



МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ



СОДЕРЖАНИЕ

Том 58, номер 4, 2024

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

- Систематика и филогения миксомицетов: вчера, сегодня, завтра
Е. Л. Мороз, В. И. Гмошинский, О. Н. Щепин, Ю. К. Новожилков 261

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

- Микобиота планируемой ООПТ “Максимъярви” (Республика Карелия, Россия)
А. В. Руоколайнен, О. О. Предтеченская 280
- Дополнение к списку видов грибов, ассоциированных с чужеродными и местными древесными растениями в Свердловской области (Россия, Средний Урал)
А. Г. Ширяев, Т. С. Булгаков, О. С. Ширяева, О. А. Киселева, И. В. Змитрович 294
- Мониторинг ксилотрофных агарикомитетов в некоторых типах еловых лесов и березняке разнотравном (подзона южной тайги, Пермский край, Россия)
А. С. Шишигин, Л. Г. Переведенцева, В. С. Боталов 303

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

- Влияние методов хранения на жизнеспособность и скорость роста макромицетов
Н. С. Комиссаров, М. Ю. Дьяков, Л. В. Гарибова 314

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

- Характеристика северо-западной и северокавказской популяций *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* по вирулентности и микросателлитным локусам в 2022 году
Е. И. Гуляева, Е. Л. Шайдаюк 327
-

Contents

Vol. 58, No. 4, 2024

REVIEWS AND DISCUSSIONS

- Systematics and phylogeny of *Myxomycetes*: yesterday, today, tomorrow
E. L. Moroz, V. I. Gmoshinskiy, O. N. Shchepin, Yu. K. Novozhilov 261
-

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

- Mycobiota of the planned protected area Maksimjarvi (Republic of Karelia, Russia)
A. V. Ruokolainen, O. O. Predtechenskaya 280
- Additions to species list of fungi associated with alien and native woody plants in Sverdlovsk Region (Russia, Middle Ural)
A. G. Shiryayev, T. S. Bulgakov, O. S. Shiryayeva, O. A. Kiseleva, I. V. Zmitrovich 294
- Xylotrophic *Agaricomycetes* monitoring in some types of spruce and birch forests (subzone of the southern taiga, Perm Territory, Russia)
A. S. Shishigin, L. G. Perevedentseva, V. S. Botalov 303
-

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

- Influence of storage methods on the vitality and growth rate of macrofungi
N. S. Komissarov, M. Yu. Dyakov, L. V. Garibova 314
-

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

- Diversity of Northwestern and North Caucasian populations of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* by virulence and microsatellite loci in 2022
E. I. Gulyaeva, E. L. Shaydayuk 327
-
-

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

УДК 582.241(571.1)

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ МИКСОМИЦЕТОВ: ВЧЕРА, СЕГОДНЯ, ЗАВТРА

© 2024 г. Е. Л. Мороз^{1,*}, В. И. Гмошинский^{2,**}, О. Н. Щепин^{3,***}, Ю. К. Новожилов^{3,****}

¹ Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, 220072 Минск, Республика Беларусь

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

³ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия

⁴ Институт ботаники и ландшафтной экологии, Грайфсвальдский университет, 17487 Грайфсвальд, Германия

*e-mail: moroze.l@tut.by

**e-mail: rubisco@list.ru

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

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

Поступила в редакцию 05.01.2024 г.

После доработки 15.03.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Миксомицеты (*Mухомycetes*) — амeboидные грибообразные организмы (*Amoebozoa*) с уникальным жизненным циклом, характеризующиеся большим морфологическим разнообразием спорофоров. Благодаря схожести этих структур с плодовыми телами некоторых представителей отделов *Ascomycota* и *Basidiomycota*, с момента первого известного научного описания в 1654 г. миксомицеты относили к грибам. Только в XIX в., когда удалось установить особенности их жизненного цикла, стала понятна обособленность этой группы от грибов. В результате с конца XIX до середины XX вв. сложилась достаточно стабильная таксономическая система, основанная главным образом на морфологических признаках спорофоров и спор. Однако было показано, что эти признаки довольно изменчивы и зависят от условий окружающей среды, а также могут быть результатом конвергентной эволюции. Это часто вызывает затруднения при идентификации видов и таксонов более высокого ранга. В первой декаде XXI в., благодаря развитию молекулярно-генетических и микроскопических методов, а также накоплению данных о нуклеотидных последовательностях маркерных генов, удалось получить первые данные об эволюционных взаимоотношениях ряда таксонов. Знаковой вехой развития систематики миксомицетов стала публикация в 2019 г. первой филогенетической системы. В настоящее время продолжаются попытки построения филогений различных таксонов миксомицетов и поиски их соответствия с системами, построенными на морфологических признаках. В работе приводится вариант системы миксомицетов с учетом всех изменений и дополнений по состоянию на июнь 2024 года.

Ключевые слова: история микологии, маркерные гены, морфология, таксономия, *Amoebozoa*.

DOI: 10.31857/S0026364824040018, **EDN:** uxeose

ВВЕДЕНИЕ

Миксомицеты (*Mухомycetes*) — амeboидные грибообразные организмы (*Amoebozoa*), насчитывающие около 1100 видов (Lado, 2005–2023). Их отличительной особенностью является уникальный жизненный цикл (Novozhilov, Gudkov, 2000). Споры, формирующиеся в спорофорах, прорастают в амeboидные (миксамебы) или двухжгутиковые клетки с одним длинным и одним коротким гладкими жгутиками. Миксамебы могут делиться митозом, образуя в благоприятных условиях многочисленные популяции. Дальнейшее попарное слияние гаплоидных подвижных клеток

приводит к образованию плазмодия — диплоидной многоядерной клетки, однако описано множество отклонений от этого классического сценария (Clark, Haskins, 2010). Плазмодий имеет обычный набор цитоплазматических органелл эукариот, покрыт цитоплазматической мембраной и слизистым чехлом, а также обладает амeboидным типом движения с ритмичными токами цитоплазмы. Для него характерны отрицательный фото- и положительный гидро- и трофотаксис. При неблагоприятных условиях миксамебы и жгутиконосные клетки образуют микроцисты, тогда как плазмодий превращается в склероций, состоящий из

многоядерных сферул, или макроцист (Schnittler et al., 2012; Keller et al., 2022). Для миксомицетов характерен смешанный тип питания. Он может быть фаготрофным, пиноцитозным или осмотрофным. Пищей служат бактерии, микроводоросли, мицелиальные грибы, дрожжи и другие микроорганизмы, включая миксамеб (Yachevskiy, 1907; Martin, Alexopoulos, 1969; Madelin, 1984; Novozhilov, 1993; Novozhilov et al., 2022a). Из многоядерного плазмодия формируется многоспоровый спорофор, содержащий от двух, как у *Echinostelium bisporum* (L.S. Olive et Stoian.) K.D. Whitney et L.S. Olive, до миллионов спор, как у *Brefeldia maxima* (Fr.) Rostaf.

