений обладают фотокаталитической активностью, т.е. под действием света они способны образовывать активные формы кислорода (АФК) (Thabet et al., 2014; Sirelkhathim et al., 2015; Liu et al., 2020; Valenzuela et al., 2020; Riduan, Zhang, 2021). Весьма перспективным направлением является использование данных соединений для создания антимикробных полимерных композиций. Биоцидная активность фотокаталитически активных оксидов металлов зависит от множества факторов. Например, более мелкие частицы этих веществ показывают более сильную антимикробную активность. Большое влияние на это также оказывают их концентрация, форма и волновой спектр, а также виды металлов, входящих в состав оксида. Также имеют значение интенсивность излучения, специфика и особенности

биологического объекта, например, вида или штамма микробиота (Yamamoto, 2001; Kutawa et al., 2021).

Одним из недостатков, ограничивающих применение оксидов металлов в качестве антимикробных агентов, является то, что они проявляют фотокаталитическую активность в области УФ-излучения (Kathirvelu et al., 2009; Bhanvase et al., 2017). Весьма перспективным является поиск новых оксидов, проявляющих фотокаталитическую активность (т.е. обладающих антимикробным эффектом) в условиях видимого света. В этом плане в НИИ Химии ННГУ разработаны сложные оксиды на основе W, Rb и Cs, фотокаталитический эффект которых проявляется в условиях видимого света. У этих соединений показана антимикробная активность по отношению к бактериям и мицелиальным грибам в темноте и на свету, причем на свету антимикробный эффект возрастал (Smirnov et al., 2022). В настоящее время работ по изучению механизмов ингибирующего действия (как на свету, так и в темноте) исследуемых соединений на метаболизм микроорганизмов немного. Отсутствие знаний о механизмах действия данных соединений на метаболизм микробиот-биодеструкторов сдерживает их эффективное и целенаправленное применение в качестве средств защиты промышленных материалов от биоповреждений в плане создания различных промышленных композиций, обладающих антимикробной активностью.

Известно, что процесс биоповреждений и биоразрушений промышленных материалов происходит под воздействием экзометаболитов, выделяемых микробиотами. Важную роль в процессах биодegradации играют грибные экстрацеллюлярные оксидоредуктазы (каталаза, пероксидаза), а также активные формы кислорода, в частности пероксид водорода (Veignie et al., 2004). Ранее нами исследовалась активность внеклеточных (секретируемых) оксидоредуктаз (каталазы, пероксидазы) у штамма *Aspergillus niger* van Tieghem VKMF-1119 при действии низкочастотного импульсного магнитного поля и низкоинтенсивного лазерного излучения. Было показано разнонаправленное действие этих факторов на активность данных ферментов (действие излучения могло как стимулировать, так и ингибировать активность вышеуказанных ферментов) (Makarov et al., 2019).

Целью настоящей работы являлось изучение влияния субмикронных частиц новых сложных оксидов металлов различного химического состава на ряд экзооксидоредуктаз (каталазы и пероксидазы) и на содержание пероксида водорода в среде культивирования грибов-биодеструкторов промышленных материалов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследований использовали оксид вольфрама (V) (WO_3) со средним размером частиц 670 нм, сложные оксиды $CsTeMoO_6$ со средним диам. частиц 670 нм и $RbTe_{1.5}W_{0.5}O_6$ со средним диам. частиц 736 нм. В качестве образца мелкодисперсного оксида вольфрама WO_3 был использован химически чистый реактив, который предварительно перетирали в агатовой ступке в этиловом спирте. Соединения $CsTeMoO_6$ и $RbTe_{1.5}W_{0.5}O_6$ были синтезированы в НИИ химии ННГУ им. Н.И. Лобачевского и описаны ранее (Fukina et al., 2021, 2022a, 2022b).

В качестве тест-культур микроорганизмов использовали штаммы мицелиальных грибов, полученные из Всероссийской коллекции микроорганизмов (ИБФМ РАН, Пушкино): *A. niger* van Tieghem VKM F-1119 и *Penicillium chrysogenum* Thom VKM F-245. Данные штаммы широко используются в различных стандартных испытаниях по оценке устойчивости промышленных материалов и изделий к действию микроскопических грибов (Smirnov et al., 2018; Ivanushkina et al., 2023). Штамм *Aspergillus niger* van Tieghem VKM F-1119 был выделен в Австралии с радиотехнического изделия в процессе его биоповреждения; штамм *Penicillium chrysogenum* Thom VKM F-245 выделен в Федеральном государственном унитарном предприятии “Государственный научный центр по антибиотикам” (ФГУП ГНЦА), Россия. Данные грибы являются хорошими продуцентами оксидоредуктаз и широко используются в различных биохимических экспериментах (Makarov et al., 2019).

В качестве источника света использовали светодиодный прожектор JAZZWAY PFL-C3 мощностью 50 Вт. Поверхностная плотность потока излучения светодиодного прожектора, воздействующая на поверхность образцов соединений, составляла 524 Вт/м². Значительную часть в спектральном составе данного прожектора составляет излучение в области видимого спектра, что является хорошей моделью естественных условий.

Культивирование микроскопических грибов проводили на жидкой полной питательной среде Чапека — Докса следующего состава (г/л): $NaNO_3$ —2.0, KH_2PO_4 —0.74, K_2HPO_4 —0.3, KCl —0.5, $MgSO_4 \times 7H_2O$ —0.5, $FeSO_4 \times 7H_2O$ —0.01, сахароза—30.0. Выращенный на жидкой питательной среде мицелий грибов отфильтровывали, взвешивали и помещали в колбы с 50 мл новой жидкой питательной средой Чапека — Докса. В исследовании было представлено три варианта эксперимента: контрольная группа (культивирование грибов в среде, не содержащей исследуемые оксиды металлов) и две опытные группы (культивирование грибов в среде, содержащей исследуемые оксиды металлов, в темноте и под воздействием света).

В опытные группы добавлялись субмикронные частицы оксида металла в концентрации 2 мг/мл. Культивирование проводилось в течение 7 сут на шейкерах при температуре $25 \pm 2^\circ\text{C}$, скорость — 120 об./мин. Затем отбирали равные аликвоты (10 мл) культуральной жидкости из каждой колбы и центрифугировали со скоростью 10 300g в течение 20 мин. Надосадочную жидкость использовали для определения активности экзокаталазы и экзопероксидазы, а также количества образовавшегося пероксида водорода.

Определение содержания суммы гидроперекисей проводили на основе методики Gay, Gebicki (2000) с изменениями. К 1 мл культуральной жидкости приливали 200 мкл 0.25 М H_2SO_4 , 200 мкл 1 мМ ксиленового оранжевого, 200 мкл 1 мМ соли Мора, 400 мкл 0.5 М сорбитола. В контрольном р-ре культуральную жидкость заменяли на жидкую питательную среду Чапека — Докса. Контрольную и опытные пробирки выдерживали в темноте в течение 30 мин и измеряли оптическую плотность на спектрофотометре UV-mini 1240 “Shimadzu” (Япония) при длине волны 560 нм против оптического контроля.

Активность ферментов определяли спектрофотометрически на приборе UV-mini 1240 “Shimadzu” (Япония): каталазную — по убыли H_2O_2 при $\lambda = 240$ нм (Li, Schellhorn, 2007), пероксидазную — по окислению п-фенилендиамина при $\lambda = 535$ нм в присутствии H_2O_2 (Nagaraja et al., 2009). За единицу активности (ед.) ферментов принимали изменение оптической плотности реакционной смеси за 1 мин в пересчете на 1 мг белка. Содержание белка в культуральной среде определяли методом Лоури — Фолина (Dawson et al., 1991).

Все результаты, полученные не менее чем в трех независимых экспериментах и не менее чем в трех — пяти повторностях, обрабатывали с помощью программ Statistica 11.0 и Microsoft Excel 2007. Оценку достоверности различий средних значений проводили по критерию Стьюдента для уровня вероятности не менее 95%. На рисунках приведены средние значения всех опытов со стандартными ошибками (Kobzar, 2006).

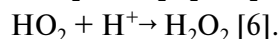
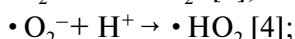
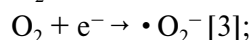
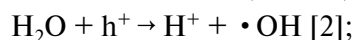
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось нами выше, определенная роль в процессе биodeградации грибами промышленных материалов принадлежит пероксиду водорода. Выделяемый почвенными микромицетами H_2O_2 участвует в трансформации различных химических соединений, образующийся в результате разложения пероксида водорода кислород способен также окислять различные природные и синтетические субстраты. Кроме этого пероксид водорода может являться субстратом для ряда экзооксидоредуктаз,

участвующих в биодеструкции различных промышленных материалов. Известно, что многие микроорганизмы, в том числе и грибы, используют H_2O_2 в процессах конкуренции и антагонизма (Marinho et al., 2014; Zhang et al., 2019; Vilchis-Landeros et al., 2020).

Используемые нами методы позволяют определять суммарное содержание образующихся гидроперекисей в среде. Исходя из того, что основная их масса представлена пероксидом водорода, в целом, на наш взгляд, при обсуждении полученных результатов будет обоснованно говорить именно об этом соединении.

Согласно литературным данным, H_2O_2 может образовываться в водной среде под воздействием исследуемых соединений в результате их фотокаталитической активности (Smirnov et al., 2022):



Известно, что супероксид-анион радикал является основным предшественником пероксида водорода, образующегося в воде под действием света, или в результате его дисмутации, или в результате взаимодействия с протонами, образующимися при диссоциации воды в процессе ее фотолиза (уравнения 2, 5, 6). Аналогичные реакции образования пероксида водорода происходят и в клетках живых организмов (Andrés et al., 2022).

На первом этапе исследований представляло интерес определить содержание H_2O_2 в среде культивирования без грибов в присутствии исследуемых соединений. Как уже отмечалось выше, фотокаталитическая активность оксидов металлов, в т.ч. исследуемых нами соединений, связана с образованием АФК (супероксид-анион радикала, гидроперекисного радикала, пероксида водорода). Согласно литературным данным, количество АФК и их вид зависит от природы металла и ширины его запрещенной зоны. В данном эксперименте мы обнаружили H_2O_2 только в случае воздействия света на CsTeMoO_6 . Что касается содержания пероксида водорода в воде, то известно, что оно зависит от многих факторов и варьирует в широких пределах. Отсутствие пероксида водорода в среде, содержащей $\text{RbTe}_{1.5}\text{W}_{0.5}\text{O}_6$ и WO_3 , может быть связано с рядом причин: недостаточная чувствительность используемой методики определения пероксида водорода, что не позволяет определить малые

концентрации данного соединения; известно, что в зависимости от природы металла в сложных оксидах в ряде случаев супероксидный анион радикал может не образовываться в процессе воздействия света, и в таком случае продукция H_2O_2 невозможна (Fukina et al., 2022a).

Далее нами было изучено влияние частиц оксидов тяжелых металлов в условиях света и темноты на содержание гидроперекисей в среде при культивировании грибов *Aspergillus niger* и *Penicillium chrysogenum* (рис. 1, 2).

Показано, что данные грибы способны выделять во внешнюю среду пероксид водорода, причем *P. chrysogenum* в большей степени по сравнению с *Aspergillus niger*. Известно, что грибы могут синтезировать эндогенные и экзогенные формы пероксида водорода, используя для этого различные ферменты. В частности, внутри клетки работают эндоферменты, такие как супероксиддисмутаза, глюкозооксидаза и некоторые другие. При этом образующийся H_2O_2 может выделяться в окружающую среду. Образование внеклеточного пероксида водорода может катализироваться некоторыми экзоферментами, в частности, с помощью внеклеточных изоформ глюкозооксидазы (Hernández-Ortega et al., 2012; Daou, Faulds, 2017; Dzambi, Mangoyi, 2020; Martínez-Ruiz et al., 2022).

При добавлении в среду культивирования грибов *A. niger* и *Penicillium chrysogenum* изучаемых оксидов тяжелых металлов содержание пероксида водорода

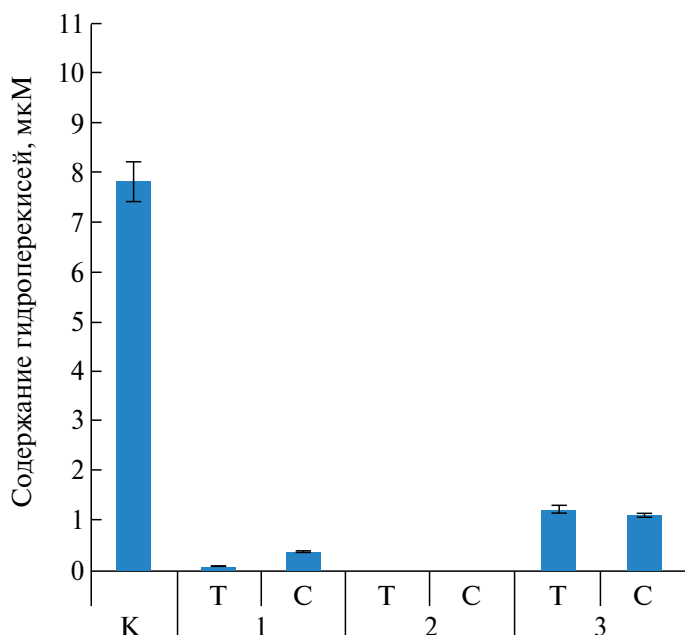


Рис. 1. Содержание гидроперекисей в среде культивирования *Aspergillus niger* (К) и при внесении в нее субмикронных частиц оксидов металлов WO_3 (1), $RbTe_{1.5}W_{0.5}O_6$ (2), $CsTeMoO_6$ (3) в условиях воздействия света (С) и в условиях темноты (Т).

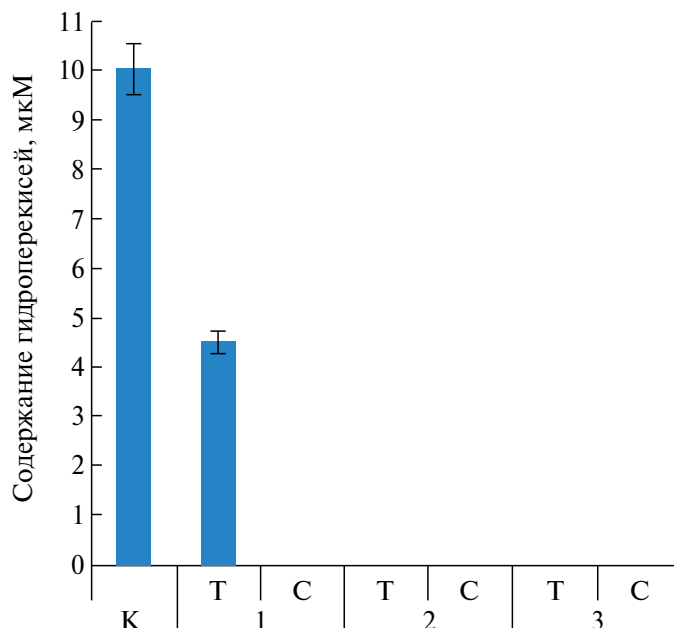


Рис. 2. Содержание гидроперекисей в среде культивирования *Penicillium chrysogenum* (К) и при внесении в нее субмикронных частиц оксидов металлов WO_3 (1), $RbTe_{1.5}W_{0.5}O_6$ (2), $CsTeMoO_6$ (3) в условиях воздействия света (С) и в условиях темноты (Т).

в культуральных жидкостях значительно снижалось по сравнению с контролем. При этом в условиях действия света на WO_3 содержание H_2O_2 в культуральной среде *Aspergillus niger* было больше, нежели в темноте, что может быть связано с продукцией пероксида водорода оксидом вольфрама в процессе фотокатализа, а в случае *Penicillium chrysogenum* содержание H_2O_2 было больше в условиях темноты, что может говорить о более стойком к воздействию данного оксида процессе синтеза пероксида водорода указанного гриба в темноте.

Установлено, что при введении $RbTe_{1.5}W_{0.5}O_6$ продукция пероксида водорода полностью блокировалась как в темноте, так и на свету у обоих видов грибов.

Соединение $CsTeMoO_6$ оказало меньший эффект, чем другие вещества в случае *Aspergillus niger*, на что указывает примерно одинаковое по сравнению с WO_3 количество пероксида водорода в среде культивирования как на свету, так и в темноте. Тот же оксид при сохранении своего пероксид-образующего эффекта в чистой среде оказал значительно больший ингибирующий эффект как в условиях темноты, так и света на продукцию внеклеточного пероксида водорода у *Penicillium chrysogenum*, что говорит о более слабой устойчивости систем, нужных для нормального протекания всех процессов, способствующих синтезу этим грибом внеклеточного H_2O_2 . В основе указанных выше ингибирующих эффектов могут лежать как световые механизмы, так и темновые. В настоящее

время темновой механизм ингибирующего действия нано- и субмикронных частиц оксидов металлов на метаболизм микроорганизмов связывают с тем, что эти вещества разрушают мембраны, легко проникают в микробную клетку и связываются с SH-группами в активных центрах ряда ферментов, вызывая инактивацию последних. В результате нарушается проницаемость мембран и дыхание живых организмов (Zakharova, Gusev, 2019). Ингибирующие механизмы данных частиц под воздействием света обусловлены синтезом АФК, которые могут негативно влиять на клеточную мембрану, обеспечивающую транспорт как самого пероксида водорода, так и экзоферментов, необходимых для его продукции снаружи клетки, а также нарушение поступления и выведения различных органических и неорганических веществ. Кроме того, АФК могут негативно влиять и на сами экзо- и эндоферменты, взаимодействуя с их активными центрами, а также изменяя пространственную структуру ферментов. Более того, АФК могут негативно влиять на генетический аппарат клетки, нарушая процессы экспрессии различных белков, а также различных РНК (Sirelkhatim et al., 2015).

Далее нами было исследовано влияние оксидов тяжелых металлов на активность внеклеточных (секретируемых) ферментов (каталазы и пероксидазы) у грибов *Aspergillus niger* и *Penicillium chrysogenum* (рис. 3—6). На рис. 3 и 4 показано, что активность экзокаталазы *Aspergillus niger* значительно возросла по сравнению с контролем при добавлении CsTeMoO₆, причем на свету эта активность больше, чем в темноте. Однако введение этого же оксида в среду культивирования *Penicillium chrysogenum* полностью блокировало активность данного фермента в случае с указанным грибом.

Также было обнаружено, что при введении WO₃ активность каталазы снижалась у обоих видов грибов

только под действием света, тогда как в условиях темноты она практически не изменялась. Соединение RbTe_{1.5}W_{0.5}O₆ не оказывало никакого воздействия на активность экзокаталазы *Aspergillus niger* как в условиях действия света, так и в темноте. В то же время активность данного фермента у *Penicillium chrysogenum* при введении данного оксида повышалась в темноте и не изменялась при действии света.

На рис. 5 и 6 продемонстрировано влияние субмикронных частиц оксидов металлов на активность экзопероксидазы *Aspergillus niger* и *Penicillium chrysogenum*.

Показано, что соединение CsTeMoO₆, как и в случае экзокаталазы, увеличивало активность экзопероксидазы *Aspergillus niger*. Обнаружено, что активность экзопероксидазы *Penicillium chrysogenum* также существенно увеличивалась, хотя в случае экзокаталазы наблюдался ингибирующий эффект. Отмечено, что под воздействием света активность экзопероксидазы обоих видов увеличивалась в большей степени по сравнению с темновыми условиями.

Соединения WO₃ и RbTe_{1.5}W_{0.5}O₆ так же изменяли активность данного фермента у *Aspergillus niger* и *Penicillium chrysogenum*, но в меньшей степени.

Неоднозначность действия исследуемых материалов на содержание пероксида водорода в среде культивирования может быть связана как с различным химическим строением оксидов металлов, так и с физиолого-биохимическими особенностями исследуемых культур микромицетов. Следует также заметить, что изменение активности экзоферментов может быть связано с рядом причин: действием соединений на структуру и активный центр исследуемых ферментов, воздействием оксидов тяжелых металлов на механизмы синтеза фермента в клетках грибов *de novo*, транспортом эндооксидоредуктаз из клетки в среду

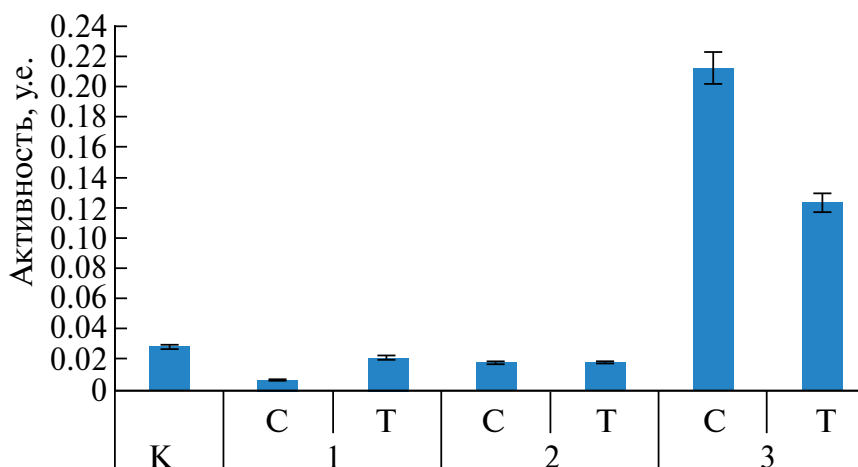


Рис. 3. Активность внеклеточной каталазы в культуральной жидкости *Aspergillus niger* (К) и при внесении в нее субмикронных частиц оксидов металлов WO₃ (1), RbTe_{1.5}W_{0.5}O₆ (2), CsTeMoO₆ (3) в условиях воздействия света (С) и в условиях темноты (Т).