Миксомицеты — одна из немногих групп протистов, представители которой формируют спорофоры, которые можно длительно хранить в гербариях (Schnittler et al., 2012; Stephenson, Schnittler, 2017). Большинство видов имеет сравнительно разнообразную морфологию структур спорофоров и спор, что позволило использовать их признаки для построения традиционной “морфологической” системы миксомицетов (Martin, 1949, 1960; Krzemieniewska, 1960; Martin, Alexopoulos, 1969; Nannenga-Bremekamp, 1974, 1991; Farr, 1976; Martin et al., 1983; Novozhilov, 1993; Lado, Pando, 1997; Neubert et al., 1993, 1995, 2000; Poulain et al., 2011a, 2011b; Gmoshinskiy et al., 2021).

Морфологические характеристики спорофоров и спор довольно изменчивы в зависимости от условий окружающей среды. Особенно варьирует характер отложения извести на поверхности спорофоров, что является одним из ключевых признаков в традиционной систематике (Walker, Stephenson, 2016; Ronikier et al., 2022). Уже первые данные о молекулярной филогении этой группы показали ее несоответствие с принятой в тот момент системой миксомицетов (Fiore-Donno et al., 2005). Более того, последующие исследования показали, что многие хорошо заметные макроскопические признаки возникли в результате конвергентной эволюции у неродственных таксонов. Результаты филогенетических исследований были недавно обобщены и на их основе была предложена первая версия таксономической системы (Leontyev et al., 2019a; Leontyev, Schnittler, 2022). Однако за последнее время эта система претерпела значительные изменения.

Целью данной публикации является обзор создания и развития системы миксомицетов.

Морфологическая система миксомицетов. История становления и современность

Первое известное описание миксомицета относится к 1654 г., когда немецкий естествоиспытатель Томас Панков (Thomas Panckow) в своей работе “Herbarium

Portatile” приводит описание организма, который можно идентифицировать как представителя рода *Lycogala* Adans. (Panckow, 1654). Подобные описания и изображения миксомицетов, которые были определены как грибы, можно встретить и в других трудах естествоиспытателей Европы в XVII—XIX вв. (Ing, Stephenson, 2022). Однако уже в этот период родство грибов и миксомицетов подвергалось сомнению. Еще в 1797 г. немецкий исследователь Генрих Адольф Шрадер (Heinrich Adolph Schrader; 1767—1836; профессор ботаники в г. Геттингене в Германии) в монографии “Nova Plantarum Genera” (1797) впервые высказал предположение, что миксомицеты — это естественная группа организмов, совершенно отличная от грибов (Schrader, 1797). Тем не менее долгое время его точка зрения оставалась непризнанной и забытой. Даже выдающийся шведский миколог, естествоиспытатель-энциклопедист Элиас Магнус Фриз (Elias Magnus Fries) (1794—1878), заложивший основы современной микологии, в своей работе “Systema Mycologicum” включил миксомицеты в состав *Gasteromycetes* в границах отдельного подотряда *Myxogastres* (“слизистые желудки”) в связи с наличием у них слизистого плазмодия (Fries, 1829). При этом в описаниях миксомицетов он не учитывал микроскопические признаки спорофоров и спор (орнаментация спор, известковые включения и структура капиллиция). Чуть позже — в 1833 г. — немецкий исследователь Карл Фридрих Вильгельм Валлрот (Carl Friedrich Wilhelm Wallroth) (1792—1857) в своей книге “Flora Cryptogramica Germaniae” ввел термин миксомицеты *Myxomycetes*, или “слизевые грибы”, вместо термина *Myxogastres* (Wallroth, 1833). В этот таксон, кроме миксомицетов, вошли также отдельные роды гастеромицетов. В том же году другой немецкий ученый-энциклопедист Генрих Фридрих Линк (Heinrich Friedrich Link) (1767—1851) разделил *Myxomycetes* и *Gasteromycetes* на два отдельных подотряда, исключив из первого все роды гастеромицетов (Link, 1833). Одним из последователей Фриза был “отец британской микологии” Майлз Джозеф Беркли (Miles Joseph Berkeley) (1803—1889). Его книга “British Fungi”, опубликованная в 1836 г., быстро стала классической работой по миксомицетам. Он выявил в Великобритании 63 вида, четыре из которых были новыми для науки. Как и Фриз, Беркли не использовал для определения таксонов микроскопические признаки, а только признаки, которые мог наблюдать с помощью ручной лупы. Он считал миксомицеты грибами на основании того, что споры миксомицетов находятся под оболочкой, т.е. заключены в мешок (Berkeley, 1836).

Работы немецкого ученого, миколога, ботаника, микробиолога, основателя фитопатологии Г.А. де Бари (Heinrich Anton de Bary) (1831—1888) и польских

исследователей, ботаников Л.С. Ценковского (Leon Cienkowski) (1822–1887) и Ю.О. Александровича (Jerzy Aleksandrowicz) (1819–1894) по физиологии, морфологии и биологии развития миксомицетов, а также описание их жизненного цикла послужили научным подтверждением того, что миксомицеты не являются настоящими грибами. В работе “Das Plasmodium” Ценковский описывает процессы прорастания спор, появление амебоидных и жгутиконосных клеток, их слияние и превращение в плазмодий. Он первым проследил весь цикл развития миксомицета от споры до споры, ввел термины “плазмодий” и “микрочиета” (Cienkowski, 1863). В 1859 г. в книге “Die Mycetozoen” де Бари ввел термин *Mycetozoa* (или грибовидные животные) и утверждал, что между миксомицетами и грибами существует лишь внешнее, случайное сходство. Он склонялся к мнению, что миксомицеты имеют гораздо больше родства с животными, чем с растениями (de Bary, 1859, 1887). Эту точку зрения поддержал Эрнст Генрих Геккель (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel) (1834–1919) – немецкий естествоиспытатель, который поместил *Myxogastrea* в группу простейших *Protista* (Haeckel, 1868). В 1872 г. Александрович опубликовал первую обзорную работу на русском языке, посвященную миксомицетам “Строение и развитие споровместилищ миксомицетов” (Aleksandrowicz, 1872).

В 1875 г., под руководством де Бари, польский исследователь Юзеф Томаш Ростафинский (Jozef Tomasz Rostafinski) (1850–1928) опубликовал монографию “Śluzowce Monografia”. Работа была иллюстрирована точными и детализированными рисунками миксомицетов и стала основой дальнейших исследований этих организмов. Следует отметить, что Ростафинский первым предложил классификацию миксомицетов на основе как макро-, так и микроскопических признаков спорофоров (Rostafinski, 1875). Эта классификация, хоть и со значительными изменениями, существует и по сей день. В классификации Ростафинского, в группу *Endosporeae* (*Myxogastraceae*) были включены виды со спорами, формирующимися под общей оболочкой спорофора. Он выделил две группы миксомицетов: *Lamprosporeae* со спорами желтого или бурого цвета и *Amaurosporeae* со спорами фиолетового или буро-фиолетового цвета. Следует подчеркнуть, что Ростафинский рассматривал род *Ceratiomyxa* J. Schröt. в отдельной группе *Exosporeae* с семейством *Ceratiomyxaceae*. Споры у видов *Ceratiomyxa* формируются на индивидуальных тонких ножках экзогенно, т.е. они не покрыты общей оболочкой спорофора. Ростафинский утверждал, что миксомицеты не имеют общих черт с грибами и, вероятно, даже не обладают общим с ними происхождением (Rostafinski, 1875). Он был первым из исследователей,

кто собрал и привел в порядок многочисленные номенклатурные синонимы видов миксомицетов. Надо отметить, что все это он делал еще до появления Кодекса ботанической номенклатуры в современном понимании, однако большинство из предложенных им номенклатурных комбинаций признается и по сей день. Труд Ростафинского был написан на польском языке, что затрудняло ознакомление с ним исследователей из других стран. Впоследствии монография частично была переведена на английский язык Мордехем Кубиттом Куком (Mordecai Cubitt Cooke) (1825–1914), возглавлявшим отделение микологии Королевских ботанических садов Кью (Ing, Stephenson, 2022). В 1877 г. вышла книга Кука “The Myxomycetes of Great Britain”, в которой была изложена и принята система Ростафинского (Cooke, 1877).

Преемником Кука в Кью стал Джордж Масси (George Masee) (1847–1917), один из основателей Британского микологического общества и его первый президент. Он написал ряд справочников по британским грибам и опубликовал в 1892 г. “Monograph of the *Myxogastres*”. Масси относил миксомицеты к грибам и не рассматривал их как простейших (Masee, 1892). В его книге есть интересные подробные описания и цветные иллюстрации множества новых видов, многие из которых к настоящему времени переведены в синонимы (Ing, Stephenson, 2022).

Выдающимися исследователями миксомицетов первой половины XX века были Артур Листер (F.R.S. Arthur Lister) (1830–1908) и его дочь Гулиельма Листер (Gulielma Lister) (1860–1949). Артур Листер изучал коллекции Королевских ботанических садов Кью, Британского музея, Страсбурга и Парижа. Обладая широким кругом корреспондентов, он получал гербарные образцы из многих стран мира. Его гербарная коллекция, переданная в отдел ботаники Британского Музея (Ing, Stephenson, 2022), стала основой монографии “A monograph of the *Mycetozoa*”. В ней принята несколько дополненная и детализированная система Ростафинского (Lister, 1894). Впоследствии его дочь, Гулиельма Листер, продолжит исследования своего отца и в 1911, а также в 1925 г. под ее редакцией выходят второе и третье издания “A Monograph of the *Mycetozoa*” с прекрасными цветными иллюстрациями (Lister, 1911, 1925). Она была одной из первых женщин, ставших членом Лондонского Линнеевского общества (1904 г.), членом совета общества (1915–1917 гг., 1927–1931 гг.) и его вице-президентом (1929–1931 гг.), членом Британского микологического общества с 1903 г., его президентом в 1912 и 1932 гг., а с 1924 г. – почетным его членом (Ing, Stephenson, 2022). Монография “A monograph of the *Mycetozoa*” (Lister, 1925) станет на многие годы настольной книгой исследователей этих организмов и в значительной

мере будет стимулировать интерес к миксомицетам в США, где была сформирована блестящая школа исследователей миксомицетов, ярким представителем которой был Томас Хьюстон Макбрайд (Thomas Houston Macbride) (1848–1934), опубликовавший в 1899 г. монографию “The North American slime-moulds” (Macbride, 1899), а в 1922 г. — второе ее издание (Macbride, 1922). Впоследствии эти две работы легли в основу монографии “The *Myxomycetes*” (Macbride, Martin, 1934), написанную Макбрайдом в соавторстве с Дж.У. Мартином (George W. Martin) (1886–1971). Мартин, в свою очередь, в соавторстве с К.Дж. Алексопулосом (Constantine John Alexopoulos) (1907–1986) опубликовал другую монографию с тем же названием “The *Myxomycetes*” (Martin, Alexopoulos, 1969). В других странах также активно продолжалось изучение миксомицетов: были опубликованы монографии о миксомицетах Польши (Krzemieniewska, 1960), Испании (Lado, Pando, 1997), Австрии и Германии (Neubert et al., 1993, 1995, 2000), Нидерландов (Nannenga-Bremekamp, 1974), России (Novozhilov, 1993, 2005), Японии (Emoto, 1977; Yamamoto, 1998, 2021), Великобритании и Ирландии (Ing, 1999), Франции (Poulain et al., 2011a, 2011b), Бразилии и сопредельных государств (Farr, 1976), Китая (Li, 2005, 2008a, 2008b), Индии (Thind, 1977; Lakhanpal, Mukherji, 1981) и других стран.

Российские исследователи в XIX в. сыграли значительную роль в изучении строения, биологии и положения миксомицетов в системе органического мира. Михаил Степанович Воронин (1833–1903) и Андрей Сергеевич Фаминцин (1835–1918) изучили жизненный цикл *Ceratiomyxa* (Famintzin, Woronin, 1873).