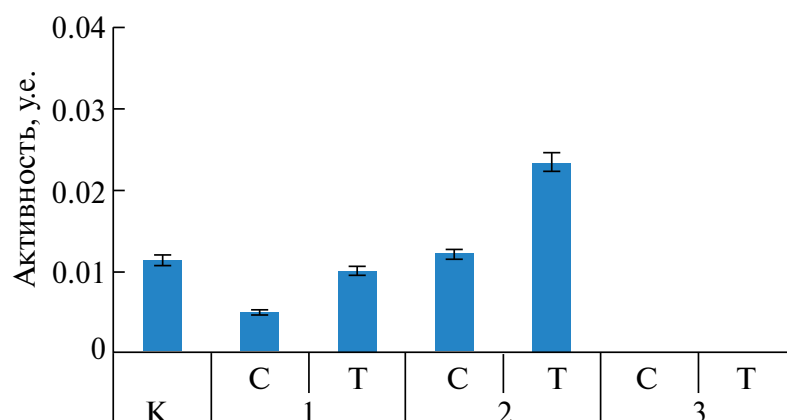


Рис. 4. Активность внеклеточной каталазы в культуральной жидкости *Penicillium chrysogenum* (K) и при внесении в нее субмикронных частиц оксидов металлов WO_3 (1), $\text{RbTe}_{1.5}\text{W}_{0.5}\text{O}_6$ (2), CsTeMoO_6 (3) в условиях воздействия света (C) и в условиях темноты (T).

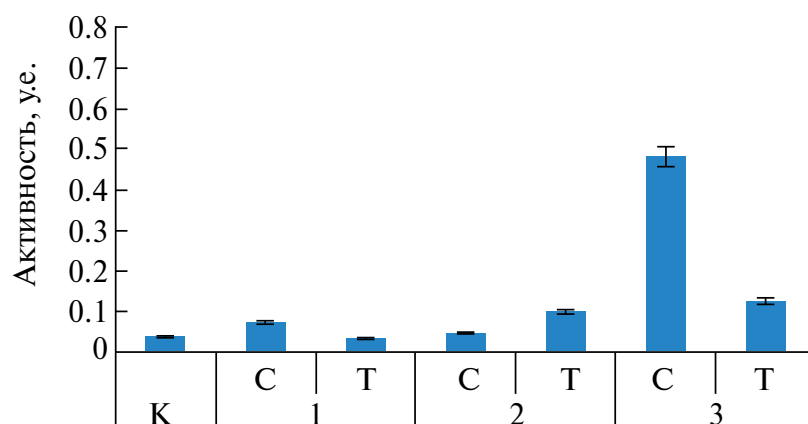


Рис. 5. Активность внеклеточной пероксидазы в культуральной жидкости *Aspergillus niger* (K) и при внесении в нее субмикронных частиц оксидов металлов WO_3 (1), $\text{RbTe}_{1.5}\text{W}_{0.5}\text{O}_6$ (2), CsTeMoO_6 (3) в условиях воздействия света (C) и в условиях темноты (T).

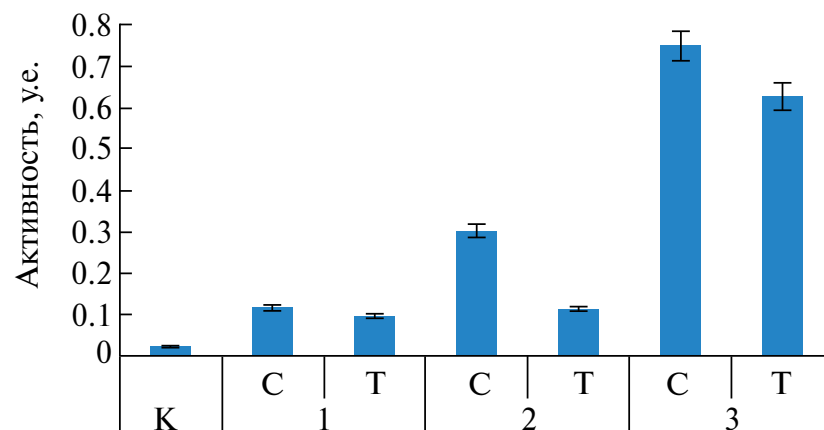


Рис. 6. Активность внеклеточной пероксидазы в культуральной жидкости *Penicillium chrysogenum* (K) и при внесении в нее субмикронных частиц оксидов металлов WO_3 (1), $\text{RbTe}_{1.5}\text{W}_{0.5}\text{O}_6$ (2), CsTeMoO_6 (3) в условиях воздействия света (C) и в условиях темноты (T).

культивирования. Детальное выяснение конкретных механизмов требует дополнительных исследований.

Таким образом, анализ полученных результатов показал, что исследуемые соединения WO_3 , $\text{RbTe}_{1.5}\text{W}_{0.5}\text{O}_6$ и CsTeMoO_6 в разной степени способны снижать содержание пероксида водорода в среде

культивирования как в условиях действия света, так и в темноте для обоих штаммов грибов. Превалирующий эффект снижения содержания пероксида водорода в среде культивирования в условиях воздействия света по сравнению с темнотой наблюдался только в случае WO_3 для *P. chrysogenum*. Достоверное

снижение активности экзокатализатора наблюдалось под действием WO_3 для обоих грибов и под действием CsTeMoO_6 у *P. chrysogenum*. Было отмечено, что внесение в среду культивирования исследуемых препаратов в большинстве случаев вызывало увеличение активности экстрацеллюлярной пероксидазы у обоих видов грибов.

Возможность использования данных соединений в качестве средств защиты промышленных материалов от биоповреждений, вызываемых микромицетами, основанная на ингибировании экзометаболитов, участвующих в процессе биодеструкции, на наш взгляд, требует дифференцированного подхода.

В основе этого подхода должны лежать знания о возможных механизмах процесса биодegradации того или иного материала (роль конкретных экзометаболитов грибов, участвующих в начальных стадиях биоразрушения). Следует обратить внимание, что факт увеличения активности грибных экзооксидоредуктаз под воздействием оксидов тяжелых металлов может быть использован в биотехнологических процессах, связанных с наличием высокой активности исследуемых энзимов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (базовая часть Госзадания, проект FSWR-2023-0024) с использованием оборудования ЦКП “Новые материалы и ресурсосберегающие технологии” (ННГУ им. Н.И. Лобачевского).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andrés C.M.C., Pérez de la Lastra J.M., Juan C.A. et al. Chemistry of hydrogen peroxide formation and elimination in mammalian cells, and its role in various pathologies. *Stresses*. 2022. V. 2. P. 256—274. <https://doi.org/10.3390/stresses2030019>
- Bhanvase B.A., Shende T.P., Sonawane S.H. A review on grapheme- TiO_2 and doped grapheme- TiO_2 nanocomposite photocatalyst for water and wastewater treatment. *Environmental Technol. Reviews*. 2017. V. 6. P. 1—14. <https://doi.org/10.1080/21622515.2016.1264489>
- Daou M., Faulds C.B. Glyoxal oxidases: their nature and properties. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2017. V. 33 (5). P. 87. <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2254-1>
- Dawson P., Eliot W., John K. Reference biochemist. Mir, Moscow, 1991. (In Russ.)
- Dzambi I., Mangoyi R. The effects of *Psidium guajava* leaf extract on the production of cellulases and glucose oxidases by *Aspergillus niger*. *GSC Advanced Res. Revs.* 2020. V. 5. P. 118—122. <https://doi.org/10.30574/gscarr.2020.5.2.0109>
- Fukina D.G., Koryagin A.V., Koroleva A.V. et al. Photocatalytic properties of β -pyrochlore $\text{RbTe}_{1.5}\text{W}_{0.5}\text{O}_6$ under visible-light irradiation. *J. Solid State Chem.* 2021. V. 300. P. 122235. <https://doi.org/10.1016/j.jssc.2021.122235>
- Fukina D.G., Koryagin A.V., Koroleva A.V. et al. The role of surface and electronic structure features of the CsTeMoO_6 β -pyrochlore compound during the photooxidation dyes process. *J. Solid State Chem.* 2022a. V. 308. Art. 122235. <https://doi.org/10.1016/j.jssc.2022.122939>
- Fukina D.G., Koryagin A.V., Volkova N.S. et al. Features of the electronic structure and photocatalytic properties under visible light irradiation for $\text{RbTe}_{1.5}\text{W}_{0.5}\text{O}_6$ with β -pyrochlore structure. *Solid State Sci.* V. 126. 2022b. Art. 106858. <https://doi.org/10.1016/j.solidstatesciences.2022.106858>
- Gay C., Gebicki J.M. A critical evaluation of the effect of sorbitol on the ferric-xylenol orange hydroperoxide assay. *Anal Biochem.* 2000. V. 284 (2). P. 217—220. <https://doi.org/10.1006/abio.2000.4696>. PMID: 10964403
- Gunatillake P.A., Dandeniyage L.S., Adhikari R. et al. Advancements in the development of biostable polyurethanes. *Polymer Revs.* 2018. V. 59. P. 391—417. <https://doi.org/10.1080/15583724.2018.1493694>
- He L., Liu Y., Mustapha A. et al. Antifungal activity of zinc oxide nanoparticles against *Botrytis cinerea* and *Penicillium expansum*. *Microbiol. Res.* 2011. V. 166 (3). P. 207—215. <http://dx.doi.org/10.1016/j.micres.2010.03.003>
- Hernández-Ortega A., Ferreira P., Martínez A.T. Fungal aryl-alcohol oxidase: a peroxide-producing flavoenzyme involved in lignin degradation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2012. V. 93. P. 1395—1410. <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3836-8>
- Ivanushkina N., Aleksanyan K., Rogovina S. et al. The use of mycelial fungi to test the fungal resistance of polymeric materials. *Microorganisms*. 2023. V. 11 (2). P. 251. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11020251>
- Kathirvelu S., D'Souza L., Dhurai B. UV protection finishing of textiles using ZnO nanoparticles. *Indian Journal of Fibre and Textile Research*. 2009. V. 34. P. 267—273.
- Kobzar A.I. Applied mathematical statistics. Fizmatlit, Moscow, 2006. (In Russ.)
- Kutawa A.B., Ahmad K., Ali A. et al. Trends in nanotechnology and its potentialities to control plant pathogenic fungi: a review. *Biology*. 2021. V. 10 (9). Art. 881. <https://doi.org/10.3390/biology10090881>
- Li Y., Schellhorn H.E. Rapid kinetic microassay for catalase activity. *J. Biomol. Tech.* 2007. V. 18. P. 185—187.
- Liu Y., Huang J., Feng X. et al. Thermal-sprayed photocatalytic coatings for biocidal applications: a review. *J. Therm. Spray Tech.* 2021. N 30. P. 1—24. <https://doi.org/10.1007/s11666-020-01118-2>
- Makarov I.O., Klyuev D.A., Smirnov V.F. et al. Effect of low-frequency pulsed magnetic field and low-level laser radiation on oxidoreductase activity and growth of fungi — active destructors of polymer materials.

- Microbiology. 2019. P. 72—78.
<https://doi.org/10.1134/s0026261719010053>
- Marin-Flores C.A., Rodríguez-Nava O., García-Hernández M. et al. Free-radical scavenging activity properties of ZnO sub-micron particles: size effect and kinetics. J. Materials Research and Technol. 2021. V. 13. P. 1665—1675.
<https://doi.org/10.1016/j.jmrt.2021.05.050>
- Marinho H.S., Real C., Cyrne L. et al. Hydrogen peroxide sensing, signaling and regulation of transcription factors. Redox Biol. 2014. V. 2. P. 535—562.
<https://doi.org/10.1016/j.redox.2014.02.006>
- Martínez-Ruiz A., Tovar-Castro L., Aguilar C. et al. Sucrose hydrolysis in a continuous packed-bed reactor with auto-immobilise *Aspergillus niger* biocatalyst obtained by solid-state fermentation. Appl. Biochem. Biotechnol. 2022. V. 194. P. 1327—1329.
<https://doi.org/10.1007/s12010-021-03737-z>
- Meleshko A.A., Afinogenova A.G., Afinogenov G.E. et al. Antibacterial inorganic agents: efficiency of using multicomponent systems. Infektsiya i immunitet. 2020. V. 10 (4). P. 639—654. (In Russ.)
<http://dx.doi.org/10.15789/2220-7619-AIA-1512>
- Nagaraja P., Shivakumar A., Shrestha A.K. Development and evaluation of kinetic spectrophotometric assays for horseradish peroxidase by catalytic coupling of paraphenylenediamine and mequinol. Anal. Sci. 2009. V. 25. P. 1243—1248.
<https://doi.org/10.2116/analsci.25.1243>
- Nevezhina A.V., Fadeeva T.V. Prospects for the creation of antimicrobial preparations based on copper and copper oxides nanoparticles. Acta Biomedica Scientifica. 2021. V. 6. P. 37—50. (In Russ.)
<https://doi.org/10.29413/ABS.2021-6.6-2.5>
- Riduan S.N., Zhang Y. Recent advances of zinc-based antimicrobial materials. Chem. Asian J. 2021. V.16 (18). P. 2588—2595.
<https://doi.org/10.1002/asia.202100656>
- Sirelkhatim A., Mahmud S., Seeni A. et al. Review on zinc oxide nanoparticles: antibacterial activity and toxicity mechanism. Nano-Micro Lett. 2015. V. 7. P. 219—242.
<https://doi.org/10.1007/s40820-015-0040-x>
- Smirnov V.F., Glagoleva A.A., Mochalova A.E. et al. The influence of factors of a biological and physical nature on the biodegradation and physicochemical properties of composites based on polyvinyl chloride and natural polymers. Int. Polymer Sci. Technol. 2018. N 45. V. 6. P. 283—288.
<https://doi.org/10.1177/0307174X1804500608>
- Smirnov V.F., Smirnova O.N., Shishkin A.Y. et al. Effect of light on the antifungal activity of submicron particles based on tungsten oxide. Nanotechnol. Russia. 2022. V. 17. P. 444—456.
<https://doi.org/10.1134/S263516762203017X>
- Thabet S., Simonet F., Lemaire M. et al. Impact of photocatalysis on fungal cells: depiction of cellular and molecular effects on *Saccharomyces cerevisiae*. Appl. Environ. Microbiol. 2014. V. 80 (24). P. 7527—7535.
<https://doi.org/10.1128/AEM.02416-14>
- Valenzuela L., Iglesias-Juez A., Bachiller-Baeza B. et al. Biocide mechanism of highly efficient and stable antimicrobial surfaces based on zinc oxide-reduced graphene oxide photocatalytic coatings. J. Mater. Chem. B. 2020. V. 8. P. 8294—8304.
<https://doi.org/10.1039/D0TB01428A>
- Veignie E., Rafin C., Woisel P. et al. Preliminary evidence of the role of hydrogen peroxide in the degradation of benzo[a]pyrene by a non-white rot fungus *Fusarium solani*. Environ. Pollut. 2004. V. 129 (1). P. 1—4.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2003.11.007>
- Veltri S., Palermo A.N., De Filpo G. et al. Subsurface treatment of TiO₂ nanoparticles for limestone: prolonged surface photocatalytic biocidal activities. Building and Environment. 2019. V. 149. P. 655—661.
<https://doi.org/10.1016/j.buildenv.2018.10.038>
- Vilchis-Landeros M.M., Matuz-Mares D., Vázquez-Meza H. Regulation of metabolic processes by hydrogen peroxide generated by NADPH oxidases. Processes. 2020. V. 8 (11). P. 1424.
<https://doi.org/10.3390/pr8111424>
- Yamamoto O. Influence of particle size on the antibacterial activity of zinc oxide. Int. J. Inorg. Mater. 2001. V. 3 (7). P. 643—646.
[https://doi.org/10.1016/S1466-6049\(01\)00197-0](https://doi.org/10.1016/S1466-6049(01)00197-0)
- Zakharova O.V., Gusev A.A. Photocatalytically active zinc oxide and titanium dioxide nanoparticles in clonal micropropagation of plants: prospects. Nanotechnologies in Russia. 2019. V. 14. P. 311—324.
<https://doi.org/10.1134/S1995078019040141>
- Zhang J., Miao Y., Rahimi M.J. et al. Guttation capsules containing hydrogen peroxide: an evolutionarily conserved NADPH oxidase gains a role in wars between related fungi. Environ. microbiol. 2019. V. 21 (8). P. 2644—2658.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.14575>
- Досон Р., Эллиот Д., Джонс К. (Dawson et al.) Справочник биохимика. М.: Мир, 1991. 464 с.
- Кобзарь А.И. (Kobzar) Прикладная математическая статистика. М.: Физматлит, 2006. 816 с.
- Мелешко А.А., Афиногенова А.Г., Афиногенов Г.Е. и др. (Meleshko et al.) Антибактериальные неорганические агенты: эффективность использования многокомпонентных систем // Инфекция и иммунитет. 2020. Т. 10. № 4. С. 639—654.
- Невежина А.В., Фадеева Т.В. (Nevezina, Fadeeva) Перспективы создания антимикробных препаратов на основе наночастиц меди и оксидов меди // Acta Biomedica Scientifica. 2021. Т. 6. С. 37—50.

The Effects of Submicron Particles of Metal Oxides on the Production of Hydrogen Peroxide and the Activity of Oxidative Enzymes of *Aspergillus niger* and *Penicillium chrysogenum*

N.A. Anikina^{a,#}, R.V. Baryshkov^{a,##}, A. Yu. Shishkin^{a,###}, O.N. Smirnova^{a,####},
and V.F. Smirnov^{a,#####}

^a Lobachevsky Nizhegorod State University, Nizhny Novgorod, Russia

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

^{##}e-mail: romanbariskov1000@mail.ru

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

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

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

The submicron particles effect of heavy metal oxides WO₃, CsTeMoO₆ и RbTe_{1.5}W_{0.5}O₆ with photocatalytic activity on the content of hydrogen peroxide and the activity of extracellular oxidoreductases (catalase, peroxidase) in the cultivation medium of the *Aspergillus niger* and *Penicillium chrysogenum* fungi was studied. Addition of the studied compounds to the cultivation medium reduced the H₂O₂ content for both fungi. An ambiguous effect of the studied compounds on the activity of extracellular catalase and peroxidase was noted. In most cases, these compounds caused an increase in the activity of the studied enzymes both under light and in the dark. A significant decrease in activity was shown only for exocatalases of both fungi under the influence of WO₃ and under the influence of CsTeMoO₆ in *P. chrysogenum*.

Keywords: biocidal activity, exocatalase and exoperoxidase activity, fungi, heavy metal oxides, hydrogen peroxide

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 582.282+582.288+577.29

РЕДКИЕ ВИДЫ ФОМОИДНЫХ ГРИБОВ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С СОЕЙ

© 2024 г. М. М. Гомжина^{1,*}, Е. Л. Гасич^{1,**}

¹ Всероссийский НИИ защиты растений, 196608 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: gomzhina91@mail.ru

**e-mail: elena_gasich@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2023 г.

После доработки 16.12.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Аскохитоз сои — широко распространенное заболевание, которое вызывают несколько близкородственных видов фомоидных грибов, и которое нередко приводит к ощутимым потерям урожая. Из числа представителей этой большой и таксономически гетерогенной группы наиболее традиционными представителями микобиоты сои являются виды родов *Boeremia* и *Didymella*. Надежную идентификацию видов фомоидных грибов можно осуществлять, только анализируя совокупность молекулярно-филогенетических, микроморфологических и культуральных признаков. В результате многолетнего фитосанитарного мониторинга посевов сои, нами были собраны листья с симптомами аскохитоза, из которых в чистую культуру было выделено более 100 изолятов фомоидных грибов. Большинство из них в результате филогенетического анализа были идентифицированы как виды *Boeremia* и *Didymella*. Восемь изолятов были определены как представители других родов, предположительно относящиеся к редким видам. Целью работы была идентификация этих изолятов и оценка их патогенности. Мультилокусный филогенетический анализ, основанный на последовательностях ITS-локуса и участков, ответственных за синтез β -тубулина и второй большой субъединицы фермента РНК-полимеразы II позволил отнести эти изоляты к четырем видам — *Neosascochyta graminicola*, *Remotididymella capsici*, *Stagonosporopsis heliopsisidis* и *S. stuijvenbergii*. Все эти грибы были впервые выявлены на таком растении-хозяине, как соя. Виды *Neosascochyta graminicola* и *Stagonosporopsis stuijvenbergii* были впервые выявлены на территории России в Рязанской и Амурской областях соответственно. В результате оценки патогенности изолятов этих грибов в отношении сои было установлено, что таким свойством они не обладают, по всей вероятности, развиваются сапротрофно или эндофитно в листьях сои. Помимо детальных филогенетических данных, рукопись сопровождается подробным описанием культуральных и микроморфологических признаков всех видов, а также оценкой патогенных свойств.

Ключевые слова: аскохитоз сои, молекулярная филогения, патогенность, *Didymellaceae*, *Neosascochyta*, *Phoma*, *Remotididymella*, *Stagonosporopsis*

DOI: 10.31857/S0026364824020062, **EDN:** vozrsf

ВВЕДЕНИЕ

Соя — перспективная культура, активно возделываемая в России. Расширение посевов и увеличение доли сои в севооборотах способствует накоплению инфекционного потенциала фитопатогенных микроорганизмов. Аскохитоз сои — широко распространенное заболевание, которое вызывают несколько близкородственных видов фомоидных грибов, приводящих к развитию на сое сходных симптомов.

Фомоидные грибы — крупная, таксономически гетерогенная, полифилетическая группа морфологически сходных аскомицетов. Ранее большинство представителей этой группы объединяли в несколько

крупных морфологически сходных родов, в основном *Phoma* Sacc., а также в *Ascochyta* Lib., *Diaporthe* Fuckel, *Mycosphaerella* Johanson, *Paraphoma* Morgan-Jones et J.F. White, *Phyllosticta* Pers., *Stagonospora* (Sacc.) Sacc. и др. (также понимаемых широко). Теперь фомоидные грибы делят на более чем 60 родов, относящихся к 20 семействам (Aveskamp et al., 2008, 2009, 2010; Boerema et al., 2004; Chen et al., 2015, 2017; Hou et al., 2020a, b; Rai et al., 2022; Gomzhina, Gannibal, 2017). Многие роды и виды фомоидных грибов являются фитопатогенами, приводящими к существенным потерям урожая (Deb et al., 2020; Hou et al., 2020a, 2020b; Rai et al., 2021; Zhao et al., 2021).

Одним из ключевых элементов для понимания того, как возникают и распространяются болезни растений и как с ними можно бороться, является выявление и корректная идентификация их возбудителей. Известно, что оценку биоразнообразия и надежную идентификацию видов фомоидных грибов в настоящее время осуществляют только с применением полифазного подхода в рамках консолидированной концепции вида (Consolidated species concept, CSC) (Crous et al., 2015), анализирующей в совокупности набор морфологических и молекулярно-генетических признаков. Таксономически информативными локусами ДНК, используемыми для реконструкции филогении в этой группе грибов, являются ITS-локус, участки генов, ответственные за синтез β -тубулина (*tub2*) и второй большой субъединицы фермента РНК-полимеразы II (*rpb2*).

Среди фомоидных грибов пятнистость листьев сои могут вызывать *Boeremia exigua* (Desm.) Aveskamp, Gruyter et Verkley и виды рода *Didymella* Sacc., в частности, *Didymella glomerata* (Corda) Qian Chen et L. Cai, *D. pinodella* (L.K. Jones) Qian Chen et L. Cai, *D. pomorum* (Thüm.) Qian Chen et L. Cai, и др. (Kövcics et al., 2014; Deb et al., 2020; Hou et al., 2020a). Все эти виды являются сапротрофами и могут развиваться в почве, на растительных остатках, в воде, на широком круге других растений, включая культивируемые бобовые. На сое они могут быть патогенами, сапротрофами и эндофитами.

На текущий момент информация о фомоидных грибах, распространенных на территории России, является фрагментарной. Существуют отдельные работы, посвященные микобиоте конкретных растений-хозяев или биоразнообразию отдельных родов фомоидных грибов (Gomzhina et al., 2020a, 2020b, 2022; Gomzhina, Gasich, 2022; Nekrasov et al., 2022).

Исследования биоразнообразия фомоидных грибов, ассоциированных с соей, в рамках консолидированной концепции видов находятся на начальной стадии. Существует большое количество отечественных публикаций, посвященных изучению микобиоты сои, возделываемой на территории России (Abramov, 1931, 1938; Bondartseva-Monteverde, Vasilevskiy, 1940; Nikitina, 1962; Gunina, 1967; Nelen, 1977; Muravieva, 1977; Zhukovskaya, 1979; Naumova, 1988; Zaostrovnykh et al., 2018). Идентификация видов фомоидных микромикетов в опубликованных работах проводилась традиционными методами по морфологическим признакам спороносных структур. Очевидно, что данные, приведенные в этих работах, утратили свою актуальность.

Целью настоящего исследования являлась идентификация изолятов фомоидных грибов, выделенных из

сои, собранной на территории нескольких регионов России, по молекулярно-генетическим, микроморфологическим и культуральным признакам и оценка их патогенности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал. В результате фитосанитарного мониторинга посевов сои, проводимого с 2017 г. в основных регионах, где возделывают эту культуру, были собраны листья с симптомами аскохитоза (рис. 1), а также семена пораженных растений. Образцы листьев хранятся в Микологическом гербарии ЛЕР (ВИЗР).

Изоляты. Растительный материал поверхностно стерилизовали 5%-м р-ром гипохлорита натрия. Затем фрагменты листьев раскладывали на агаризованную картофельно-сахарозную питательную среду (КСА) (Samson et al., 2000) с добавлением смеси антибиотиков (ампициллин, стрептомицин, пенициллин, HyClone, Austria) и 0.4 мкл/л раствора Triton X-100 (Panreac, Spain). Чашки Петри инкубировали при 24 °С в темноте. Отсев выросших грибов проводили на 7–10-е сут, из каждой культуры гриба получали монопикнидальные изоляты. Всего было выделено 100 изолятов фомоидных грибов. Большая часть изолятов в результате мультилокусного секвенирования (данные не представлены) были идентифицированы как широко распространенные виды родов *Boeremia* и *Didymella* — традиционные представители микобиоты листьев сои. Восемь изолятов, отличающихся от большинства, было выбрано для исследования (табл. 1). Все изоляты хранятся в коллекции чистых культур микромикетов лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР (MF).

Выделение ДНК, ПЦР и секвенирование. Мицелий для экстракции ДНК был собран с поверхности 14-суточных чистых культур, выращенных на КСА при 24 °С. ДНК выделяли согласно стандартному методу СТАВ/хлороформ (Doyle, Doyle, 1990).

Для всех изолятов были определены нуклеотидные последовательности ITS-локусов рДНК и участки генов, *tub2* и *rpb2*. Амплификацию локусов ДНК проводили с соответствующими парами праймеров: ITS-локус — ITS1/ITS4 (White et al., 1990), *tub2* — β tub2Fw/ β tub4Rd (Aveskamp et al., 2009), *rpb2* — fRPB2—5F2 (Sung et al., 2007)/fRPB2—7cR (Liu et al., 1999). Финальный объем ПЦР смеси 25 мкл, включая dNTPs (200 μ M), прямой и обратный праймеры (0.5 μ M каждый), *Taq* ДНК полимеразу (5 ед./мкл), 10 $\times$ ПЦР буфер с ионами Mg^{2+} и NH_4^+ , и 1–10 нг totalной геномной ДНК. Условия проведения ПЦР были следующие: преденатурация 95 °С, 5 мин.; затем 35 циклов, состоящие из денатурации 92 °С, 50 с; отжиг праймеров 55 °С, 40 с, (ITS1/ITS4), 52 °С, 40 с (β tub2Fw/ β tub4Rd),

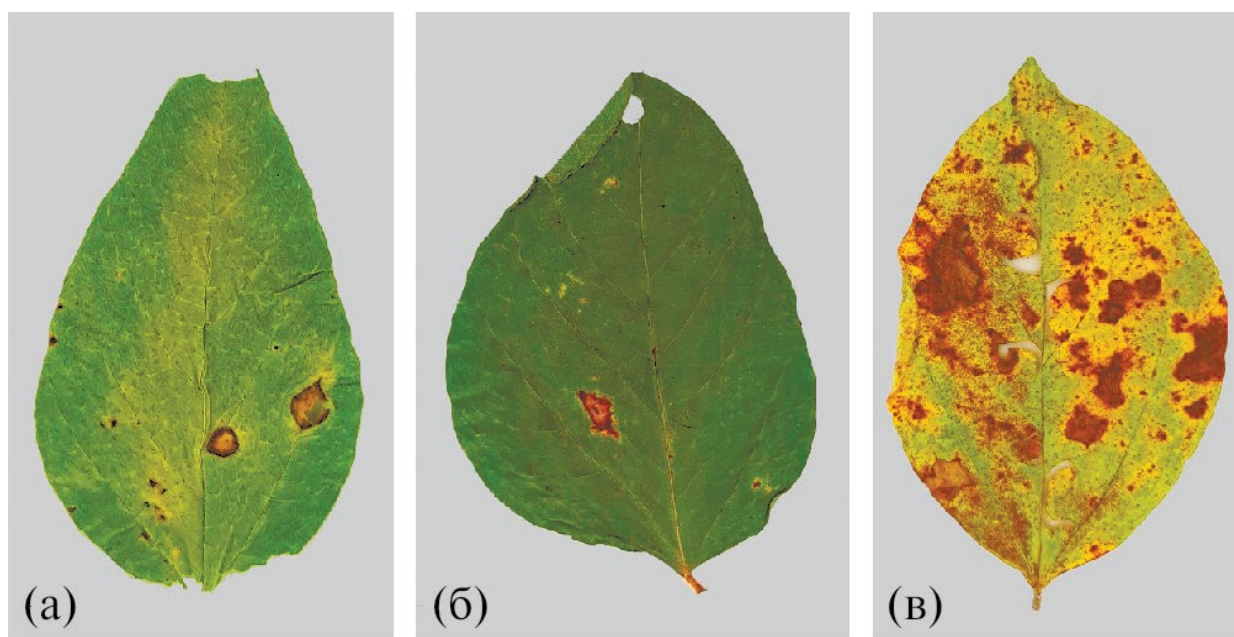


Рис. 1. Листья сои с симптомами аскохитоза, из которых были выделены изученные изоляты: А — Рязанская обл., выделен *Neosascochyta graminicola* MF 1.42, 2020 г. (LEP 123703); Б — Амурская обл., выделен *Remotididymella capsici* MF 1.28, 2019 г. (LEP 123702); В — Амурская обл., выделен *Stagonosporopsis stuijvenbergii* MF 1.30, 2019 г. (LEP 123704).

Таблица 1. Исследованные изоляты фомоидных грибов, выделенные из сои

№ штамма	Вид гриба	Сорт	Субстрат	Дата сбора	Место сбора
MF 1.42	<i>Neosascochyta graminicola</i>	—	лист	2020	Рязанская обл.
MF 1.28	<i>Remotididymella capsici</i>	—	лист	26.08.2019	Амурская обл., Константиновский р-н, Золотоножка
MF 21.1	<i>Stagonosporopsis heliopsisidis</i>	Лазурная	лист	5.10.2019	Амурская обл., Тамбовский р-н, Козьмодемьяновка
MF 21.6		Опус	лист	5.09.2019	Амурская обл., Тамбовский р-н, Толстовка
MF 1.2—15		Даурия	семя	2018	Амурская обл., Белогорский р-н, Белогорск
MF 1.25	<i>Stagonosporopsis stuijvenbergii</i>	—	семядоля	2018	Приморский край, Уссурийск, Новоникольск
MF 1.30		—	лист	26.08.2019	Амурская обл., Тамбовский р-н, Новоалександровка
MF 6.1		Нега	семя	2018	Амурская обл., Белогорский р-н

элонгация 72 °С, 75 с; финальная элонгация 5 мин при 72 °С. Участок гена *rpb2* был амплифицирован согласно протоколу с прогрессивным снижением температуры отжига. Все этапы были проведены, как описано выше, но температуру отжига последовательно снижали, начиная с пяти циклов при 60 °С, 40 с, далее пять циклов при 58 °С, 40 с, затем 30 циклов при 54 °С, 40 с.

Для секвенирования, согласно стандартному протоколу (Boyle, Lew, 1995), производили очистку ДНК, полученной после ПЦР. Очищенные фрагменты секвенировали по методу Сэнгера (1977) на секвенаторе ABI Prism 3500 (Applied Biosystems — Hitachi,

Япония) в соответствии с протоколами производителя с использованием набора реактивов с флуоресцентно мечеными дезоксирибонуклеотидтрифосфатами BigDye Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing Kit (ABI, США).

Филогенетический анализ. Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью программы ClustalX 1.8 (Thompson et al., 1997), после чего при необходимости выравнивание корректировали вручную.

Филогенетические деревья были построены согласно трем алгоритмам. Метод максимального правдоподобия (maximum likelihood — ML) был применен

с использованием программного обеспечения IQ-tree (Minh et al., 2020). Оптимальная модель нуклеотидных замен была определена согласно Байесовскому информационному критерию (BIC) в программе IQ-tree. Принцип максимальной экономии (maximum parsimony — MP) — в программном обеспечении Molecular Evolutionary Genetics Analysis версии 10 (MEGA X; Kumar et al., 2018). Анализ последовательностей методом Байесовской статистики был проведен с использованием программы Mr. Bayes v. 3.2.1., интегрированной в платформу Armadillo v. 1.1 (Lord et al., 2012). Надежность топологии дендрограмм, построенных разными методами, была оценена с помощью бутстреп-анализа с 1000 повторностей. В качестве референсных были использованы полученные из базы данных GenBank последовательности ITS локуса рДНК, участков генов *tub2*, *rpb2* всех видов на настоящий момент описанных для родов *Neosascochyta* Qian Chen et L. Cai, *Remotididymella* Valenz.-Lopez, Crous, Cano, Guarro et Stchigel и *Stagonosporopsis* Died. (табл. 2). В качестве внешней группы были взяты последовательности штамма *Pyrenochaetopsis kuksensis* Špetík, Eichmeier et Berraf-Tebbal.

Морфология. Для оценки культуральных признаков изоляты выращивали на трех агаризованных питательных средах, традиционно используемых для изучения фомоидных грибов, а именно на КСА, овсяной (ОА) и солодовой (МЕА) (Voerema et al., 2004). Изоляты культивировали в течение 14 сут при 24 °С. Первые семь сут в темноте, следующие семь — при переменном облучении ближним УФ в режиме день/ночь (12/12 ч). Диаметр колоний измеряли как на седьмые, так и на 14-е сут роста. Описание колоний осуществляли на 14-е сут. Микроморфологические признаки спороносных структур оценивали на 14-е сут на ОА. Наблюдения и измерения по 100 конидий и по 50 пикнид для каждого изолята были осуществлены на стереомикроскопе Olympus SZX16 (Olympus, Токуо, Japan) и на микроскопе Olympus BX53. Микрофотографии были получены с камеры PROKYON (Jenoptik, Jena, Germany) с дифференциальным интерференционным контрастом Номарского.

Патогенность. Изучение патогенности изолятов в отношении сои осуществляли путем искусственного заражения отрезков листьев в лабораторных условиях. Для инокуляции использовали восприимчивый к листовым пятнистостям сорт сои Селекта 201 (ООО “Компания Соевый Комплекс”). Поверхностно стерилизованные 0.1%-м р-ром нитрата серебра семена помещали в чашки Петри на увлажненную водой фильтровальную бумагу и инкубировали в термостате при 24 °С, проросшие семена высевали в сосуды с почвой (по 2 шт. на 250 мл сосуд). Растения выращивали на светоустановке при переменном освещении

люминесцентными лампами (12 ч день/12 ч ночь) до стадии двух тройчатых листьев. Инокулировали отрезки листочков первого тройчатого листа.

В качестве инокулята использовали мицелиальную суспензию, полученную при культивировании изолятов на жидкой соевой среде (KH_2PO_4 — 2 г; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 1 г; MgSO_4 — 1 г; глюкоза — 20 г; соевая мука — 10 г; вода — 1 л; 50 мл среды на 250 мл колбу) в течение четырех суток на качалке (200 об./мин). Мицелий отделяли от культуральной жидкости, отжимали и измельчали, концентрацию мицелия доводили до 50 мг/мл.

Отрезки листьев растений раскладывали в чашки Петри на увлажненную стерильной водой фильтровальную бумагу. В центр листового отрезка помещали каплю (10 мкл) мицелиальной суспензии. Инокулом наносили на абаксиальную или адаксиальную поверхности листовых отрезков, интактные или надколотые в центре иглой. Чашки инкубировали на лабораторном столе при естественном освещении. Диаметр некрозов измеряли на 7, 14 и 21-е сут.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Филогенетический анализ

Филогенетический анализ, основанный на нуклеотидных последовательностях трех филогенетически информативных локусов ДНК (ITS, *rpb2* и *tub2*), включал 82 штамма. Выборка объединяла все исследованные российские изоляты (8) а также типовые или репрезентативные штаммы, представляющие на настоящий момент все виды, принятые в родах *Neosascochyta* (17), *Remotididymella* (10) и *Stagonosporopsis* (34). Данные об общей длине матриц для каждого изолята, длине каждого локуса в отдельности, числе переменных сайтов и оптимальных моделях нуклеотидных замен суммированы в табл. 3.

Топология филограмм, построенных разными методами на основании последовательностей каждого локуса в отдельности, совпадали с топологией комбинированной филограммы (рис. 2).

Изолят MF 1.42 на мультилокусном филогенетическом древе формировал кладу с тремя репрезентативными штаммами *Neosascochyta graminicola* (Punith.) Qian Chen et L. Cai CBS102789, CBS301.69 и CBS586.79. Три изолята MF 1.28, MF 21.1, MF 21.6 формировали кладу вместе с типовым штаммом *Remotididymella capsici* (Bond.-Mont.) L.W. Hou, L. Cai et Crous CBS679.77. Четыре изолята *Stagonosporopsis* на комбинированной филограмме входили в состав двух клад. Одну составляли два изолята MF 1.2—15 и MF 1.25 и репрезентативный штамм *Stagonosporopsis heliopsisidis* (H.C. Greene) Aveskamp, Gruyter et Verkley CBS109182, вторую — MF 1.30, MF 6.1 и типовой

Таблица 2. Номера доступа (GenBank) нуклеотидных последовательностей штаммов фомоидных грибов, включенных в исследование

Вид	Номер штамма, статус	Номера доступа (GenBank)		
		ITS	<i>rpb2</i>	<i>tub2</i>
<i>Allophoma tropica</i>	CBS436.75; DSM 63365, T	GU237864	KT389556	GU237663
<i>Boeremia exigua</i>	CBS431.74; PD74/2447, T	FJ427001	KT389569	FJ427112
<i>Chaetasbolisia erysiphoides</i>	CBS148.94, T	GU237785	MT018061	GU237522
<i>Heterophoma sylvatica</i>	CBS874.97; PD93/764, T	GU237907	MT018052	GU237662
<i>Macroaschochyta grandis</i>	CBS100409, T	GU237712	MT018063	GU237593
<i>Neoaschochyta argentina</i>	CBS112524, T	KT389524	MT018302	KT389822
<i>N. cylindrispora</i>	UTHSC: DI16—352; FMR13845	LT592962	LT593101	LT593031
<i>N. dactylidis</i>	MFLU19—2859, T	MT185527	—	—
<i>N. desmazieri</i>	CBS297.69, T	KT389508	KT389644	KT389806
<i>N. euorpaea</i>	CBS820.84, T	KT389511	KT389646	KT389809
<i>N. exitialis</i>	CBS389.86	KT389515	KT389648	KT389813
<i>N. fuci</i>	CMG 47; MUM19.41, T	MN053014	—	MN066618
<i>N. fusiformis</i>	CBS876.72, T	KT389527	MT018303	KT389825
<i>N. graminicola</i>	CBS102789; ICMP 14103, R	KT389518	KT389649	KT389816
“ “	CBS301.69, R	KT389519	KT389650	KT389817
“ “	CBS586.79, R	KT389521	MN983637	KT389819
“ “	MF 1.42	OR452316	OR460084	OR464020
<i>N. humicola</i>	CBS127323, T	MN973628	MT018316	MT005740
<i>N. longispora</i>	CBS113420, T	MN973629	MT018317	MT005741
<i>N. mortariensis</i>	CBS516.81, T	KT389525	KT389653	KT389823
<i>N. paspali</i>	CBS560.81; PD92/1569, T	FJ427048	KP330426	FJ427158
<i>N. rosicola</i>	MFLUCC15—0048, T	MG828921	MG829258	—
<i>N. soli</i>	CGMCC3.18365; LC8165, T	KY742121	MT018306	KY742363
<i>N. tardicrescens</i>	CBS689.97, T	KT389526	KT389654	KT389824
<i>N. triticicola</i>	CBS544.74, T	GU237887	KT389652	GU237488
<i>Pseudopezronella eucalypti</i>	CPC27678; CBS142522, T	KY979755	KY979848	KY979921
<i>Pyrenochaetopsis kuksensis</i>	CBS146534; MEND-F57, T	MT371092	MT372656	MT372662
<i>Remotididymella ageratinae</i>	YMF1.6173; CGMCC3.19991, T	MN864294	MN871530	MN871533
<i>R. anemophila</i>	YMF1.6171; CGMCC3.19990, T	MN864293	MN871529	MN871532
<i>R. anthropophila</i>	CBS142462; UTHSC: DI16—278; FMR13770, T	LT592936	LT593075	LT593005
<i>R. bauhiniae</i>	MFLUCC17—2281, T	MK347737	MK434914	MK412884
<i>R. brunnea</i>	CBS993.95, T	MN973476	MT018064	MT005576
<i>R. capsici</i>	CBS679.77; LEV 11926b	MN973478	MT018066	MT005578
“ “	MF 1.28	OR452317	OR460085	OR464021
“ “	MF 21.1	OR452318	OR460086	OR464022
“ “	MF 21.6	OR452319	OR460087	OR464023
<i>R. destructiva</i>	CBS378.73, T	GU237849	LT623258	GU237601
<i>R. fici-microcarpae</i>	ZHKU22—0095, T	NR_185819	OQ343377	OQ336261
<i>R. humicola</i>	CBS120117, T	MN973477	MT018065	MT005577
<i>R. villepreuxpowerae</i>	BRIP 71430a, T	OP903484	OP921970	—
<i>Stagonosporopsis actaeae</i>	CBS106.96; PD94/1318, T	GU237734	KT389672	GU237671