Огромный вклад в обобщение данных о миксомицетах внес Артур Артурович Ячевский (1863–1932) — основоположник отечественной микологии и фитопатологии. Он вел активную переписку с коллегами как в России, так и за рубежом, обменивался и выкупал коллекции эксикатов и собрал внушительный по размерам гербарий, насчитывающий более 2000 образцов, который и по сей день доступен широкому кругу исследователей в Микологическом гербарии Всероссийского института защиты растений (г. Пушкин) (Berestetskaya et al., 2012). А.А. Ячевский подготовил фундаментальную монографию “Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевика” (Yachevskiy, 1907). Ячевский, как и Ростафинский, придерживался взглядов, что “миксомицеты не имеют собственно ничего общего с грибами”, но, в отличие от Ростафинского, считал, что миксомицеты и грибы имеют общее происхождение (Yachevskiy, 1907). Включение миксомицетов в многотомное издание микологической флоры России, как это изложил сам Артур Артурович, было обусловлено “лишь практическими соображениями; не говоря уже про то, что

в большинстве даже современных учебников миксомицеты всегда помещены в начало обзора грибов” (Yachevskiy, 1907). Однако это породило ошибочное представление ряда исследователей, что Ячевский относил миксомицеты к грибам.

В 1970 г. американский миколог и протозоолог Линдси Шеперд Олив (Lindsay Shepherd Olive) (1917–1988) приступил к изучению близких миксомицетам протостелиевых (*Protosteliomycetes*). Они обладают похожей ультраструктурой жгутикового аппарата, трубчатыми кристами митохондрий, способностью к образованию плодовых тел. Л.Ш. Олив предложил рассматривать миксомицеты (*Myxomycetes*) или настоящие слизевики (true slime molds) в подклассе *Myxogastria* царства *Protista* (Olive, 1970, 1975). Длительное время миксомицеты продолжали рассматривать либо в границах грибов (Krzemieniewska, 1960; Martin, 1960; Martin, Alexopoulos, 1969), либо относили их к простейшим (Margulis, 1971; Olive, 1970, 1975). Классификации таксонов миксомицетов высокого ранга до сих пор подчиняются одновременно Международному кодексу номенклатуры водорослей, грибов и растений (Turland et al., 2018) и Международному кодексу зоологической номенклатуры (International Code, 1999). Однако их изучение до сих пор проводится в организациях, где изучаются грибы, а большинство описаний таксонов было выполнено в соответствии с правилами Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений. В этой связи для сохранения стабильности номенклатуры именно его рекомендуют использовать для описания таксонов в пределах класса *Myxomycetes* (Ronikier, Halamski, 2018).

Система миксомицетов, основанная на морфологии спорофоров, практически в современном варианте представлена в работе Дж. Мартина и К. Алексопулоса (Martin, Alexopoulos, 1969). В ней миксомицеты имели ранг класса (*Myxomycetes*) и были разделены на два подкласса — *Ceratiomyxomycetidae* с единственным родом *Ceratiomyxa* и *Myxogastromycetidae* с пятью порядками (*Echinosteliales*, *Liceales*, *Trichiales*, *Physarales* и *Stemonitidales*) (Krzemieniewska, 1960; Martin, 1960; Martin, Alexopoulos, 1969; Martin et al., 1983; Novozhilov, 1993; Lado, Pando, 1997; Neubert et al., 1993, 1995, 2000; Poulain et al., 2011a, 2011b). Длительное время эта классификация претерпевала лишь незначительные изменения (Lado, Eliasson, 2022) и базировались только на сходстве или различиях морфологических признаков спорофоров.

Использование молекулярно-генетических методов позволило значительно продвинуться в понимании эволюционных взаимоотношений таксонов миксомицетов и показало, что это монофилетическая группа

организмов, входящая в эукариотическую супергруппу *Amoebozoa*, которая включает большинство амебодных протистов (Cavalier-Smith, 2013; Adl et al., 2019; Leontyev, Schnittler, 2022).

В последние два десятилетия молекулярная филогенетика миксомицетов бурно развивается (Baldauf, Doolittle, 1997; Fiore-Donno et al., 2005, 2008, 2010, 2011; Novozhilov et al., 2013b, 2013c, 2022a, 2023b; Kretzschmar et al., 2016; Leontyev et al., 2019a; 2019b, 2023; Leontyev, Schnittler, 2022; Lado et al., 2022; Gmoshinskiy et al., 2023a, 2023b). При этом все чаще стали выявляться противоречия между “морфологическими” классификациями и филогенетическими деревьями, построенными на основании анализа маркерных генов (García-Cunchillos et al., 2022; Ronikier et al., 2022; García-Martín et al., 2023; Gmoshinskiy et al., 2023b; Prikhodko et al., 2023a, 2023b).

Основные гены, используемые в филогенетических построениях для миксомицетов

Ген РНК малой субъединицы рибосомы (ген 18S рРНК, *18S rRNA* gene, *18S rDNA*, *nrSSU* = nuclear small subunit) находится в ядре на минихромосомах в так называемых ядерных рибосомных оперонах — уникальных структурах, содержащих серию генов и некодирующих участков, ответственных за синтез рибосом. При этом подобных оперонов в ядре содержится сразу множество копий (Johansen et al., 1992; Torres-Machorro et al., 2010), что очень облегчает работу с организмами, обладающими небольшими размерами, из которых сложно получить большое количество геномной ДНК (Steitz, 2008). С этим геном легко работать также и потому, что он подвержен процессу гомогенизации: один из “родительских” вариантов гена после слияния двух миксамеб элиминируется, в результате чего все копии гена в пределах плазмодия имеют одинаковую последовательность. Этот ген является одним из наиболее часто используемых в молекулярно-филогенетических исследованиях миксомицетов (Fiore-Donno et al., 2008, 2010; Schnittler et al., 2017).

Из-за высокой изменчивости рибосомных генов миксомицетов универсальные для других *Amoebozoa* праймеры не подходят для ПЦР-амплификации даже консервативных участков гена *nrSSU* миксомицетов (Feng, Schnittler, 2017). Ситуация осложняется тем, что ген *nrSSU* содержит большое число интронов различной длины, которые могут занимать до 70% всей последовательности и сильно затрудняют получение данных (Feng, Schnittler 2015; Feng et al., 2016; Wikmark et al., 2007a, 2007b). Более того, не удается

подобрать праймеры к *nrSSU*, которые работали бы по отношению ко всем группам миксомицетов.