Таблица 2. Окончание

<i>S. ajacis</i>	CBS177.93; PD90/115, T	GU237791	KT389673	GU237673
<i>S. andigena</i>	CBS269.80; PD75/914, R	GU237817	MT018026	GU237675
<i>S. artemisiicola</i>	CBS102636, R	GU237728	KT389674	GU237676
<i>S. astragali</i>	CBS178.25; MUCL 9915, R	GU237792	MT018030	GU237677
<i>S. bomiensis</i>	CGMCC3.18366; LC8167, T	KY742123	KY742189	KY742365
<i>S. caricae</i>	CBS282.76	GU237821	MT018022	GU237682
“ “	CBS248.90	GU237807	MT018023	GU237680
<i>S. centaureae</i>	MFLUCC16—0787, T	KX611240	—	—
<i>S. chrysanthemi</i>	CBS500.63; MUCL 8090, R	GU237871	MT018012	GU237695
<i>S. citrulli</i>	CBS214.65; BBA 9963	MN973454	MT018020	MT005553
<i>S. crystalliniformis</i>	CBS713.85; ATCC76027; PD83/826, T	GU237903	KT389675	GU237683
<i>S. cucumeris</i>	CBS386.65, T	MN973455	MT018021	MT005554
<i>S. cucurbitacearum</i>	CBS109171; PD91/310, R	GU237922	MN983682	GU237685
<i>S. dennisii</i>	CBS631.68; PD68/147, T	GU237899	KT389677	GU237687
<i>S. dorenboschii</i>	CBS426.90; IMI 386093; PD86/551, T	GU237862	KT389678	GU237690
<i>S. helianthi</i>	CBS200.87, T	KT389545	KT389683	KT389848
<i>S. heliopsidis</i>	CBS109182, R	GU237747	KT389679	GU237691
“ “	PD95/6189	GU237924	—	GU237692
“ “	MF 1.25	OR452320	OR460088	OR464024
“ “	MF 1.2—15	OR452321	OR460089	OR464025
<i>S. hortensis</i>	CBS572.85; PD79/269, R	GU237893	KT389681	GU237704
<i>S. inoxydabilis</i>	CBS425.90, T	GU237861	KT389682	GU237693
<i>S. loticola</i>	CBS562.81; PDDCC6884, T	GU237890	KT389684	GU237697
<i>S. lupini</i>	CBS101494; PD98/5247, T	GU237724	KT389685	GU237699
<i>S. nemophilae</i>	CBS715.85; PD74/364, T	MN973460	MT018031	MT005559
<i>S. oculi-hominis</i>	CBS634.92; IMI 193307, T	GU237901	KT389686	GU237701
<i>S. papillata</i>	CGMCC3.18367; LC8169, T	KY742125	KY742191	KY742367
<i>S. pedicularis-striatae</i>	ZHKUCC22—0167, T	OQ275212	OQ343379	OQ336263
<i>S. pini</i>	MFLUCC18—1549, T	MK347800	MK434860	MK412886
<i>S. pogostemonis</i>	ZHKUCC21—0001, T	MZ156571	MZ203135	MZ203132
<i>S. rhizophila</i>	CGMCC3.19852; XDPOP-RS-9, T	MN422101	MN422105	MN422099
<i>S. rudbeckiae</i>	CBS109180; PD79/175, R	GU237745	MT018015	GU237702
<i>S. sambucellae</i>	CBS130003, T	MN973459	MT018029	MT005558
<i>S. stuijvenbergii</i>	CBS144953; JW 132011, T	MN823449	MN824475	MN824623
“ “	MF 1.30	OR452322	OR460090	OR464026
“ “	MF 6.1	OR452323	OR460091	OR464027
<i>S. tanacetii</i>	CBS131484, T	NR_111724	MT018013	JQ897496
<i>S. trachelii</i>	CBS379.91; PD77/675, T	GU237850	KT389687	GU237678
<i>S. valerianellae</i>	CBS329.67; PD66/302, T	GU237832	MT018034	GU237706
<i>S. vannaccii</i>	LFN0148; IMI 507030, T	MK519453	MN534891	MK519454
<i>S. weymaniae</i>	CBS144959; JW 201003, T	MN823453	MN824479	MN824627

Примечание. Типовые и репрезентативные штаммы обозначены буквами Т и R соответственно. Номера доступа нуклеотидных последовательностей исследованных изолятов выделены полужирным. ATCC — American Type Culture Collection, Virginia, USA; BRIP — Plant Pathology Herbarium, Department of Employment, Economic, Development and

Innovation, Queensland, Australia; DSM — Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen GmbH, Braunschweig, Germany; CBS — Westerdijk Fungal Biodiversity Institute, Utrecht, The Netherlands; CGMCC — China General Microbiological Culture Collection Center, Beijing, China; CMG — Culture collection of Micael Gonçalves, housed at Department of Biology, University of Aveiro, Aveiro, Portugal; CPC — Culture collection of Pedro Crous, housed at CBS; FMR — Facultat de Medicina, Universitat Rovira i Virgili, Reus, Spain; JW — Johanna Westerdijk working collection housed at the Westerdijk Fungal Biodiversity Institute, Utrecht, The Netherlands; ICMP — International Collection of Microorganisms from Plants, Auckland, New Zealand; IMI — International Mycological Institute, CABI-Bioscience, Egham, Basingstoke, UK; LC — Personal Culture Collection Lei Cai, State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China; LEV — Plant Health and Diagnostic Station, Auckland, New Zealand; MF — Collection of Pure Cultures of the Laboratory of Mycology and Phytopathology, All-Russian Institute of Plant Protection, VIZR, Saint Petersburg, Russia; MFLU — Herbarium of Mae Fah Luang University, Chiang Rai, Thailand; MFLUCC — Mae Fah Luang University Culture Collection, Chiang Rai, Thailand; MUCL — Mycothèque de l'Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgium; MUM — Culture collection hosted at Center for Biological Engineering of University of Minho, Braga, Portugal; PD — Plant Protection Service, Wageningen, the Netherlands; PDDCC — Plant Diseases Division Culture Collection, Auckland, New Zealand; UTHSC — Fungus Testing Laboratory at the University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas, USA; YMF — Herbarium of the Laboratory for Conservation and Utilization of Bio-Resources, Yunnan University, Kunming, Yunnan, PR China; ZHKUCC — Culture Collection of Zhongkai University of Agriculture and Engineering, China; ZHKU — Herbarium of Zhongkai University of Agriculture and Engineering, China.

Таблица 3. Данные об общей длине матриц, длине каждого локуса в отдельности, числе переменных сайтов и оптимальных моделях нуклеотидных замен, использованных для филогенетического анализа

Параметр	Локус ДНК			
	ITS	<i>rpb2</i>	<i>tub2</i>	ITS + <i>rpb2</i> + <i>tub2</i>
Общая длина	486	600	325	1411
Невариабельные значения	335	309	173	817
Информативные значения	83	255	115	453
Неинформативные значения	68	36	37	141
Оптимальная модель нуклеотидных замен	K2 + G + I	TN93 + G + I	K2 + G	TIM2e + I + G4
Длина МР дерева	326	1674	560	2607
Индекс согласованности	0.4811	0.2776	0.3836	0.3165
Индекс гомоплазии	0.5189	0.7224	0.6164	0.6835
Индекс удержания	0.8819	0.7534	0.7606	0.7687
Перемасштабированный индекс согласованности	0.4242	0.2092	0.2917	0.2433

Примечание. K2 — двухпараметрическая дистанция Кимуры; TN93 — дистанция Тамуры — Нея; TIM — переходная модель.

штамм *S. stuijvenbergii* Hern.-Restr., L.W. Hou, L. Cai et Crous CBS144953.

Морфология

Neosascochyta graminicola MF 1.42, соя, листья, Рязанская обл., 2020 г. (рис. 3). Колонии на КСА 45.0 ± 0.9 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 3, А) и 74.2 ± 3.1 мм после 14 сут (рис. 3, Г). Край неровный, дендритный. Колония равномерно покрыта матом пушистого, слегка хлопьевидного воздушного мицелия, оливково-серого в центре, край золотисто-оливковый, очевидно отличается границей от всей колонии. Реверс в центре темно-серый, по краю двухцветная кайма, состоящая из серо-оливковой и желтовато-серой полос. Колонии на ОА 39.8 ± 1.0 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 3, Б) и 73.0 ± 3.6 мм после 14 сут (рис. 3, Д). Край слегка неровный, хлопьевидный. Колония покрыта необильным хлопьевидным воздушным мицелием темно-серого цвета, субстратный

мицелий серо-зеленый, с краю перламутрово-серый. Реверс сходный, в центре крапчатый. Колонии на MEA 39.5 ± 0.5 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 3, В) и 60.0 ± 4.9 мм после 14 сут (рис. 3, Е). Край сильно неровный, лопастной и дендритный, центр слегка складчатый. Колония равномерно покрыта бархатистым мицелием персиково-коричневого цвета, по периферии бежево-персиковая. Реверс сходный.

На ОА пикниды (рис. 3, Ж, З) немногочисленные, рассеянные по периферии колонии, поверхностные и полупогруженные, одиночные, реже в группах по две, с одним, реже двумя остиолами, иногда с кремовым споровым экссудатом, гладкие, коричневые и светло-коричневые, $118\text{--}322(206 \pm 35) \times 111\text{--}332(217 \pm 36)$ мкм. Стенка пикниды состоит из изодиаметрических клеток, внешние слои пигментированы. Конидиеносцы редуцированы до прозрачных колбовидных конидиогенных клеток (рис. 3, З), формирующихся на внутренних слоях стенки пикниды. Конидии (рис. 3, И) в большинстве бобовидные с двумя полярными гуттулами, редко конидии яйцевидные или гантелевидные

с многочисленными гуттулами, прозрачные, несептированные, $3.55\text{--}6.06(4.82 \pm 0.4) \times 1.58\text{--}2.24(1.94 \pm 0.01)$ мкм.

На ОА многочисленные погруженные практически до самого донца чашки Петри скопления толстостенных меланизированных гиф со вздутиями клетками, а также склероциоподобных структур, из-за чего реверс выглядит крапчатым. На МЕА также формируются меланизированные утолщенные гифы, но их мало и они не погруженные, а в воздушном мицелии.

Remotididymella capsici MF 1.28, соя, листья, Амурская обл., 2019 г. (рис. 4). Колонии на КСА 72.2 ± 0.2 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 4, А), после 14 сут колонии достигают края чашки (рис. 4, Г). Край ровный. Колония равномерно покрыта матом обильного войлочного воздушного мицелия, серебристо-серая в центре, зелено-серая по периферии. Реверс в центре графитно-черный, по периферии темно-серый. Многочисленные плодовые тела равномерно рассеяны по поверхности колонии. Колонии на ОА 67.2 ± 0.5 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 4, Б), после 14 сут колонии достигают края чашки (рис. 4, Д). Край ровный. Колония покрыта обильным войлочным воздушным мицелием агатово-серого цвета, в центре колония практически черная, по периферии зеленовато-серая. Реверс серо-зеленый, в центре крапчатые секторы, по периферии равномерно крапчатый. Колонии на МЕА 49.5 ± 0.9 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 4, В), после 14 сут колонии достигают края чашки (рис. 4, Е). Край неровный, слегка лопастной. В центре колонии мицелий лизирован. Далее колония равномерно покрыта бархатистым мицелием, располагающимся радиальными кругами, разных оттенков персиково-бежевого цвета. Реверс сходный.

На ОА многочисленные плодовые тела (рис. 4, Ж, З), одиночные или собранные в крупные конгломераты, поверхностные. Многочисленные погруженные конгломераты из плодовых тел прямо на донце чашки Петри, из-за чего реверс выглядит крапчатым. Плодовые тела округлые или кувшинообразные, с одним слегка выраженным сосочком, темные, в массе практически черные, размеры сильно варьируют $52\text{--}145(114 \pm 7) \times 77\text{--}153(108 \pm 5)$ мкм. Стенка плодового тела состоит из изодиаметрических клеток, внешние слои пигментированы. Внутри плодового тела в массе веером развиваются многочисленные сумки (рис. 4, З, И), в зрелых сумках формируется по восемь аскоспор. Аскоспоры двуклеточные с многочисленными гуттулами, у перегородки перетянутые (обе части слегка сужаются к основанию), вершины закругленные, самая широкая часть — верхняя в основании сразу после септы (рис. 4, К) $9.78\text{--}17.3(13.47 \pm 0.18) \times 2.88\text{--}4.59(3.76 \pm 0.04)$ мкм.

Stagonosporopsis heliopsisidis MF 1.25, соя, семядоли, Приморский край, Уссурийск, 2018 г. (рис. 5). Колонии на КСА достигают края чашки после седьмых сут роста (рис. 5, А). Край ровный. Колония равномерно покрыта матом обильного войлочного воздушного мицелия от светлого серо-зеленого до оливково-серого, по периферии крапчатая. Реверс графитно-черный. Многочисленные пикниды равномерно рассеяны по колонии и под воздушным мицелием. Колонии на ОА достигают края чашки после седьмых сут роста (рис. 5, Б). Край ровный. Колония покрыта необильным клочковатым войлочным воздушным мицелием серо-пепельного цвета, субстратный мицелий темный серо-оливково-зеленый. Реверс металлическо-серый, по периферии равномерно или секторно-крапчатый. Колонии на МЕА 72.5 ± 1.0 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 5, В), после 14 сут достигают края чашки (рис. 5, Е). Край ровный. Колония слегка складчатая, равномерно покрыта необильным редким бархатистым мицелием, оранжево-коричневая в центре, далее к периферии перламутрово-золотистая. Реверс сходный. На ОА многочисленные пикниды (рис. 5, Ж—И), одиночные или собранные в конгломераты по две-три, поверхностные, погруженные и полупогруженные. Многочисленные погруженные пикниды прямо на донце чашки Петри, из-за чего реверс выглядит крапчатым. Пикниды округлые (рис. 5, И) $61.6\text{--}184.9(149.4 \pm 29.4) \times 57\text{--}218.8(162.6 \pm 36.5)$ мкм или кувшинообразные (рис. 5, З) $119.5\text{--}144.9(133.5 \pm 7.4) \times 76.5\text{--}81.8(78.5 \pm 1.75)$ мкм, с одним небольшим сосочком, темные. Стенка пикниды состоит из изодиаметрических клеток, внешние слои пигментированы. Конидиеносцы редуцированы до прозрачных колбовидных конидиогенных клеток (рис. 5, К), формирующихся на

внутренних слоях стенки пикниды. Конидии (рис. 5, Л) в большинстве бобовидные с двумя полярными гуттулами, прозрачные, несептированные, $3.7\text{--}5.07(4.41 \pm 0.03) \times 1.67\text{--}2.74(2.02 \pm 0.02)$ мкм.

S. stuijvenbergii MF 6.1, соя, семена, Амурская обл., 2018 г. (рис. 6). Колонии на КСА 71.0 ± 0.4 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 6, А), после 14 сут достигают края чашки (рис. 6, Г). Край ровный. Колония равномерно покрыта обильным хлопьевидным воздушным мицелием серо-желтого цвета в центре, далее серовато-желто-оливкового. Реверс черно-коричневый, по периферии светлый оливково-серый, в центре крапчатый. Колонии на ОА 59.8 ± 2.0 мм в диаметре после седьмых сут роста (рис. 6, Б), после 14 сут достигают края чашки (рис. 6, Д). Край ровный. Колония покрыта редким воздушным мицелием серебристо-серого цвета, субстратный мицелий практически черный в центре, по периферии желтовато-серо-оливковый. Реверс графитно-серый, по периферии коричнево-зеленый, крапчатый. Многочисленные пикниды равномерно рассеяны по поверхности колонии, на пикнидах крупные капли светло-серого экссудата. Колонии на МЕА 62.0 ± 0.9 мм в диам. после седьмых сут роста (рис. 6, В), после 14 сут достигают края чашки (рис. 6, Е). Край ровный. Колония равномерно покрыта бархатистым мицелием серебристо-серого цвета. Реверс коричнево-оранжевый.

На ОА многочисленные пикниды (рис. 6, Е, Ж), одиночные или собранные в конгломераты по двое-трое, с обильным спорным экссудатом светло-кремового цвета. Большая часть пикнид поверхностные, полупогруженные и редко погруженные. Многочисленные погруженные пикниды прямо на донце чашки Петри, из-за чего реверс выглядит крапчатым. Пикниды округлые (рис. 6, З) $137.8\text{--}250.8(192 \pm 12.6) \times 142.5\text{--}283.6(195.3 \pm 12.7)$ мкм, с одним или двумя сосочками, светло-коричневые. Стенка пикниды состоит из изодиаметрических клеток, внешние слои пигментированы. Конидиеносцы редуцированы до прозрачных колбовидных конидиогенных клеток, формирующихся на внутренних слоях стенки пикниды. Конидии (рис. 6, И) в большинстве бобовидные или эллипсоидные, с двумя полярными гуттулами, прозрачные, несептированные, $3.39\text{--}5.5(4.27 \pm 0.04) \times 1.52\text{--}2.38(1.87 \pm 0.02)$ мкм, отдельные конидии очевидно крупнее остальных $5.82\text{--}8.24(6.97 \pm 0.23) \times 1.64\text{--}2.46(2.01 \pm 0.09)$ мкм.

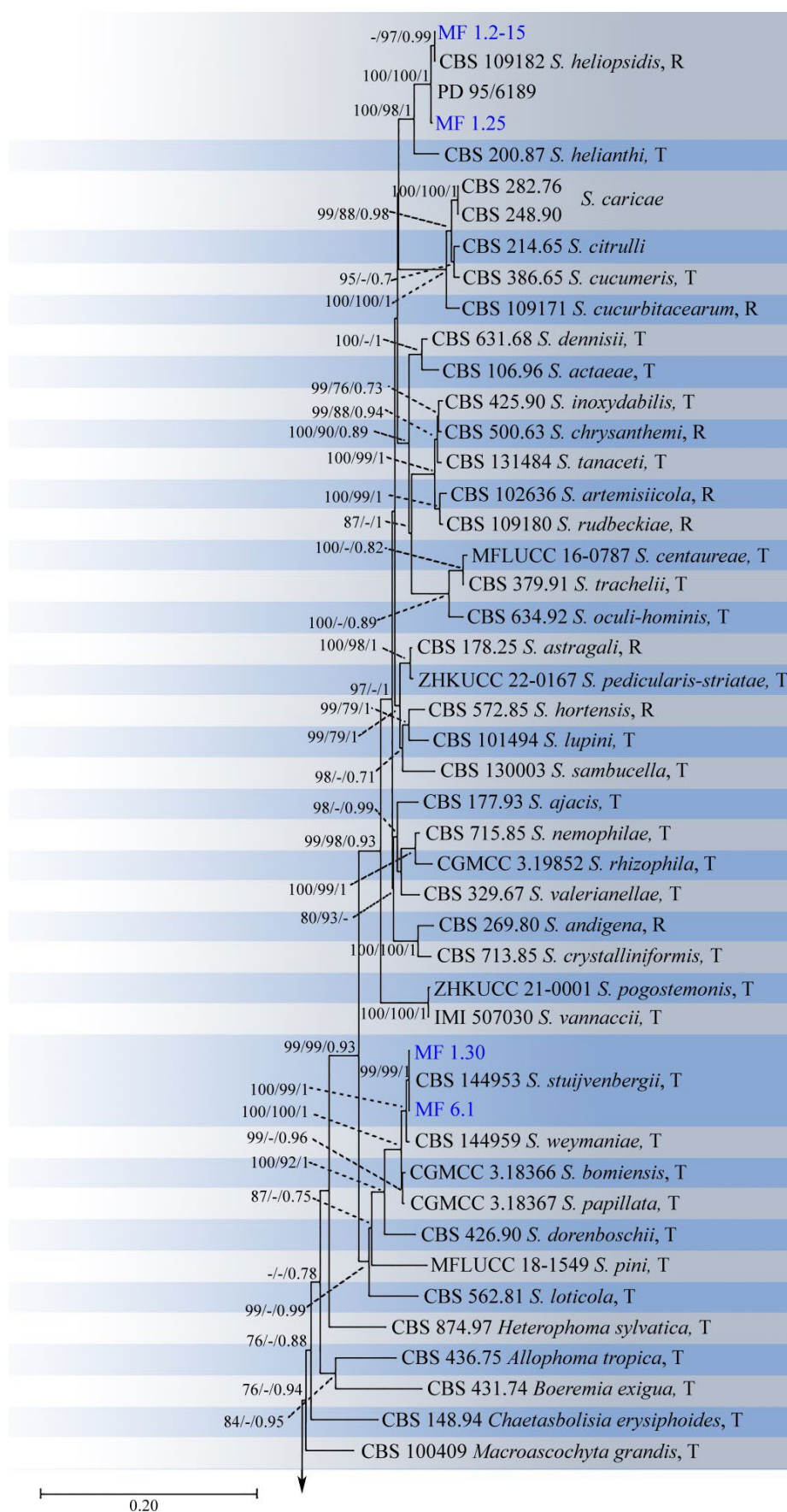
Патогенность

Все исследованные изоляты не проявили патогенных свойств в отношении листьев сои тестируемого восприимчивого к листовым пятнистостям сорта Селекта 201. На 21-е сут после заражения симптомы отсутствовали на всех листьях во всех вариантах опыта (рис. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Все исследованные изоляты в результате мультилокусного филогенетического и сравнительно-морфологического анализа были идентифицированы до таксонов уровня вида. Обычно аскохитоз сои вызывают виды родов *Didymella*: *D. pinodella*, *D. pinodes*, *D. pomorum* и др., поэтому находки грибов *Neosascochyta graminicola*, *Remotididymella capsici*, *Stagonosporopsis heliopsisidis* и *S. stuijvenbergii* являются редкими. Все эти грибы были впервые выявлены на таком растении-хозяине, как соя.

Изоляты MF 1.28, MF 21.1 и MF 21.6 по морфологическим признакам плодовых тел были идентифицированы как *Mycosphaerella*. Результаты мультилокусного филогенетического анализа позволили заключить, что



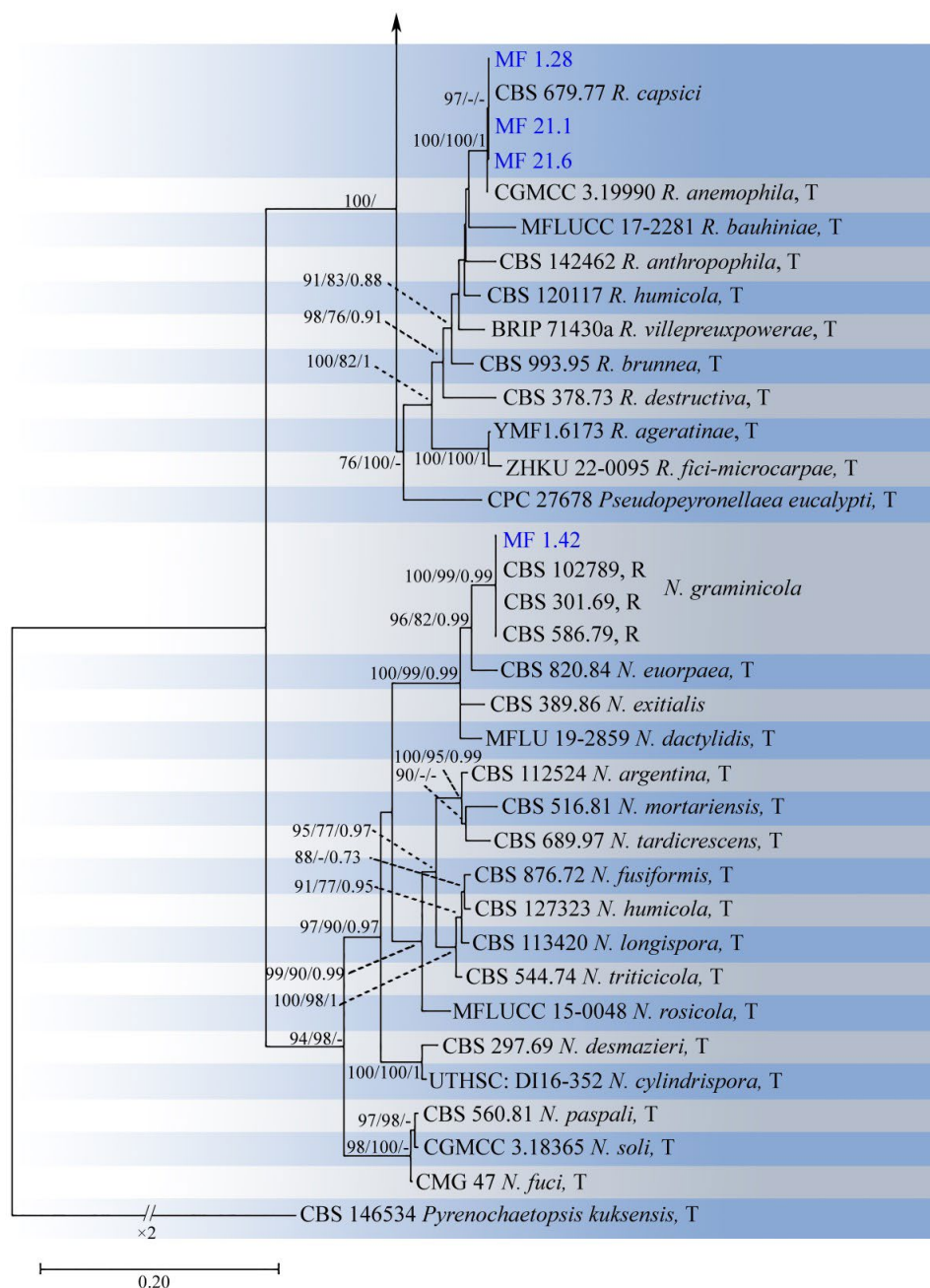


Рис. 2. Комбинированное филогенетическое древо видов *Neoascochyta*, *Remotididymella*, *Stagonosporopsis*, построенное методом ML, основанное на нуклеотидных последовательностях ITS, *rpb2* и *tub2*. Числовые значения бутстреп-поддержки, полученные методами ML (≥ 70), MP (≥ 70) и Байесовский статистики (≥ 0.7), приведены в узлах ветвей дендрограммы соответственно. Номера типовых или репрезентативных штаммов выделены буквами Т или R. Номера исследованных изолятов выделены синим.

эти изоляты являются видом *Remotididymella capsici*, входящими в состав другого рода и даже семейства. Базионимом *R. capsici* был *Ascochyta capsici* Bond.-Mont. Этот гриб был описан В.Н. Бондарцевой-Монтеверде в 1923 (Bondartseva-Monteverde, 1923) с листьев *Capsicum annuum*, собранных в РСФСР. В 1977 г. на Фиджи были собраны и сохранены в гербарии (CBS H-24340)

листья этого же вида растения с симптомами пятнистости, возбудитель которой был идентифицирован как *Ascochyta capsici*. В мире существует единственный штамм *A. capsici* CBS679.77 = LEV 11926b, выделенный из этого образца. В 2020 г. в результате идентификации этого штамма по молекулярно-филогенетическим признакам было установлено, что он не является

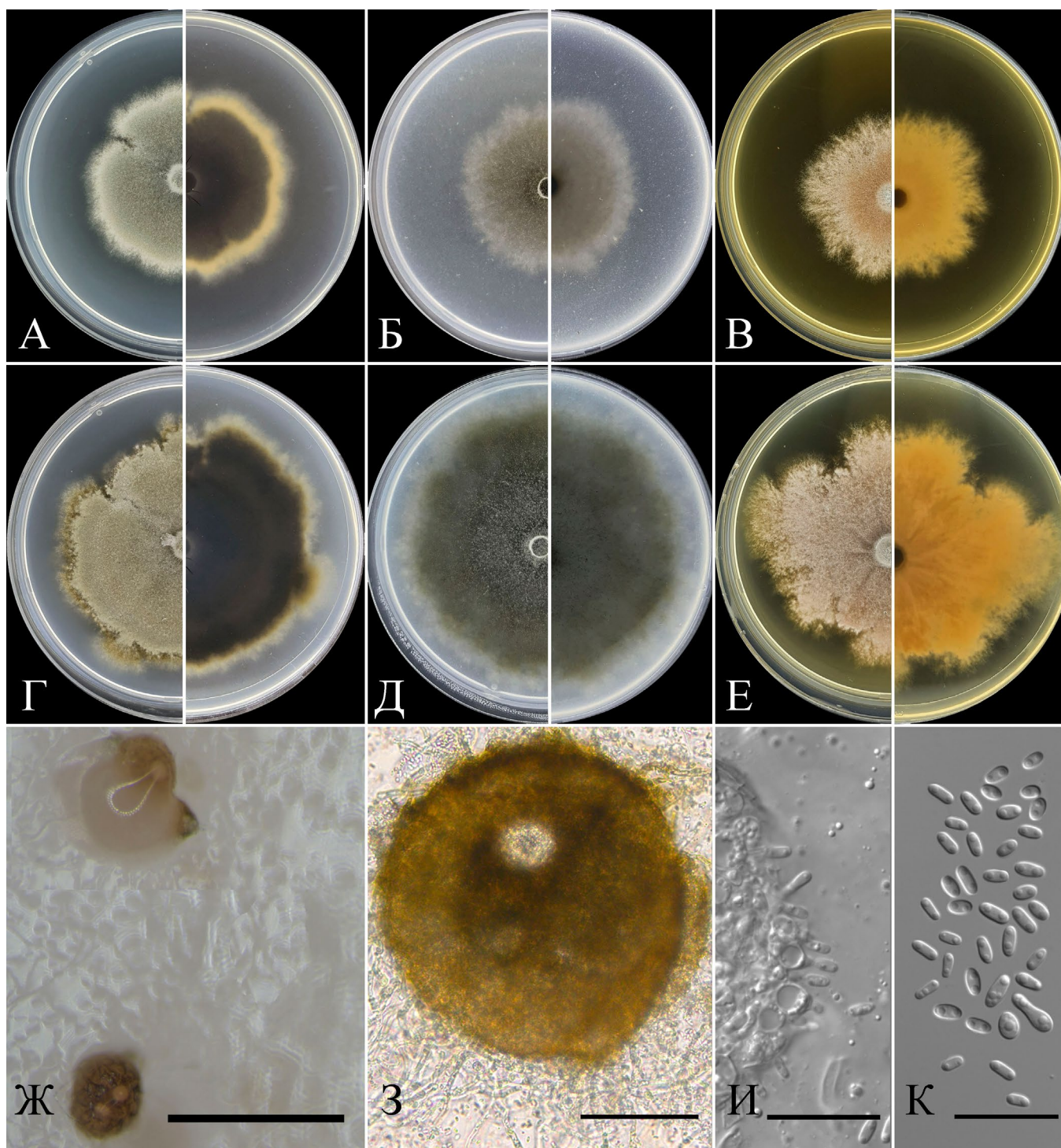


Рис. 3. Морфологические особенности *Neoscochyta graminicola* MF 1.42: А–Е — культуры (А — на КСА, 7 сут; Б — на ОА, 7 сут; В — на МЕА, 7 сут; Г — на КСА, 14 сут; Д — на ОА, 14 сут; Е — на МЕА, 14 сут); Ж, З — пикниды; И — внутренняя стенка пикниды, выстланная конидиогенными клетками; К — конидии. Левая половина — верхняя часть колонии, правая — реверс колонии. Масштаб: Ж — 500 мкм; З — 100 мкм; И и К — 20 мкм.

сестринским другим штаммам *Ascochyta*, а попадает в кладу, сформированную видами *Remotididymella*, где образует отдельную монофилетичную линию (Hou et al., 2020a). Так была предложена новая таксономическая комбинация *Remotididymella capsici*. Штамм

CBS679.77, который предложили использовать как репрезентативный для этого вида, в чистой культуре является стерильным. По морфолого-культуральным признакам исследованные нами изоляты отличались от репрезентативного. Так на ОА репрезентативный

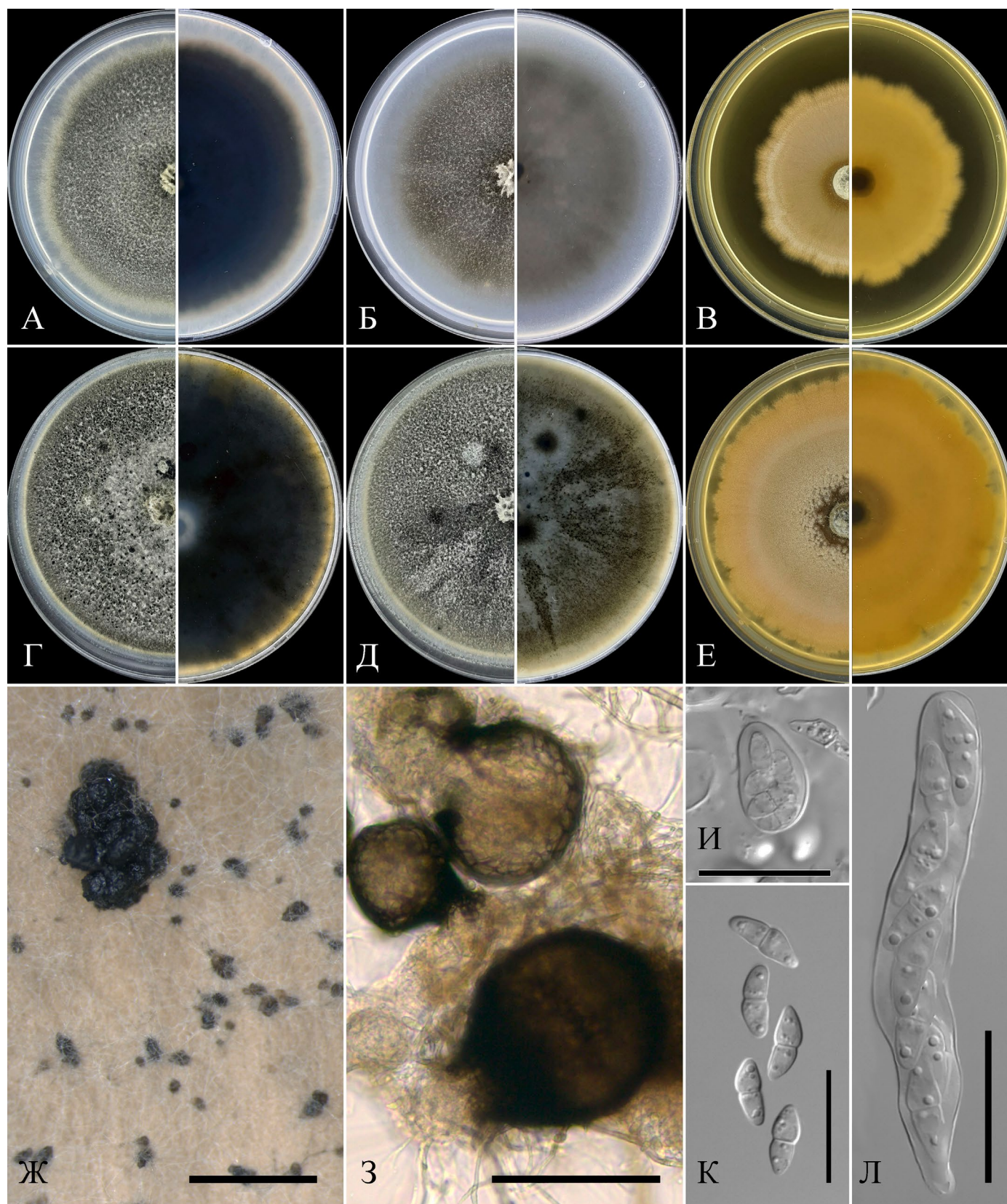


Рис. 4. Морфологические особенности *Remotididymella capsici* MF 1.28: А–Е — культуры (А — на КСА, 7 сут; Б — на ОА, 7 сут; В — на МЕА, 7 сут; Г — на КСА, 14 сут; Д — ОА, 14 сут; Е — МЕА, 14 сут); Ж, З — плодовые тела; И — незрелая сумка; К — аскоспоры; Л — сумка. Левая половина — верхняя часть колонии, правая — реверс колонии. Масштаб: Ж — 1 мм; З — 100 мкм; И и К — 20 мкм.

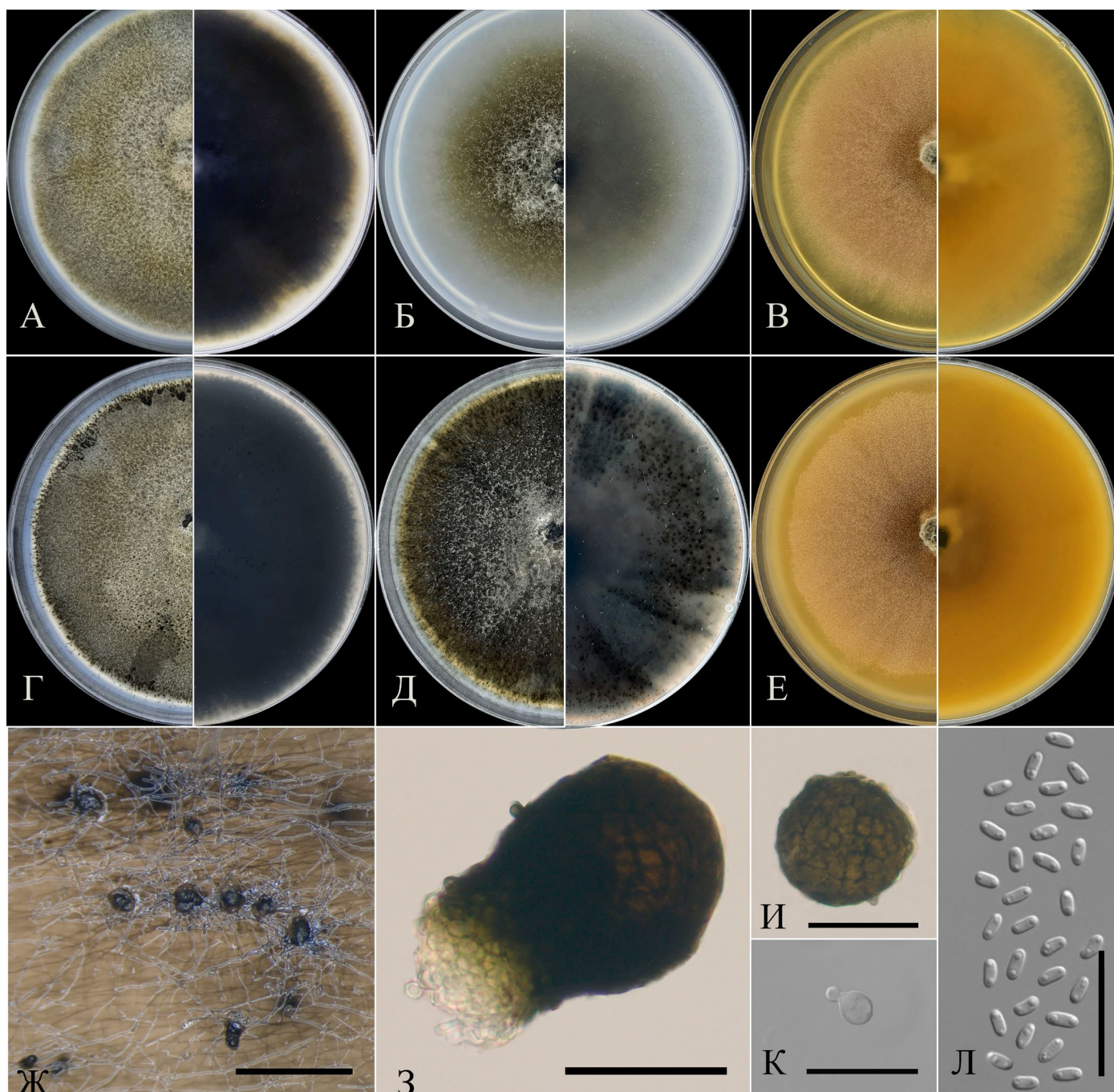


Рис. 5. Морфологические особенности *Stagonosporopsis heliopsidis* MF 1.25: А–Е — культуры (А — на КСА, 7 сут; Б — на ОА, 7 сут; В — на МЕА, 7 сут; Г — на КСА, 14 сут; Д — ОА, 14 сут; Е — МЕА, 14 сут); Ж–И — пикниды; К — конидиогенная клетка; Л — конидии. Левая половина — верхняя часть колонии, правая — реверс колонии. Масштаб: Ж — 2 мм; З, И — 50 мкм; К, Л — 20, мкм.

штамм формирует быстрорастущие колонии светло-коричневатого оттенка (Hou et al., 2020a), в то время как колонии исследованных изолятов зеленовато-серого оттенка. На МЕА колонии репрезентативного штамма беловатые с черными зонами (Hou et al., 2020a), а колонии исследованных изолятов персиково-бежевого цвета.