Проведенные исследования показали перспективность использования для ДНК-штрихкодирования (баркодинга) миксомицетов фрагмента первой части гена *nrSSU* (около 600 п.н.), свободной от интронов (Kamono et al., 2013; Pawlowski et al., 2012). Было подтверждено, что *nrSSU* в качестве ДНК-штрихкода хорошо идентифицирует практически все изученные морфовиды, а во многих случаях также выявляет внутривидовое разнообразие вариантов этой последовательности, часть которых может соответствовать криптическим видам (Borg Dahl et al., 2018; Feng, Schnittler, 2017; Novozhilov et al., 2013a, 2023, 2024; Shchepin et al., 2017).

Сцепленное наследование с геном 18S рРНК имеют гены внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS1 и ITS2), которые широко применяются как филогенетические маркеры или ДНК-штрихкоды во многих микологических работах. Он был успешно опробован при изучении видов рода *Fuligo* Haller (Норре, 2013) и при исследовании филогенетической графии *Didymium squamulosum* (Alb. et Schwein.) Fr. et Palmquist (Winsett, Stephenson, 2008). Из-за чрезмерно высокой вариабельности эти маркеры малоинформативны для исследования филогении миксомицетов, если сравниваются не близкородственные виды и не внутривидовая изменчивость. Например, последовательности видов рода *Lamproderma* Rostaf. оказались настолько различными, что даже не поддаются выравниванию (Fiore-Donno et al., 2011), а последовательности *Didymium iridis* (Ditmar) Fr. и *Badhamia polycephala* (Schwein.) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado (= *Physarum polycephalum* Schwein.) отличаются на 53% (Martin et al., 2003).

Ген фактора элонгации *EF-1α* (Fiore-Donno et al., 2011; Feng et al., 2016) находится в ядре и имеет менделевское наследование. Основная сложность при работе с ним заключается в том, что он является однокопийным и его сложнее амплифицировать (Baldauf, Doolittle, 1997). Интрон, расположенный в первой части гена, может сильно варьировать по длине, например, от 40 оснований у *Trichia alpina* (R.E. Fr.) Meyl. до 719 у *Lycogala epidendrum* (L.) Fr. (Fiore-Donno et al., 2013). Он был успешно использован для анализа внутривидового разнообразия (Schnittler et al., 2017). Однако если длина интрона отличается для двух аллелей в пределах гетерозиготного по *EF-1α* образца, секвенирование последовательности этого гена методом Сэнгера усложняется и может потребоваться молекулярное клонирование для разделения последовательностей двух аллелей. Как и для остальных филогенетических маркеров, обычно используемых

для миксомицетов, для этого гена не разработано универсальных праймеров, которые работали бы для всех видов миксомицетов.

Ген субъединицы I цитохромоксидазы с (*COI*) находится в митохондриальном геноме и демонстрирует изменчивость, дающую высокую разрешающую способность в филогенетических исследованиях миксомицетов (Liu et al., 2015; Feng, Schnittler, 2015; Shchepin et al., 2016; Schnittler et al., 2017). У миксомицетов на один ядерный геном приходится множество копий митохондриального генома, благодаря чему митохондриальные гены обычно достаточно легко амплифицировать даже из проб с низким содержанием ДНК. С другой стороны, присутствие котранскрипционного инсерционного редактирования митохондриальных генов у миксомицетов приводит к появлению одно- и двухнуклеотидных делеций в обычно консервативной кодонной структуре этих генов, которые могут отличаться даже у близких видов, что сильно осложняет подбор праймеров (Traphagen et al., 2010; Chen et al., 2012).

В последнее время происходит процесс поиска новых маркерных генов для построения мультигенных филогений для увеличения разрешающей способности филогенетических построений. Среди наиболее перспективных генов следует отметить ген малой субъединицы митохондриальной рРНК (*mtSSU*), который находится в митохондриальном геноме (Lado et al., 2022; Gmoshinskiy et al., 2023a, 2023b; Prikhodko et al., 2023a; García-Martín et al., 2023). Также большие надежды возлагаются на ген α -тубулина, который успешно применяют в филогении темнеспоровых миксомицетов (García-Martín et al., 2023).

Филогенетическая система миксомицетов

Виды, описанные на основании морфологических признаков спорофоров (Poulain et al., 2011a), в значительной степени соответствуют филогенетическимкладам, полученным на основании частичных последовательностей *nrSSU*, но не полностью, так как многие морфовиды распадаются на группы криптических видов (Feng, Schnittler, 2015; Feng et al., 2016; Shchepin et al., 2016; Dagamac et al., 2017; Shchepin et al., 2022; Leontyev et al., 2022a, 2023; Bortnikov et al., 2023). Однако на уровне родов и таксономических единиц более высокого ранга было обнаружено множество несоответствий между общепринятой системой и молекулярными филогениями.

Исследования филогении супергруппы *Amoebozoa* и эукариот в целом показали, что род *Ceratiomyxa*, у видов которого споры формируются экзогенно, не входит в состав класса *Mycetozoa*, а группируется с родами протостелоидных амeboидных

протистов *Protosporangium* L.S. Olive et Stoian. и *Clastostelium* L.S. Olive et Stoian. в отдельный класс *Ceratiomyxomycetes* (= *Protosporangiida*) (Kang et al., 2017; Adl et al., 2019; Leontyev et al., 2019a).

Первая попытка сравнения “морфологических” классификаций миксомицетов и всех опубликованных к 2019 г. молекулярно-филогенетических деревьев, включая новую филогению класса, полученную на основании полных последовательностей *nrSSU*, позволили предложить новую иерархическую филогенетическую классификацию миксомицетов (Leontyev et al., 2019a; Leontyev, Schnittler, 2022). Это исследование выявило явные несоответствия между классификациями и филогенией миксомицетов на уровне родов, семейств и порядков. Вместо системы из пяти порядков (*Echinosteliales*, *Liceales*, *Trichiales*, *Stemonitidales* и *Physarales*), использовавшейся во всех монографиях с 1945 г., была предложена система, включающая девять порядков и 13 семейств. Кроме того, филогенетическимкладам светло- и темнеспоровых миксомицетов были присвоены имена в ранге подклассов *Lucisporomycetidae* и *Columellomycetidae* соответственно (рис. 1). Годом позднее был введен новый порядок *Echinosteliopsidales* на основе положения вида с микроскопическими спорофорами, *Echinosteliopsis oligospora* D.J. Reinh. et L.S. Olive, в филогении *nrSSU* (Wijayawardene et al., 2020).