В 2021 г. из воздуха, взятого между листьями *Ageratina adenophora* в Китае в провинции Юннань, был выделен штамм CGMCC3.19990, на основании которого был описан новый вид *Remotididymella anemophila* H.B. Zhang, A.L. Yang et L. Chen (Yang et al., 2021). В мультилокусный филогенетический анализ по необъяснимой причине авторы не включили

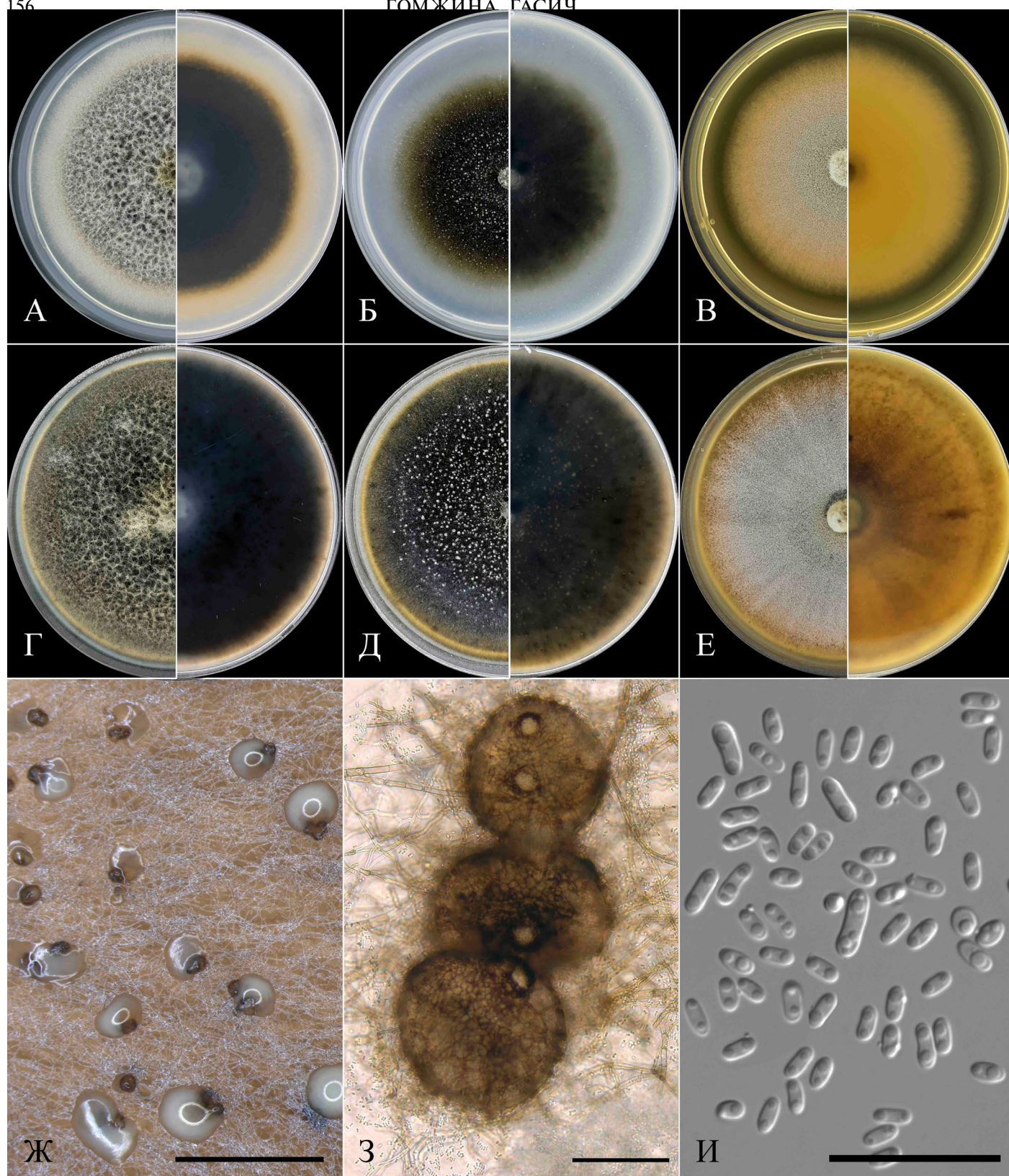


Рис. 6. Морфологические особенности *Stagonosporopsis stuijvenbergii* MF 6.1: А–Е — культуры (А — на КСА, 7 сут; Б — на ОА, 7 сут; В — на МЕА, 7 сут; Г — на КСА, 14 сут; Д — ОА, 14 сут; Е — МЕА, 14 сут); Ж, З — пикниды; И — конидии. Левая половина — верхняя часть колонии, правая — реверс колонии. Масштаб: Ж — 5 мм; З — 100 мкм; И — 20, мкм.



Рис. 7. Результаты теста на патогенность, отрезки листьев сои, сорт Селекта 201, 14 сут после инокуляции. Варианты инокуляции: А — негативный контроль, стерильная вода; Б — мицелиальная суспензия изолята MF 6.1 *Stagonosporopsis stuijvenbergii*; В — позитивный контроль, мицелиальная суспензия изолята *Cercospora* cf. *sigesbeckiae* MF 3.13. Первый ряд в каждой чашке Петри — инокулюм нанесен на верхнюю сторону интактного отрезка. Второй ряд — инокулюм нанесен на верхнюю сторону отрезка с предварительным ранением. Третий ряд — инокулюм нанесен на нижнюю сторону интактного отрезка. Четвертый ряд — инокулюм нанесен на нижнюю сторону отрезка с предварительным ранением.

последовательности ITS, *rpb2* и *tub2* репрезентативного штамма *R. capsici* CBS679.77, хотя другие виды *Remotididymella*, описанные в работе Hou et al. (2020), в этом анализе были использованы. Нуклеотидные последовательности всех трех локусов штамма CGMCC3.19990 являются идентичными таковым у штамма *R. capsici* CBS679.77. Кроме того, все исследованные нами изоляты имеют также одинаковые нуклеотидные последовательности ITS, *rpb2* и *tub2*, что и штаммы CGMCC3.19990 и CBS679.77. Более того, морфологические особенности *R. anetophila*, описанные в протологе, полностью согласуются с морфологическими признаками исследованных изолятов MF 1.28, MF 21.1 и MF 21.6. Таким образом, на основании изучения молекулярно-филогенетических, морфолого-культуральных и микроморфологических признаков, очевидно, что все пять штаммов (CGMCC3.19990, CBS679.77, MF 1.28, MF 21.1 и MF 21.6) являются представителями одного вида *Remotididymella*. Согласно кодексу номенклатуры водорослей, грибов и растений, имя *R. anetophila* следует признать избыточным и изменить его статус на nom. rej., оставив приоритет за ранее описанным именем *R. capsici* (Bond.-Mont.) L.W. Hou, L. Cai et Crous. *R. capsici* был выявлен на листьях перца в России (Bondartseva-Monteverde, 1923) и на Фиджи (Hou et al., 2020a). Соя впервые зарегистрирована нами как субстрат для этого гриба.

Neoascochyta graminicola широко распространен в Европе на растениях семейства *Poaceae* (Chen et al., 2017; Hou et al., 2020a). *Stagonosporopsis stuijvenbergii* известен из образцов почвы, собранной в Нидерландах (Hou et al., 2020a), а изоляты *S. heliopsisidis* были обнаружены в США, Канаде, Нидерландах, России только

на сложноцветных растениях. Таким образом, виды *Neoascochyta graminicola* и *Stagonosporopsis stuijvenbergii* были впервые выявлены на территории России в Рязанской и Амурской областях соответственно.

В результате оценки патогенности изолятов этих грибов в отношении сои восприимчивого сорта Селекта 201 было установлено, что таким свойством они не обладают, по всей вероятности, развиваются сапротрофно на вызванных другими фитопатогенными грибами некротических пятнах или же являются эндوفитами. Микобиота листьев сои обогатилась на четыре новых вида фомоидных грибов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-76-30005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abramov I.N. Fungal diseases of soybean in the Russian Far East. Vladivostok, 1931. (In Russ.)
- Abramov I.N. Diseases of agricultural crops in the Russian Far East. Khabarovsk, 1938. (In Russ.)
- Aveskamp M.M., de Guyter J., Crous P.W. Biology and recent developments in the systematics of *Phoma*, a complex genus of major quarantine significance. *Fungal Diversity*. 2008. V. 31. P. 1—18.
- Aveskamp M.M., Verkley G.J.M., de Gruyter J. et al. DNA phylogeny reveals polyphyly of *Phoma* section *Peyronellaea* and multiple taxonomic novelties. *Mycologia*. 2009. V. 101 (3). P. 363—382. <https://doi.org/10.3852/08-199>
- Aveskamp M.M., de Gruyter J., Woudenberg J.H.C. et al. Highlights of the *Didymellaceae*: a polyphasic approach to characterise *Phoma* and related pleosporalean

- genera. *Stud. Mycol.* 2010. V. 65. P. 1—60.
<https://doi.org/10.3114/sim.2010.65.01>
- Boerema G.H., Gruyter J., Noordeloos M.E. et al. *Phoma* identification Manual. CABI Publishing, L., 2004.
- Bondartseva-Monteverde V.N. *Ascochyta capsici*. Monitor Phytopath. Sect. Chief Bot. Gard. R.S.F.S.R. 1923. V. 12. P. 70—72. (In Russ.)
- Bondartseva-Monteverde V.N., Vasilevskiy N.I. To biology and morphology of several *Ascochyta* species associated with *Fabaceae*. Trudy botanicheskogo instituta AN SSSR. Ser. 2. Sporovye Rasteniya. 1940. V. 4. P. 345—376. (In Russ.)
- Boyle J.S., Lew A.M. An inexpensive alternative to glassmilk for DNA purification. *Trends Genetics*. 1995. V. 11 (1). P. 8.
[https://doi.org/10.1016/S0168-9525\(00\)88977-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9525(00)88977-5)
- Carbone I., Kohn L.M. A method for designing primer sets for speciation studies in filamentous ascomycetes. *Mycologia*. 1999. V. 91. P. 553—556.
<https://doi.org/10.2307/3761358>
- 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>
- Chen Q., Hou L.W., Duan W.J. et al. *Didymellaceae* revisited. *Stud. Mycol.* 2017. V. 87. P. 105—259.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2017.06.002>
- Crous P.W., Hawksworth D.L., Wingfield M.J. Identifying and naming plant-pathogenic fungi: past, present, and future. *Ann. Rev. Phytopathol.* 2015. V. 53. P. 247—267.
<https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120245>
- Deb D., Khan A., Dey N. *Phoma* diseases: epidemiology and control. *Plant Pathol.* 2020. V. 69 (7). P. 1203—1217.
<https://doi.org/10.1111/ppa.13221>
- Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*. 1990. V. 12. P. 13—15.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-83962-7_18
- Hou L.W., Groenewald J.Z., Pfenning L.H. et al. The *Phoma*-like dilemma. *Stud. Mycol.* 2020a. V. 96. P. 309—396.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.05.001>
- Hou L., Hernández-Restrepo M., Groenewald J.Z. et al. Citizen science project reveals high diversity in *Didymellaceae* (*Pleosporales*, *Dothideomycetes*). *MycKeys*. 2020b. V. 65. P. 49—99.
<https://doi.org/10.3897/mycokeys.65.47704>
- Gomzhina M.M., Gannibal Ph.B. Modern systematics of the genus *Phoma* sensu lato. *Mikologiya i Fitopatologiya*. 2017. V. 51 (5). P. 268—275.
<https://doi.org/10.31857/S0026364821050056> (In Russ.)
- Gomzhina M.M., Gasich E.L., Khlopunova L.B. et al. New species and new findings of *Phoma*-like fungi (*Didymellaceae*) associated with some *Asteraceae* in Russia. *Nova Hedwigia*. 2020a. V. 111 (1—2). P. 131—149.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2020/0586
- Gomzhina M.M., Gasich E.L., Khlopunova L.B. et al. *Paraphoma* species associated with *Convolvulaceae*. *Mycol. Progress*. 2020b. V. 19. P. 185—194.
<https://doi.org/10.1007/s11557-020-01558-8>
- Gomzhina M.M., Gasich E.L., Gagkaeva T. Yu. et al. Biodiversity of fungi inhabiting European blueberry in North-Western Russia and in Finland. *Dokl. Biol. Sci.* 2022. V. 507. P. 439—453.
<https://doi.org/10.1134/S0012496622060047>
- Gomzhina M.M., Gasich E.L. *Plenodomus* species infecting oilseed rape in Russia. *Vestnik zashchity rasteniy*. 2022. V. 105 (3). P. 135—147.
<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2022-105-3-15425>
- Gunina A.M. Diseases of soybean in the Amur region. Vsesoyuznoe soveshanie po voprosam biologii i vozde-lyvaniya soi v Sovetskom Soyuze. Blagoveschensk, 1967. (In Russ.)
- Kövics G.J., Sándor E., Rai M.K. et al. *Phoma*-like fungi on soybean. *Crit. Rev. Microbiol.* 2014. V. 40 (1). P. 49—62.
<https://doi.org/10.3109/1040841X.2012.755948>
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 2018. V. 35. P. 1547—1549.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Liu Y.J., Whelen S., Hall B.D. Phylogenetic relationships among ascomycetes: evidence from an RNA polymerase II subunit. *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 1799—1808.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026092>
- Lord E., Leclercq M., Boc A. et al. Armadillo 1.1: An original workflow platform for designing and conducting phylogenetic analysis and simulations. *PLOS One*. 2012. V. 7 (1). P. e29903.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029903>
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O., et al. IQ-TREE2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Mol. Biol. Evol.* 2020. V. 35 (7). P. 1530—1534.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015>
- Muravieva M.F. Features of the development of soybean diseases in the Khabarovsk Territory and resistance of various varieties to them. *Sibirskiy vestnik selskokhozyaystvennoy nauki*. 1977. V. 5. P. 54—58. (In Russ.)
- Naumova E.S. Fungal biodiversity in soybean in the Voronezh region. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1988. V. 22 (3). P. 217—223. (In Russ.)
- Nikitina A.I. Dangerous soybean diseases in the Russian Far East. *Zashchita rasteniy*. 1962. V. 7. P. 37—40. (In Russ.)
- Nekrasov E.V., Shumilova L.P., Gomzhina M.M. et al. Diversity of endophytic fungi in annual shoots of *Prunus mandshurica* (*Rosaceae*) in the South of Amur Region, Russia. *Diversity*. 2022. V. 14:1124.
<https://doi.org/10.3390/d14121124>
- Nelen E.S. New pycnidial fungi in the south of the Russian Far East. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 1977. V. 14. P. 105. (In Russ.)
- Rai M., Zimowska B., Kövics G.J. The genus *Phoma*: what we know and what we need to know? In: M. Rai, B. Zimowska, G.J. Kövics (eds). *Phoma: diversity, taxonomy, bioactivities, and nanotechnology*. Springer, Cham, 2022.

- Samson R.A., Hoekstra E.S., Frisvad J.C. et al. Introduction to food- and airborne fungi. Sixth edn. Centraal bureau voor schimmel cultures, Utrecht, 2002.
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1977. V. 74 (12). P. 5463–5467. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
- 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 combinatorial bootstrap approach. Mol. Phylogenet. Evol. 2007. V. 31. P. 1204–1223. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.03.011>
- Thompson J.D., Gibson T.J., Plewniak F. et al. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Res. 1997. V. 24. P. 4876–4882. <https://doi.org/10.1093/nar/25.24.4876>
- White T.J., Bruns T., Lee S. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. PCR Protocols. In: M.A. Innis etc. (eds). A guide to methods and applications. San Diego, Acad. Press, 1990. pp. 315–322.
- Yang A.L., Chen L., Fang K. et al. *Remotididymella ageratinae* sp. nov. and *Remotididymella anemophila* sp. nov., two novel species isolated from the invasive weed *Ageratina adenophora* in PR China. IJSEM. 2021. V. 71 (1). Art. 004572. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004572>
- Zaostrovnykh V.I., Kadurov A.A., Dubovitskaya L.K. et al. Monitoring of the species composition of soybean diseases in different sowing zones. Dalnevostochnyy agrarnyy vestnik. 2018. V. 4 (48). P. 51–67. (In Russ.)
- Zhao P., Crous P.W., Hou L.W. et al. Fungi of quarantine concern for China I: *Dothideomycetes*. Persoonia. 2021. V. 47. P. 45–105. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2021.47.02>
- Zhukovskaya S.A. Mycoflora of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] in the Soviet Far East. In: Tikhookeanskiy nauchyy kongress. Komitet nauchnaya botanika, Moscow, 1979, pp. 23–24. (In Russ.)
- Абрамов И.Н. (Abramov) Грибные болезни соевых бобов на Дальнем Востоке. Владивосток, 1931. 84 с.
- Абрамов И.Н. (Abramov) Болезни сельскохозяйственных растений на Дальнем Востоке. Хабаровск, 1938. 286 с.
- Бондарцева-Монтеверде В.Н., Васильевский Н.И. (Bondartseva-Monteverde, Vasilyevskiy) К биологии и морфологии некоторых видов *Ascochyta* на бобовых // Тр. ботанического ин-та АН СССР. Сер. 2. Споры растений. 1940. Т. С. 345–376.
- Гомжина М.М., Ганнибал Ф.Б. (Gomzhina, Gannibal) Современная систематика грибов рода *Phoma* sensu lato // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 5. С. 268–275. <https://doi.org/10.31857/S0026364821050056>
- Гунина А.М. (Gunina) Болезни сои в Амурской области // Всесоюзное совещание по вопросам биологии и возделывания сои в Советском Союзе. Благовещенск, 1967. С. 73–80.
- Жуковская С.А. (Zhukovskaya) Микофлора сои [*Glycine max* (L.) Merr.] на Советском Дальнем Востоке // В кн.: Тихоокеанский XIV научный конгресс. М.: Комитет Научная Ботаника, 1979. С. 23–24.
- Заостровных В.И., Кадунов А.А., Дубовицкая Л.К. и др. (Zaostrovnykh et al.) Мониторинг видового состава болезней сои в различных зонах соеосеяния // Дальневосточный аграрный вестник. 2018. Т. 4(48). С. 51–67.
- Муравьева М.Ф. (Muravyova) Особенности развития болезней сои в Хабаровском крае и устойчивость к ним различных сортов // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 1977. Т. 5. С. 54–58.
- Наумова Е.С. (Naumova) Видовой состав грибов на сое в условиях Воронежской области // Микология и фитопатология. 1988. Т. 22. № 3. С. 217–223.
- Нелен Е.С. (Nelen) Новые виды пикнидиальных грибов с юга Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 1977. Т. 14. С. 105.
- Никитина А.И. (Nikitina) Опасные болезни сои на Дальнем Востоке // Защита растений. 1962. Т. 7. С. 37–40.

Unique Findings of *Phoma*-like Fungi Associated with Soybean

M.M. Gomzhina^{a, #} and E.L. Gasich^{a, ##}

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

[#]e-mail: gomzhina91@mail.ru

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

Ascochyta leaf blight of soybean is a widespread disease caused by several closely related *Phoma*-like species, this disease often leads to significant crop losses. Among *Phoma*-like species from *Didymellaceae* family, the most frequently associated with symptomatic soybean tissues are species of the genera *Boeremia* and *Didymella*. Currently reliable species identification in *Didymellaceae* relies on polyphasic approach based on consolidated species concept and combined molecular phylogenetic, micromorphological and cultural features. At least three loci are commonly used for reconstruction of the molecular phylogeny of *Didymellaceae*: internal transcribed spacer (ITS) of the ribosomal DNA, partial RNA-polymerase II gene (*rpb2*), and β -tubulin (*tub2*). As a result of long-term phytosanitary monitoring of soybean crops, soybean leaves with symptoms of Ascochyta blight were collected from major soybean producing areas of Russia. From surface sterilized plant tissues more than 100 isolates of *Phoma*-like fungi were obtained and stored in the collection of pure cultures of the Laboratory of Mycology and Phytopathology (MF, All-Russian Institute of Plant Protection). Most of them, as a result of multilocus phylogenetic analysis, were identified as *Boeremia* and *Didymella* species. Eight isolates were identified as species of other genera, suspected to be rare findings. The aim of this study was to identify these eight isolates based on multilocus phylogenetic analysis, as well micromorphological, cultural, and pathogenicity data. Multilocus phylogenetic analysis has resulted in identification of all eight isolates to species level. Single isolate from the Ryazan region was *Neoascochyta graminicola*. Three other from three different districts of the Amur region were *Remotididymella capsici*. Two isolates from the Primorskiy territory and Amur region were *Stagonosporopsis heliopsisidis*. Another two from two districts of the Amur region were *S. stuijvenbergii*. Pathogenicity tests have resulted in conclusion, that all studied isolates were not pathogenic for soybean leaves. Probably, these *Phoma*-like species are associate with soybean as saprophytes or endophytes. For all these *Phoma*-like species *Glycine max* was detected as substrate for the first time. *Neoascochyta graminicola* is widespread in Europe in association with *Poaceae* plants. There are only two findings of *Remotididymella capsici* in the world, both from leaves of *Capsicum annuum*. First finding was made in the former USSR in 1977 and was identified based on only morphological features. Second findings was collected in the Fiji and verified with multilocus phylogenetic analysis. *Stagonosporopsis heliopsisidis* isolates were revealed in the USA, Canada, Netherlands and Russia and this fungus was believed to be specific for *Asteraceae* plants. Isolates of *Stagonosporopsis stuijvenbergii* are known only from soil in the Netherlands. Thus, such species as *Neoascochyta graminicola* and *Stagonosporopsis stuijvenbergii* were revealed in the Russia for the first time. Studied *Remotididymella capsici* isolates were first confirmed findings of this fungus in Russia. Additionally to detailed phylogenetic data, the manuscript is supplement with a detailed description of the cultural and micromorphological features of all species.

Keywords: Ascochyta leaf blight, *Didymellaceae*, *Neoascochyta*, pathogenicity, *Phoma*, phylogeny, *Remotididymella*, *Stagonosporopsis*

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 582.282 : 632.4.01/.08

FUSARIUM SPECIES AFFECTING POTATO TUBERS AND TOMATO FRUITS IN UGANDA

© 2024 A. S. Elansky^{1,*}, S. M. Mislavskiy^{1,**}, E. M. Chudinova^{1,***}, L. Yu. Kokaeva^{1,2,****},
S.N. Elansky^{1,2,*****}, E. E. Denisova^{2,*****}, I. A. Ilichev^{2,*****}, A. F. Belosokhov^{2,*****},
Yu. Bamutaze^{3,*****}, P. Musinguzi^{4,*****}, E. Opolot^{4,*****},
and P. V. Krasilnikov^{2,*****}

¹ Peoples Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba, 117198 Moscow, Russia

² M.V. Lomonosov Moscow State University, 119991 Moscow, Russia

³ Department of Geography, Geo-Informatics and Climatic Sciences, Makerere University, 7062 Kampala, Uganda

⁴ Department of Agricultural Production, School of Agricultural Sciences, Makerere University, 7062 Kampala, Uganda

*e-mail: sasha.elansky@gmail.com

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

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

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

*****e-mail: elanskiy_sn@pfur.ru

*****e-mail: denisova.elizavet@gmail.com

*****e-mail: igor.ilichev.msu@gmail.com

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

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

*****e-mail: patrick.musinguzi@mak.ac.ug

*****e-mail: oplote@yahoo.com

*****e-mail: pavel.krasilnikov@gmail.com

Received 18 July, 2023; revised 25 August, 2023; accepted 28 December, 2023

Irish potato and tomato are among the most widely cultivated crops in Uganda. In 2020, samples of affected potato tubers and tomato fruits were collected from farms across four regions in Uganda for analysis. A total of 22 strains of *Fusarium* spp. were isolated from potato tubers and seven strains were isolated from tomato fruits. Identification of the fungal species was accomplished using cultural and morphological characteristics, as well as DNA sequencing targeting specific regions: ITS1–5.8S–ITS2, parts of the elongation factor 1 (*tef 1*) gene, and beta-tubulin (*β-tub*) gene. The analysis of the isolated strains from potato tubers revealed the presence of *Fusarium incarnatum-equisetii* species complex, *F. sambucinum* species complex, *F. oxysporum* species complex, *F. solani* species complex. Additionally, *F. incarnatum-equisetii* species complex was detected in tomato fruits. All the investigated strains exhibited the ability to successfully infect both injured tomato fruits and potato tubers. Tested strains were susceptible to difenoconazole (EC₅₀ = 0.08–8.5 mg/L) and thiabendazole (EC₅₀ = 0.67–5.1 mg/L).

Ключевые слова: difenoconazole, dry rot of potato tubers, *Fusarium*, potato diseases, tomato diseases, potato in Uganda, thiabendazole

DOI: 10.31857/S0026364824020077, **EDN:** voxjyk

INTRODUCTION

Irish potato holds great significance as a popular and promising crop in Uganda, playing a pivotal role in the income generation of small farmers. Annually, approximately 327.3 thousand tons of potatoes are cultivated across 111 thousand hectares, yielding an average of seven tons per hectare. It is noteworthy that most potato farming is carried out by small farmers with limited or no formal agricultural training, and their average field size is 1.51 hectares (Potato Roadmap., 2021). The prevailing choice of potato variety, Victoria, despite its lack of high

yield and disease resistance, remains popular due to its early ripening, enabling farmers to harvest twice a year and avoid the challenges of cultivating potatoes during the dry season from November to February.

However, low potato yields pose a significant challenge in the African tropics. An extensive survey (Harahagazwe et al., 2018) conducted among potato growers in sub-Saharan revealed that 95% of farmers attributed low-quality seeds as a leading cause of reduced potato yields. Other factors contributing to this issue included the development of the bacterium *Ralstonia solanacearum*, viral infections,

late blight disease, and poor phytosanitary conditions of soils. The spread of pathogens through seed material or their persistence in the soil was a common observation among farmers. In Uganda, up to 60% of the potato crop is lost annually due to diseases and pests, with pesticide costs accounting for up to 50% of the total product cost.

Tomato cultivation is also prominent in Uganda, offering year-round growth opportunities. Over time, tomato production in the country has seen significant growth, increasing from 5 700 tons in 1972 to 37 654.34 tons in 2021, at an average annual rate of 4.07%.

To effectively protect both potato and tomato crops from diseases, it is necessary to understand the species composition of microorganisms associated with plants. While the populations of late blight pathogens *Phytophthora infestans* (Tumwine et al., 2002; Njoroge et al., 2016, 2019; Namugga et al., 2018) and bacterial wilt *Ralstonia solanacearum* (Abdurahman et al., 2019) have been studied in considerable detail among potato and tomato pathogens in Uganda and works on potato viruses (Byarugaba et al., 2020) and soil biota (Ivanova et al., 2021) have been published, the diversity of fungi infecting these crops remains grossly understudied. Thus, the primary objective of this research is to explore the species diversity of the *Fusarium* genus associated with potato and tomato plants, examining their pathogenicity and resistance to popular fungicides. This study aims to bridge the knowledge gap in this domain and contribute valuable insights for effective disease management strategies in potato and tomato cultivation.

MATERIALS AND METHODS

Samples of infected potato tubers and tomato fruits were collected from farms in different districts of Uganda (Fig. 1). The isolation of fungi was performed by directly transferring affected tissue, mycelium, or spores of the fungus onto Petri dishes containing potato dextrose agar (PDA) supplemented with penicillin (benzylpenicillin sodium salt, 1 million units/L). The selection of spores and mycelium from the samples was carried out with a sterile sharpened preparation needle under a binocular microscope (MBS10, Russia). Strains displaying similar morphology and isolated from the same damaged areas were excluded from consideration to avoid duplication and ensure a representative diversity of fungal species.

To isolate DNA, the mycelium of each fungal culture was ground in a mortar with the addition of aluminum oxide, and the homogenized material was transferred into a 1.5 ml microtube. Subsequently, 800 µl of CTAB lysing buffer [100 mM TRIS Ph 8.0; 1.4 M NaCl, 20 mM EDTA, CTAB solid 2% (W/V)] was added to the tube. The mixture was stirred and then incubated for an hour in a water bath at 65 °C, purified with chloroform treatment, followed by precipitation with a mixture of isopropanol and potassium



Fig. 1. Samples of infected potato tubers and tomato fruits were collected in the southwest (1, 2), center (3) and east (4) of Uganda.

acetate (1/10 volume, 5M, pH = 4.6). After washing with 70% ethanol, the DNA was dissolved in deionized water and stored at –20 °C for future use.

PCR was conducted using a Biometra T1 amplifier (Biometra, Germany). For each sample, 0.5 µl of 100 mM forward and reverse primers, 0.5 µl of dNTP (10 mM each), 0.5 µl of DNA polymerase (5 units/µl), 2.5 µl of 10x PCR buffer were taken. DNA fragments ITS1–5.8S–ITS2 [(primers ITS4 and ITS5, (White et al., 1990)], *β-tub* gene fragments [Btu-F-F01 and Btu-F-R01, (Watanabe et al., 2011)], and *tef1* were amplified [EF1 and EF2, (O'Donnell et al., 1998)]. The amplification program consisted of an initial denaturation step at 94 °C for 1 minute, followed by 30 cycles of denaturation at 94 °C for 30 seconds, primer annealing (at 52 °C for ITS4/ITS5, 57 °C for Btu-F-F01/Btu-F-R01, and 54 °C for EF1/EF2) for 30 seconds, and elongation at 72 °C for 70 seconds. A final elongation step was performed at 72 °C for 5 minutes. Each PCR experiment included both negative controls (Nucleic acid-free water) and positive controls (known DNA samples expected to yield an amplicon of a specific size). After the PCR reaction, the length and purity of the amplified DNA products were assessed using electrophoresis in a 1% agarose gel containing ethidium bromide. Once the electrophoresis was completed, a gel piece containing the desired amplicon size was excised with a sterile scalpel and placed in a microtube. The extraction of DNA from the gel was performed according to the manufacturer's instructions specified in

the CleanUp Standard gel kit (Evrogen Ltd, Russia). For DNA sequencing, the Sanger method was employed by the Evrogen Ltd company. The obtained DNA sequences were compared with existing sequences from the NCBI GenBank database. DNA sequence analysis was conducted using the MEGA 10 software for further investigation and identification of the isolated *Fusarium* species.

To evaluate the pathogenicity of the strains, small potato tubers (about 40 mm in diam.) and green Cherry tomato fruits were used. After surface sterilization, the tubers and fruits were sliced into slices about 7 mm thick and placed in a humid chamber. Infection was achieved by introducing a block of agar containing mycelium from an axenic culture of the studied strain. As a control, a sterile agar block was placed on a tuber slice. The inoculated tuber slices were placed in humid chambers and kept at 22 °C. Over a period of 7 days the diameters of the damages caused were recorded.

For assessing susceptibility to fungicides, in vitro testing was conducted on nutrient media in Petri dishes. Two fungicides, namely thiabendazole (Tecto, species complex) and difenoconazole (Score, EC), were investigated. The fungicides were added to the PDA medium to obtain a final concentration of the active substance 0.1, 1, 10, 100 mg/L. The fungicide-free medium was used as a control. A block containing mycelium of a studied strain was placed in the center of the Petri dish with the medium. When the diameter of the colony on the control plate was 60–80% of the diameter of the Petri dish, the diameters of the colonies on the media with fungicide were measured, based on which the EC_{50} index (fungicide concentration limiting the radial growth of the colony by two times relative to the control) was calculated.

RESULTS

A total of 22 *Fusarium* spp. strains were isolated from potato tubers and 7 strains from tomato fruits grown in various regions (Table 1).

The analysis of the partial *tef* gene region led to the identification of all studied strains being categorized into four species complexes: *F. incarnatum-equiseti* species complex, *F. sambucinum* species complex, *F. oxysporum* species complex, *F. solani* species complex (Table 2, Fig. 2, 3). Among the isolates from potato, representation was observed across all species complexes. Conversely, all isolates from tomato fruits were found to belong solely to *F. incarnatum-equiseti* species complex.

Within the *F. sambucinum* species complex one strain isolated from a potato tuber grouped together with strains previously isolated from grain in Belgium, wheat stem in Japan, and another potato tuber in Poland. Additionally, two genetically similar isolates were grouped with *F. solani*

species complex strains. One of these strains originated from Spanish soil, while the other was isolated from an Algerian potato tuber.

The largest number of analyzed strains belonged to the *F. incarnatum-equiseti* species complex and *F. oxysporum* species complex. Specifically, *F. oxysporum* species complex comprised 15 strains isolated from potato tubers, displaying minimal differences among them. Strains previously isolated from potato tubers in Russia and Poland also were found within this species complex.

The *F. incarnatum-equiseti* species complex demonstrated notably higher diversity. It included three strains isolated from potato tubers and six strains from tomato fruits. Potato strains have been isolated from tubers grown in different regions of Uganda. Genetically, these strains were identical in the *tef* gene region and grouped together with a strain isolated from soil in the Netherlands, identified by the authors as *F. flageliforme*. In contrast, the tomato strains within the *F. incarnatum-equiseti* species complex showed greater diversity and were divided into four distinct groups, with three of these groups represented by a single strain each. Noteworthy associations were observed, such as strain 20UgTF2 grouping with a strain previously isolated from eggplant in Tanzania, 20UgTF3 grouping with peanut strains from Mexico and Brazilian wheat, and 20UgLaTF9 grouping with a banana strain from Tanzania. Moreover, genetically similar strains, namely 20UgLaTF7, 20UgLaTF1, 20UgTF5/1, and 20UgLaTF5/2, isolated from tomato fruits in distant parts of Uganda, were closely related to the strain from the *F. incarnatum-equiseti* species complex, identified as *F. citri*.

The concatenated sequences of two genes *tef* and *tub* were analyzed in a subset of 16 strains, with four isolated from tomato fruits and the remainder from potato tubers (Fig. 3). The analysis largely revealed patterns consistent with the *tef* gene sequence analysis. However, it is worth noting that only a few strains with the analyzed *tub* sequences have been deposited in the databases, posing challenges in the identification of strains using concatenated *tef* and *tub* gene sequences.

Pathogenicity testing revealed differences between strains within all studied species and species complexes (Table 3). All fungal species analyzed developed much better growth on a tomato slices compared to potato slices.

An experiment was carried out to evaluate the susceptibility of the tested strains to fungicides (Table 4). Under laboratory conditions, on a nutrient medium with varying concentrations of fungicides, the vast majority of tested *Fusarium* spp. were highly susceptible to difenoconazole ($EC_{50} < 1$ mg/L). Increased resistance ($EC_{50} = 8.5$ mg/L) to this fungicide was found in a single strain (20UgLaPT2_1) from the *F. graminearum* species complex

Table 1. Reference strains used in the present study

Species	Strain identifier	Origin (country, substrate)	GenBank NCBI accession number		
			ITS	tub	tef
<i>Fusarium incarnatum-equiseti</i> species complex (= <i>F. flagelliforme</i>)	26MPL17AB	Russia, PL		ON292470	ON292364
<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex (= <i>F. citri</i>)	NRRL 25084	Austria, <i>Adelphocoris</i> sp.			JF740715
<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex (= <i>F. equiseti</i>)	Z331	Poland, PT	KP264661	KP674236	KP400714
“ “	31MPL17AB	Russia, PL		ON292431	ON292366
<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex (= <i>F. flagelliforme</i>)	NL19—052002	Netherlands, soil	MZ890499		MZ921842
<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex (= <i>F. semitectum</i>)	CAV2580	Tanzania, banana			KX365415
<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex	R2PS(A)	Algeria, PT	MK752405	MK752398	MK752460
“ “	FS5	Tanzania, egg-plant	JQ244854		JQ244848
“ “	MA-PET-03	Mexico, peanut root			OQ679821
“ “	F1009	Brasil, wheat			MN958256
<i>F. oxysporum</i> species complex (f. sp. <i>batatas</i>)	173VPT19AB	Vietnam, PT		ON292476	ON292417
<i>F. oxysporum</i> species complex	MFG 70165	Russia, PT			OR020727
“ “	NRRL 52785				JF740853
“ “	Z322C	Poland, PT	KP264657	KP674232	KP400710
<i>F. sambucinum</i> species complex (= <i>F. asiaticum</i>)	RTT17	Japan, wheat stem	LC500061		LC500694
<i>F. sambucinum</i> (= <i>F. boothii</i>)	MBC7644	Belgium, grain			KX881786
<i>F. sambucinum</i> species complex (= <i>F. graminearum</i>)	M216A	Poland, PT	KP295509	KP765707	KP400687
<i>F. solani</i> species complex (= <i>F. bostrycoides</i>)	NRRL 52701		JF740906		JF740784
<i>F. solani</i> species complex (= <i>F. tonkinense</i>)	7B	Algeria, PT			MK752499
<i>F. solani</i> species complex	ML	Spain, soil			MH300508
“ “	147MPT17AB	Russia, PT		ON292467	ON292380

Note. PT — potato tuber; PL — potato leaf.

Table 2. Description of strains isolated

Species	Strain	Collection site (Fig. 1)	Host plant	ITS	tef	tub
<i>Fusarium incarnatum-equiseti</i> species complex	20UgTF_2	3	T	OM421612	OM362484	
“ “	20UgTF3	3	T	OM421613	OM362475	OM362470
“ “	20UgTF5/1	3	T	OM421614	OM362476	OM362471
“ “	20UgTF5/2	3	T	OM421615	OM362478	OM362472
“ “	20UgLaTF1	2	T	OM421616	OM362479	
“ “	20UgLaTF7	2	T	OM421617	OM362477	OM362469

Table 2. Continuation

“ “	20UgLaTF9/1	2	T		OM362480	
<i>F. sambucinum</i> species complex	20UgLaPT2/1	2	P	OL364745	OM830309	OM830308
<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex	20UgLaPT1	2	P		OM362481	OM362473
“ “	20UgPT208	3	P	OM421619	OM362482	
“ “	20UgPT211	3	P	OM421620	OM362483	
<i>F. oxysporum</i> species complex	20UgMbPT5/2	4	P	OL372289	OM649880	OM649892
“ “	20UgKgPT1/3	1	P		OM649878	
“ “	20UgKgPT3	1	P	OL372288	OM649879	OM649896
“ “	20UgPT4/1	3	P	OL372290	OM649877	OM649893
“ “	20UgPT5	3	P		OM649875	OM649894
“ “	20UgKacPT15	1	P	OL372285	OM649886	OM649895
“ “	20UgPT195	3	P	OL372293	OM649881	OM649889
“ “	20UgPT199	3	P	OL372291	OM649876	
“ “	20UgPT200	3	P		OM649882	
“ “	20UgPT201	3	P		OM649885	OM649888
“ “	20UgPT205	3	P		OM649887	OM649891
“ “	20UgPT206	3	P		OM649873	
“ “	20UgPT217	3	P	OL372287	OM649883	
“ “	20UgPT241	3	P	OL372292	OM649884	
“ “	20UgPT242	3	P		OM649874	
<i>F. solani</i> species complex	20UgPT204	3	P		OM743507	OM801560
“ “	20UgPT197	3	P		OM743506	
“ “	20UgMbPT3/1	4	P	OM662233	OM743505	OM801559

Note. T — tomato; P — potato.

complex. All tested strains were susceptible to thiabendazole too ($EC_{50} < 5.1$ mg/L).

DISCUSSION

The examination of cultural and morphological characteristics, along with the analysis of species-specific regions in the studied strains, made it possible to identify fungal species present on potato tubers and tomato fruits in Uganda. being a highly diverse group of fungi, exhibits variations in its physiological characteristics. As new data on the phylogeny of the genus are obtained, its species composition changes (O'Donnell et al., 2015, 2022).

Based on our findings, *Fusarium* strains isolated from potato tubers in Uganda can be classified into four species complexes: *F. incarnatum-equiseti* species complex, *F. sambucinum* species complex, *F. oxysporum* species complex, *F. solani* species complex (Table 2, Fig. 2, 3). Most potato strains are represented by *F. oxysporum* species complex, that also dominated in potato tubers in Poland (Stefańczyk

et al., 2016) Michigan state USA (Gachango et al., 2012) and South Korea (Kim, Lee, 1994) (Table 5). Strains of *F. oxysporum* species complex were also found in potato tubers in Vietnam (unpublished data from our laboratory). In Algeria and China *F. sambucinum* prevails instead (Azil et al., 2021; Du et al., 2012). *F. solani* species complex dominated in England from 2000—2002 (Peters et al., 2008). Nevertheless, it is essential to acknowledge that the species identified in previous works may not align with the current taxonomy, considering the revision of the phylogeny of the genus.

F. incarnatum-equiseti species complex were noted in all countries, while *F. solani* species complex strains were found everywhere except China. *F. sambucinum* species complex was identified in all countries, *F. tricinctum* species complex was absent in Uganda. Species of the *F. fujikuroi* species complex were present in Algeria. These findings imply that the sample size might not be sufficient to fully ascertain the species and species complexes of *Fusarium* spp. in Uganda.



Fig. 2. Phylogenetic tree inferred from maximum-likelihood analysis of the concatenated alignment, including partial *tef* gene region (675 bp). The confidence values are indicated at the branches (1000 bootstrap replicates). PT, PL, PS — isolates from potato tubers, leaves, stems correspondingly, TF — from tomato fruits, SC — species complex.