Значительной ревизии в последние годы подверглось семейство *Didymiaceae*, для которого были представлены данные двух-, трех- и четырехгенных филогений (Ronikier et al., 2022; Lado et al., 2022; García-Martín et al., 2023; Gmoshinskiy et al., 2023a; Prikhodko et al., 2023a; Novozhilov et al., 2023; Zamora et al., 2023). В данных работах показана пара- или полифилетичность многих традиционных родов и проведена ревизия некоторых из них (рис. 1). Также важным выводом этой серии работ можно считать подтверждение тезиса о том, что тип спорофора и способ отложения извести не всегда являются хорошими таксономическими признаками для выделения родов и в пределах семейства *Didymiaceae* их стоит использовать только для выделения видов.

На основании четырехгенной филогении порядка *Physarales* (*nSSU*, *EF-1 α* , α -*Tub* и *mtSSU*) была проведена частичная ревизия родов *Physarum* Pers., *Craterium* Trentep. и *Fuligo* в пределах семейства *Physaraceae*, в результате чего описан новый род (рис. 1) и предложены 22 новые комбинации (García-Martín et al., 2023).

Значительная ревизия порядка *Trichiales* была проведена в статье Гарсия-Кунчилиос с соавторами (García-Cunchillos et al., 2022). Ими была предложена новая система, основанная на анализе трех независимых генетических маркеров (*nrSSU*, *EF-1 α* и *mtSSU*)

и изучении эволюции ключевых морфологических признаков (перидия, капиллиция и спор) 73 видов из 13 родов и трех семейств порядка *Trichiales*, а также двух родов и двух видов порядка *Reticulariales* (рис. 1). Молекулярно-генетический анализ показал, что разделение видов на роды на основании некоторых морфологических признаков не всегда оправданно. Авторами подтверждено предположение о том, что структура капиллиция у представителей порядка может варьировать в широких пределах: наличие свободных окончаний или выраженность спиральных утолщений нитей капиллиция являются менее значимыми признаками по сравнению с ornamentацией спор и наличием спороподобных структур в ножке спорангия. Кроме того, предложено вновь выделить из *Dianemataceae* семейство *Dictydiaethaliaceae*, а из *Trichiaceae* – *Arcyriaceae* (García-Cunchillos et al., 2022).

Проведенный в конце 2023 г. филогенетический анализ представителей порядка *Stemonitidales* подтвердил обоснованность выделения семейств *Stemonitidaceae* и *Amaurochaetaceae* (Gmoshinskiy et al., 2023b), но при этом показал, что данные являются пока недостаточными для того, чтобы выявить диагностические признаки для этих семейств. Также было показано, что основные роды этих семейств не являются монофилетичными, и описан новый род *Valtocarpus*.

Система миксомицетов по состоянию на июнь 2024 г.

По состоянию на июнь 2024 г. можно сказать, что термин миксомицеты включает в себя только представителей класса *Myxomycetes* G. Winter (= *Myxogastrea* Cavalier-Smith). Это организмы, способные формировать спорофоры с эндогенными спорами (споры формируются под оболочкой). Класс делится на светлоспоровую и темнospоровую клады, теперь это подклассы *Lucisporomycetidae* и *Columellomycetidae* соответственно (рис. 1).

Подкласс *Lucisporomycetidae* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin характеризуется наличием субгипоталлической ножки, продолжением которой является перидий. Колонка, понимаемая как продолжение ножки в споротеку, отсутствует (трубчатая колонкоподобная структура встречается у *Siphoptychium casparyi* Rostaf.). Капиллий, если имеется, трубчатый, орнаментированный или почти гладкий, иногда сливается с перидием. Споры окрашены в оттенки коричневатого, желтого, оранжевого, красного, фиолетового или оливкового цвета (Leontyev et al., 2019a). Данный подкласс включает два надпорядка – *Cribrariidia* и *Trichiidia*.

Надпорядок *Cribrariidia* характеризуется отсутствием капиллиция и наличием диктидиновых гранул в структурах спорофора. В пределах этого порядка выделяют один порядок *Cribrariales* T. Macbr. с единственным семейством *Cribrariaceae* Corda, включающим в себя три рода *Cribraria* Pers., *Lindbladia* Fr. и *Liceaethalium* Rostaf.

Надпорядок *Trichiidia* включает в себя представителей с трубчатым капиллицием, некоторые из которых его вторично утратили, и отсутствием диктидиновых гранул в структурах спорофора. Этот надпорядок включает в себя три порядка.

Порядок *Reticulariales* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin обычно характеризуется отсутствием капиллиция (кроме *Alwisia bombardia* Berk. et Broome, *A. lloydiae* Leontyev, S.L. Stephenson et Schnittler, *Siphoptychium casparyi* Rostaf. и представителей рода *Lycogala*), однако в спорофорах может формироваться псевдокапиллий; споры сетчатые. В пределах порядка выделяют единственное семейство *Reticulariaceae* Chevall. ex Corda с шестью родами: *Alwisia* Berk. et Broome, *Lycogala*, *Reticularia* Bull., *Tubifera* J.F. Gmel., *Thecotubifera* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson et Novozh. и *Siphoptychium* Rostaf. (Leontyev et al., 2019a; 2019b). Следует отдельно отметить, что молекулярные данные, подкрепленные признаками строения перидия, позволили значительно расширить число видов, признаваемых в роде *Lycogala* (Leontyev et al., 2022a, 2022b, 2023; Leontyev, Schnittler, 2023). Данная работа в настоящий момент не завершена и в ближайшее время следует ожидать описания новых видов. Д.В. Леонтьевым также предложена схема эволюции спорофоров представителей семейства *Reticulariaceae* и показан многократный переход к эталоидным формам (Leontyev, 2016).