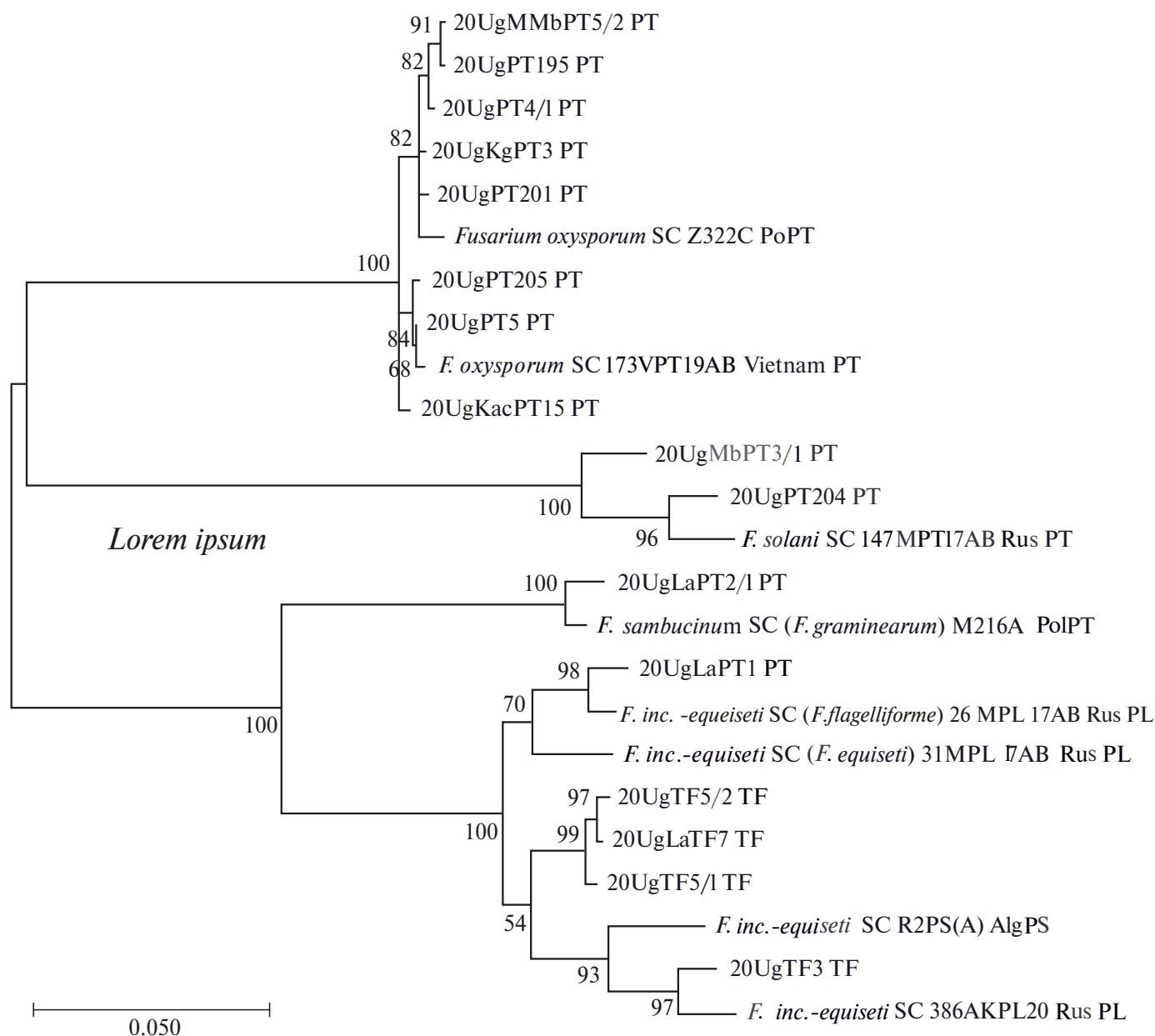


Fig. 3. Phylogenetic tree inferred from maximum-likelihood analysis of the concatenated alignment, including partial *tef* and *tub* gene regions (1230 bp). The confidence values are indicated at the branches (500 bootstrap replicates). PT, PL, PS — isolates from potato tubers, leaves, stems correspondingly, TF — from tomato fruits.

Separate strains of *Fusarium* and related species from the CBS collection were tested and identified at the species level in studies dedicated to the phylogeny of the genus. For instance, the work of Crous et al. (2021), an analysis of specific DNA regions of *F. sambucinum* (*F. sambucinum* species complex), *F. martii*, *F. noneumartii*, *F. paraeumartii*, and *F. solani* (all *F. solani* species complex) strains isolated from potato and *F. tonkinense* (*F. solani* species complex) from tomato is presented. This adds to the understanding of the genetic diversity within the *Fusarium* genus and aids in refining the classification of species in this group.

In tomato, we found strains belonging to the *F. incarnatum-equiseti* species complex. A study of *Fusarium* lesions of tomatoes in Northern Pakistan, reported 68.9% of infections being caused by *F. incarnatum-equiseti* species complex, followed by 20.7% *F. graminearum* species complex, 6.8% *F. acuminatum*, and 6.8% *F. solani* (Akbar et al., 2018). Additionally, representatives of the *F. oxysporum* species complex were found on tomato plants in various countries including Nigeria (Srinivas et al., 2019; Borisade et al., 2017). In Uganda we found one strain of *F. oxysporum* species complex in tomato fruit, but its *tef1α*

Table 3. Pathogenicity testing of *Fusarium* representatives isolated from various Uganda localities on potato and tomato slices

Species	Strain	Host plant	Lesion diameter on potato slices, mm	Lesion diameter on tomato slices, mm
<i>Fusarium incarnatum-equiseti</i> species complex	20UgTF_1	T	12*	12
<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex	20UgTF_2	T	7.5	15
“ “	20UgTF3	T	23.25	28.025
“ “	20UgTF5_1	T	9.3	13
“ “	20UgLaTF1	T	14.7	28
“ “	20UgLaTF7	T	14.4	28
“ “	20UgLaTF9_1	T	5.7	22.48
“ “	20UgPT208	P	4.8	7.5
“ “	20UgLaPT1	P	7.6	25
<i>F. sambucinum</i> species complex	20UgLaPT2_1	P	35.3	32
<i>F. oxysporum</i> species complex	20UgMbPT5_2	P	10.7	15.5
“ “	20UgKgPT1_3	P	8	19.5
“ “	20UgKgPT3	P	10.7	29
“ “	20UgKacPT_15	P	12.7	22
“ “	20UgPT4_1	P	6	19
“ “	20UgPT5	T	11.3	26.5
“ “	20UgPT195	P	13	16
“ “	20UgPT200	P	23	20
“ “	20UgPT201	P	11	14
“ “	20UgPT205	P	15.7	20
“ “	20UgPT206	P	18.3	22
“ “	20UgPT217	P	6.5	20.5
“ “	20UgPT241	P	9.33	21
“ “	20UgPT242	P	13.7	10
“ “	20UgPT243	P	9.33	23
<i>F. solani</i> species complex	20UgMbPT3_1	P	15.1	20.65
“ “	20UgPT197	P	6.67	14

Note. T — tomato; P — potato; *average diameters of three replications.

Table 4. Sensitivity of tested fungal strains to fungicides difenoconazole and thiabendazole

Species	Strain	Host plant	Sensitivity to fungicides, EC ₅₀ , mg/L	
			difenoconazole	thiabendazole
<i>Fusarium incarnatum-equiseti</i> species complex	20UgTF_1	T	0.09	0.54
“ “	20UgTF_2	T	0.08	not tested
“ “	20UgTF5_1	T	0.1	not tested
“ “	20UgLaTF1	T	0.92	0.77
“ “	20UgLaTF7	T	0.1	not tested
<i>F. oxysporum</i> species complex	20UgLaTF4	T	0.51	0.85
<i>F. sambucinum</i> species complex	20UgLaPT2_1	P	8.5	2.78

<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex	20UgPT208	P	0.08	0.73
<i>F. oxysporum</i> species complex	20UgPT4_1	P	0.48	3
“ “	20UgPT5	P	0.38	3.7
“ “	20UgKgPT1_3	P	0.42	2.63
“ “	20UgKgPT3	P	0.88	3.8
“ “	20UgKacPT_15	P	0.13	0.98
“ “	20UgPT200	P	0.87	4.17
“ “	20UgPT206	P	0.79	4.32
“ “	20UgPT242	P	0.3	5.1
<i>F. solani</i> species complex	20UgPT197	P	7.3	4.82

Note. T — tomato; P — potato.

Table 5. *Fusarium* species complexes on potato tubers in different countries (% of infections)

Species or species complexes	Uganda	Poland	Algeria	US	China
<i>Fusarium merismoides</i>		0.7			
<i>F. torulosum</i>				2.2	
<i>F. redolens</i> species complex		3.5	1.1		
<i>F. incarnatum-equiseti</i> species complex	13.8	0.7	8.6	19.2	3.1
<i>F. oxysporum</i> species complex	58.6	47.2		30.3	9.2
<i>F. sambucinum</i> species complex	6.9	23.4	82.7	22	56.2
<i>F. solani</i> species complex	20.7	11.3	5.4	7.5	
<i>F. tricinctum</i> species complex		12.7	1.1	19.8	30
<i>F. fujikuroi</i> species complex			1.1		
Total number of analyzed samples	29	142	93	228	260
DNA regions, used for analysis	β - <i>tub</i> , <i>tef1α</i>	β - <i>tub</i> , <i>tef1α</i>	<i>tef1α</i>	<i>tef1α</i>	<i>tef1α</i>

region was not sequenced. Its species was determined by the DNA sites β -*tub* (OM649897) and ITS (OL372284).

In our experiments, all tested *Fusarium* spp. strains successfully infected slices of both potato tubers and tomato fruits. Similar results were observed in studies with strains isolated from Poland, Algeria (Stefańczyk et al., 2016; Azil et al., 2021), and Vietnam (unpublished data). A particularly aggressive *F. incarnatum-equiseti* species complex strain isolated from tomato in South-Western Russia was able to infect the tomato fruits directly through the intact epidermis (Chudinova et al., 2020).

Regarding resistance to fungicides, our study revealed that all tested strains were susceptible to difenoconazole (EC_{50} = 0.08–8.5 mg/L) and thiabendazole (EC_{50} = 0.67–5.1 mg/L). These concentrations are significantly lower than the concentration of thiabendazole in the working fluid for treating tubers (for example, in the working liquid

for tuber treatment before planting concentration of thiabendazole 4800 mg/L). As a result, all the strains studied can be considered susceptible to these fungicides.

In the literature, we could not find any data on *Fusarium* strains resistant to difenoconazole. However, there is evidence of increased resistance to difenoconazole (EC_{50} = 19.2 mg/L, Rekanović et al., 2010) and the ability of *Fusarium* strains to adapt to triazoles by over-expressing drug resistance transporters (Hellin et al., 2018).

Fusarium spp. strains with increased levels of resistance to thiabendazole were found among potato tubers isolated in the USA in 1992–1993 (Hanson et al., 1996). There EC_{50} values were more than 30 mg/L. Strains with increased resistance were found in Germany (Langerfeld, 1990) and Canada (Peters et al., 2001). An analysis of strains of *F. sambucinum* isolated in different years from samples collected in North America (Desjardins et al.,

1993) showed changes in resistance to thiabendazole at the turn of 1986–1991 years. Thus, 17 strains isolated between 1963 and 1986 were susceptible to thiabendazole ($EC_{50} < 2$ mg/L), while strains isolated in 1990–1991 had significantly higher resistance ($EC_{50} = 26–48$ mg/L). However, it's important to note that among the studied *Fusarium* strains (including those in our study and the literature), no high levels of resistance ($EC_{50} > 100$ mg/L) were observed.

CONCLUSION

In conclusion, it is evident that the species diversity of fungi that infect potato tubers and tomato fruits in the tropical zone remains poorly studied and is often overlooked when developing protective measures. It is crucial to recognize that different *Fusarium* species exhibit variations in pathogenicity and susceptibility to fungicides (Hanson et al., 1996). Consequently, further research on the mycobiota of potato and tomato is highly relevant and should be pursued. Understanding the composition of fungal species that affect these crops can lead to the development of more effective and targeted strategies for disease management, thus enhancing agricultural productivity and food security in the tropical regions. Continued efforts in this area will undoubtedly contribute to the advancement of agricultural practices and sustainable crop protection.

This research was supported by the Russian Science Foundation (grant N 23-16-00048).

REFERENCES

- Abdurahman A., Parker M.L., Kreuze J. et al. Molecular epidemiology of *Ralstonia solanacearum* species complex strains causing bacterial wilt of potato in Uganda. *Phytopathology*. 2019. V. 109. P. 1922–1931. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-18-0476-R>
- Akbar A., Hussain S., Ullah K. et al. Detection, virulence, and genetic diversity of *Fusarium* species infecting tomato in Northern Pakistan. *PLOS One*. 2018. V. 13 (9). P. e0203613. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203613>
- Azil N., Stefańczyk E., Sobkowiak S. et al. Identification and pathogenicity of *Fusarium* spp. associated with tuber dry rot and wilt of potato in Algeria. *Eur. J. Plant Pathol.* 2021. V. 159. P. 495–509. <https://doi.org/10.1007/s10658-020-02177-5>
- Borisade O.A., Uwaidem Y.I., Salami A.E. Preliminary report on *Fusarium oxysporum* f. sp. *Lycopersici* (sensu lato) from some tomato producing agroecological areas in South-western Nigeria and susceptibility of F1-resistant tomato hybrid (F1-Lindo) to infection. *Ann. Res. Rev. Biol.* 2017. V. 18 (2). P. 1–9. <https://doi.org/10.9734/ARRB/2017/34626>
- Byarugaba A.A., Mukasa S.B., Barekye A. et al. Interactive effects of Potato virus Y and Potato leafroll virus infection on potato yields in Uganda. *Open Agriculture*. 2020. V. 5. P. 726–739. <https://doi.org/10.1515/opag-2020-0073>
- Chudinova E.M., Shkunkova T.A., Elansky S.N. Fungal pathogens of tomato in South-Western Russia (Krasnodar territory). *Plant Protection News*. 2020. V. 103 (3). P. 210–212. <http://dx.doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-3-4998>
- Crous P.W., Lombard L., Sandoval-Denis M. et al. *Fusarium*: More than a node or a foot-shaped basal cell. *Stud. Mycol.* 2021. V. 98. P. 100116. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2021.100116>
- Desjardins A.E., Christ-Harned E.A., McCormick S.P. et al. Population structure and genetic analysis of field resistance to thiabendazole in *Gibberella pulicaris* from potato tubers. *Phytopathology*. 1993. V. 83 (2). P. 164–170.
- Du M., Ren X., Sun Q. et al. Characterization of *Fusarium* spp. causing potato dry rot in China and susceptibility evaluation of Chinese potato germplasm to the pathogen. *Potato Res.* 2012. V. 55. P. 175–184. <http://dx.doi.org/10.1007/s11540-012-9217-6>
- Gachango E., Hanson L.E., Rojas A. et al. *Fusarium* spp. causing dry rot of seed potato tubers in Michigan and their sensitivity to fungicides. *Plant Disease*. 2012. V. 96. P. 1767–1774. <https://doi.org/10.1094/pdis-11-11-0932-re>
- Hanson L.E., Schwager S.J., Loria R. Sensitivity to thiabendazole in *Fusarium* species associated with dry rot of potato. *Phytopathology*. 1996. V. 86. P. 378–384.
- Harahagazwe, D., Condori B., Barreda C. et al. How big is the potato (*Solanum tuberosum* L.) yield gap in Sub-Saharan Africa and why? A participatory approach. *Open Agriculture*. 2018. V. 3. P. 180–189. <https://doi.org/10.1515/opag-2018-0019>
- Hellin P., King R., Urban M. et al. The adaptation of *Fusarium culmorum* to DMI fungicides is mediated by major transcriptome modifications in response to azole fungicide, including the overexpression of a PDR transporter (FcABC1). *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. Art. 1385. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01385>
- Ivanova A.E., Denisova E., Musunguzi P. et al. Biological indicators of soil condition on the Kabanyolo experimental field, Uganda. *Agriculture*. 2021. V. 11. P. 1228. <http://dx.doi.org/10.3390/agriculture11121228>
- Kim J.C., Lee Y.W. Sambutoxin, a new mycotoxin produced by toxic *Fusarium* isolates obtained from rotted potato tubers. *Appl. and Env. Microbiol.* 1994. V. 60. P. 4380–4386.
- Langerfeld E. Resistance to thiabendazole of *Fusarium coeruleum*. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*. 1990. V. 42 (5). P. 79.
- Namugga P., Sibiya J., Melis R. et al. Yield response of Potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes to late blight caused by *Phytophthora infestans* in Uganda. *Am.J. Pot. Res.* 2018. V. 95. P. 423–434. <https://doi.org/10.1007/s12230-018-9642-4>
- Njoroge A.W., Andersson B., Yuen J.E. et al. Greater aggressiveness in the 2_A1 lineage of *Phytophthora infestans* may

- partially explain its rapid displacement of the US-1 lineage in east Africa. *Plant Pathol.* 2019. V. 68. P. 566—575. <https://doi.org/10.1111/ppa.12977>
- Njoroge A.W., Tusiime G., Forbes G.A., et al. Displacement of US-1 clonal lineage by a new lineage of *Phytophthora infestans* on potato in Kenya and Uganda. *Plant Pathol.* 2016. V. 65. P. 587—592. <https://doi.org/10.1111/ppa.12451>
- O'Donnell K., Kistler H.C., Cigelnik E. et al. Multiple evolutionary origins of the fungus causing Panama disease of banana: Concordant evidence from nuclear and mitochondrial gene genealogies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1998. V. 95. P. 2044—2049.
- O'Donnell K., Ward T.J., Robert V.A.R.G. et al. DNA sequence-based identification of *Fusarium*: current status and future directions. *Phytoparasitica.* 2015. V. 43. P. 583—595. <https://doi.org/10.1007/s12600-015-0484-z>
- O'Donnell K., Whitaker B.K., Laraba I. et al. DNA Sequence-Based Identification of *Fusarium*: A Work in Progress. *Plant Dis.* 2022. V. 106 (6). P. 1597—1609. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-21-2035-SR>
- Peters J.C., Lees A.K., Cullen D.W. et al. Characterization of *Fusarium* spp. responsible for causing dry rot of potato in Great Britain. *Plant Pathol.* 2008. V. 57. 262—271. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01777.x>
- Peters R.D., Macdonald I.K., MacIsaac K.A. et al. First report of thiabendazole-resistant isolates of *Fusarium sambucinum* infecting stored potato in Nova Scotia, Canada. *Plant Disease.* 2001. V. 85 (9). 1030. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2001.85.9.1030A>
- Potato Roadmap Uganda 2021. Ministry of foreign affairs. Haag, 2021.
- Rekanović E., Mihajlović M., Potočnik I. In vitro sensitivity of *Fusarium graminearum* (Schwabe) to difenoconazole, prothioconazole and thiophanate-methyl. *Pestic. Phytomed.* (Belgrade). 2010. V. 25 (4). P. 325—333. <http://dx.doi.org/10.2298/PIF1004325R>
- Srinivas C., Nirmala Devi D., Narasimha Murthy K. et al. *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* causal agent of vascular wilt disease of tomato: Biology to diversity. A review. *Saudi J. Biol. Sci.* 2019. V. 26 (7). P. 1315—1324. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.06.002>
- Stefańczyk E., Sobkowiak S., Brylińska M. et al. Diversity of *Fusarium* spp. associated with dry rot of potato tubers in Poland. *Eur. J. Plant Pathol.* 2016. V. 145. P. 871—884. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-0875-0>
- Tumwine J., Frinking H.D., Jeger M.J. Tomato late blight (*Phytophthora infestans*) in Uganda. *Int. J. of Pest Management.* 2002. V. 48 (1). P. 59—64. <https://doi.org/10.1080/09670870110094350>
- Watanabe M., Yonezawa T., Lee K. et al. Molecular phylogeny of the higher and lower taxonomy of the *Fusarium* genus and differences in the evolutionary histories of multiple genes. *BMC evolutionary biology.* 2011. V. 11. P. 322. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-322>
- White T.J., Bruns T., Lee S.J.W.T. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, T.J. White (eds). *PCR-protocols and applications — a laboratory manual.* Academic Press, San Diego, 1990, pp. 315—322.

Виды рода *Fusarium*, поражающие клубни картофеля и плоды томата в Уганде

А.С. Еланский^{a, #}, С.М. Миславский^{b, ##}, Е.М. Чудинова^{a, ###}, Л.Ю. Кокаева^{a, b, ###},
С.Н. Еланский^{a, b, #####}, Е.Е. Денисова^{b, #####}, И.А. Ильичев^{b, #####}, А.Ф. Белосохов^{b, #####}, Я. Бамутазе^{c, #####},
П. Музингузи^{d, #####}, Е. Ополот^{d, #####}, П.В. Красильников^{b, #####}

^a Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы, Москва, Россия

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

^c Университет Макерере, факультет географии, геоинформатики и климата, Кампала, Уганда

^d Университет Макерере, кафедра сельскохозяйственной продукции, факультет сельскохозяйственных наук, Кампала, Уганда

*e-mail: sasha.elansky@gmail.com

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

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

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

*****e-mail: elanskiy_sn@pfur.ru

*****e-mail: denisova.elizavet@gmail.com

*****e-mail: igor.ilichev.msu@gmail.com

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

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

*****e-mail: patrick.musinguzi@mak.ac.ug

*****e-mail: oplote@yahoo.com

*****e-mail: pavel.krasilnikov@gmail.com

Картофель и томат являются одними из наиболее широко возделываемых культур в Уганде. В 2020 г. 22 штамма *Fusarium spp.* были выделены из клубней картофеля и семь штаммов из плодов томата. Образцы были собраны на фермах в четырех регионах Уганды. Идентификацию видов грибов проводили с использованием культурально-морфологических характеристик и секвенирования части генов фактора элонгации 1 (*tef 1*) и бета-тубулина (β -*tub*), а также региона ITS1—5.8S—ITS2 (ITS). Анализ выделенных штаммов из клубней картофеля выявил наличие видовых комплексов *Fusarium oxysporum* species complex, *F. solani* species complex, *F. sambucinum* species complex, *F. incarnatum-equiseti* species complex. В плодах томата был обнаружен только *F. incarnatum-equiseti* species complex. Все проанализированные штаммы проявляли способность успешно заражать как поврежденные плоды томата, так и клубни картофеля. Анализ устойчивости к фунгицидам показал, что исследуемые штаммы были чувствительны к дифеноконазолу ($EC_{50} = 0.08\text{—}8.5$ мг/л) и тиабендазолу ($EC_{50} = 0.67\text{—}5.1$ мг/л).

Ключевые слова: фузариоз картофеля, фузариоз томата, сухая гниль клубней картофеля, тропическое овощеводство