Порядок *Liceales* E. Jahn включает в себя представителей без капиллиция (за исключением *Listerella paradoxa* E. Jahn), с перидием, вскрывающимся неправильно или по предварительно сформированным линиям, и с мелкобородавчатыми или гладкими спорами. В пределах порядка принято выделять единственное семейство *Liceaceae* Chevall. с родом *Licea* Schrad. и монотипным родом *Listerella* E. Jahn. Для представителей этого семейства практически отсутствуют данные о нуклеотидных последовательностях, однако даже отрывочные сведения указывают на полифилетичность рода *Licea* в классическом понимании. Более того, некоторые виды рода *Licea* очень близки к представителям *Perichaena* Fr. без развитого капиллиция (Eliasson, 2017; Gubanov et al., 2022).

Порядок *Trichiales* T. Macbr., за редкими исключениями, (*Dictydiaethalium* Rostaf., некоторые виды

рода *Perichaena* и “*Licea*” *variabilis* Schrad.) характеризуется наличием развитого капилиция и спорами с хорошо выраженной орнаментацией, представленной бородавочками или сетью. В первой работе, посвященной филогенетической системе миксомицетов (Leontyev et al., 2019a), для порядка указывалось два семейства: *Dianemataceae* T. Macbr. и *Trichiaceae* Chevall. В более поздней ревизии было предложено выделить из *Dianemataceae* семейство *Dictydiaethaliaceae*, а из *Trichiaceae* – *Arcyriaceae* (García-Cunchillos et al., 2022). Тогда же были пересмотрены морфологические диагнозы семейств и значительной части родов (*Trichia* Haller, *Hemitrichia* Rostaf. и *Oligonema* Rostaf.), а для большого числа видов предложены новые номенклатурные комбинации.

Семейство *Dictydiaethaliaceae* включает в себя единственный род *Dictydiaethalium* с двумя видами. Спорофоры в виде псевдоэталев, не содержат настоящего капилиция. Спорофоры представителей семейства *Dianemataceae* обладают капилицием, который не связан с внутренней поверхностью перидия. Нити капилиция простые или слабо ветвящиеся. К этому семейству относятся представители родов *Calomyxa* Nieuwl., *Dianema* Rex (Leontyev et al., 2019a) и *Prototrichia* Rostaf. (Fiore-Donno et al., 2013). Кроме того, в это семейство должна быть включена *Licea variabilis* (Leontyev et al., 2019a), для которой до сих пор не предложена новая номенклатурная комбинация. Семейство *Arcyriaceae* объединяет представителей с трубчатым капилицием, для которых характерно

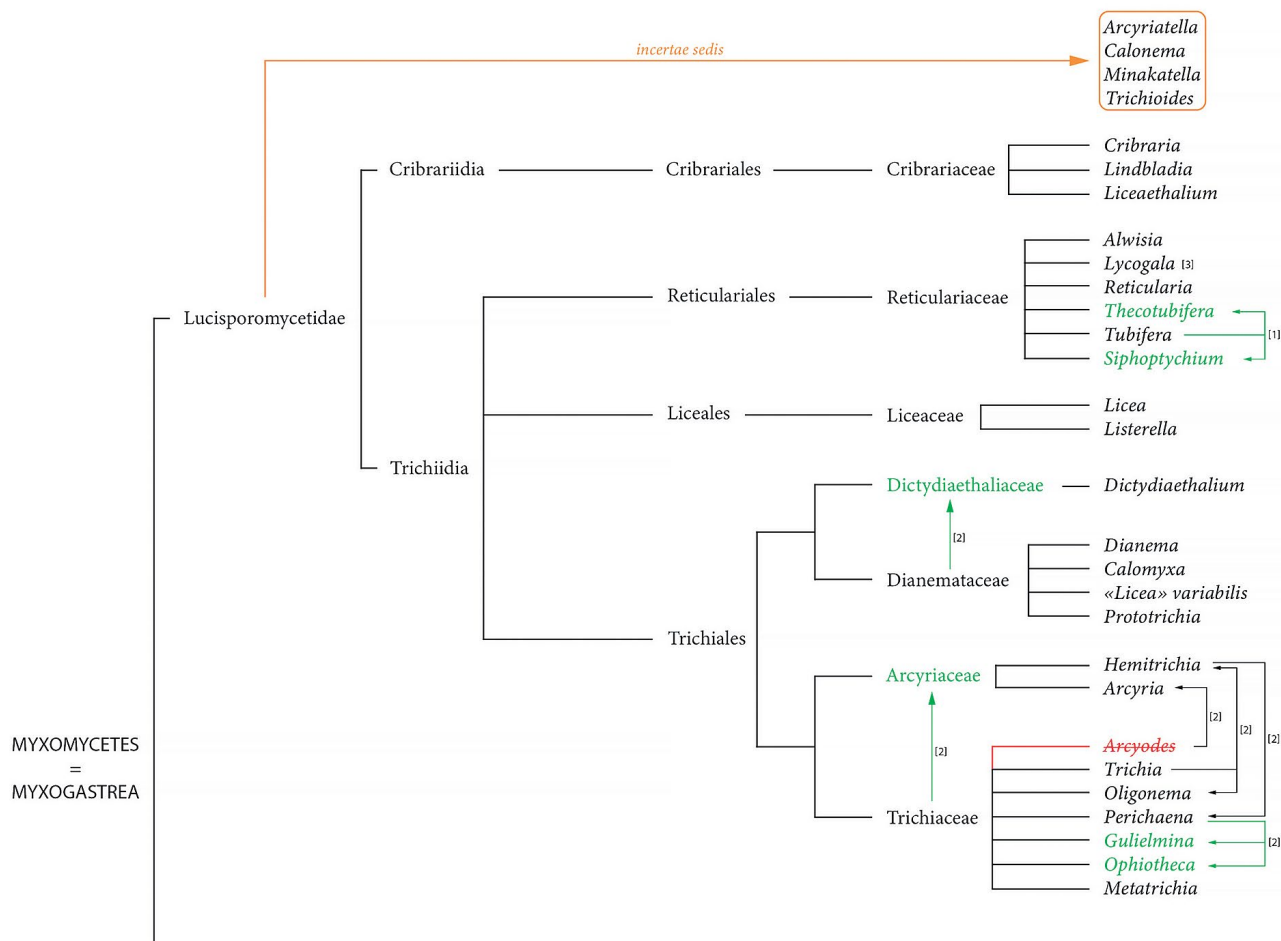


Рис. 1. Современное состояние системы миксомицетов (*Myxomycetes*) в соответствии с работой Leontyev et al., 2019a (с изменениями): [1] – Leontyev et al. (2019b); [2] – García-Cunchillos et al. (2022); [3] – объем рода был значительно расширен, см. Leontyev et al. (2022a, 2022 b, 2023, Leontyev, Schnittler, 2023); [4] – Prikhodko et al. (2023a); [5] – Ronikier et al. (2022); [6] – García-Martin et al. (2023); [7] – Erastova et al. (2013), Prikhodko et al. (2023b); [8] – Gmshinskiy et al. (2023b); [9] – Moreno et al. (2023a); [10] – Moreno et al. (2023b); [11] – Lloyd et al. (2023); [12] – Wijayawardene et al. (2020). Черным цветом отмечены таксоны, которые признавались в момент написания и признаются в настоящее время. Зачеркнутые названия красного цвета соответствуют родам, которые были расформированы после публикации обзора Д.В. Леонтьева и соавт. (Leontyev et al., 2019a). Зеленым цветом отмечены восстановленные или впервые описанные таксоны. Направление стрелок означает перенесение видов из одного рода в другой.

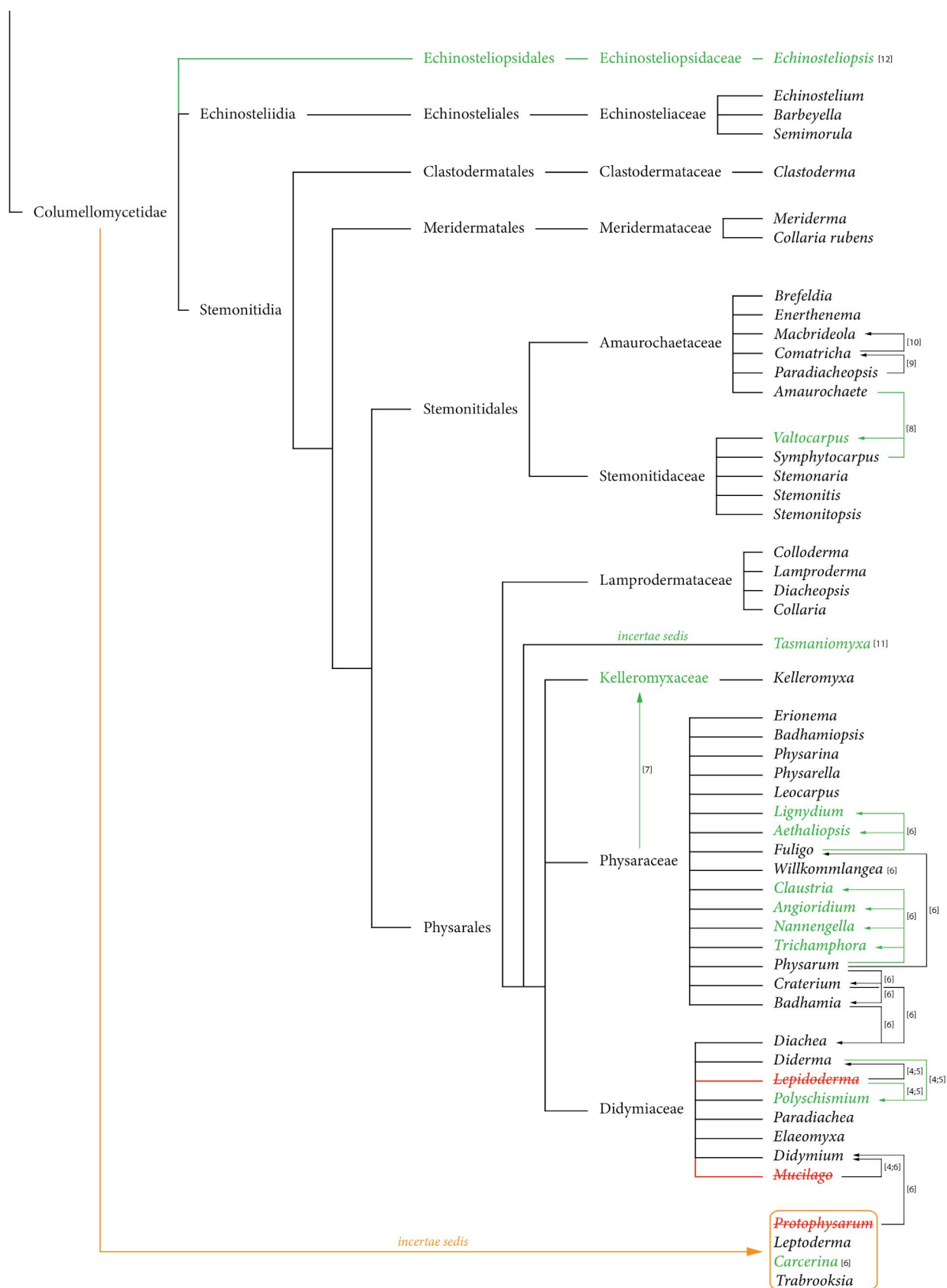


Рис. 1. (окончание).

наличие спороподобных тел в ножке спорангия (García-Cunchillos et al., 2022). К нему относятся роды *Arcyria* F.H. Wigg. и *Hemitrichia*. Монотипный род *Arcyodes* O.F. Cook был включен в род *Arcyria* (García-Cunchillos et al., 2022). Семейство *Trichiaceae* также обладает трубчатым капилицием, однако в ножке спорангия вместо спороподобных тел присутствуют фрагменты субстрата. К этому семейству относятся роды *Perichaena*, *Trichia*, *Metatrichia* Ing и *Oligonema*. Объем и структура рода *Perichaena* были значительно пересмотрены, в результате чего выделены роды *Ophiotheca* Curr. и *Gulielmina* García-Cunch., J.C. Zamora et Lado (García-Cunchillos et al., 2022).

За неимением данных о нуклеотидных последовательностях, часть родов, представители которых обладают уникальной морфологией, было предложено оставить в качестве *incertae sedis* в пределах подкласса *Lucisporomycetidae*. Это роды *Arcyriatella* Hochg. et Gottsb., *Calonema* Morgan, *Minakatella* G. Lister (Leontyev et al., 2019a) и *Trichioides* Novozh., Hoof et Jagers (Novozhilov et al., 2015).

Подкласс *Columellomycetidae* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin объединяет представителей, формирующих спорофоры на ножках, которые могут быть вторично утрачены. При этом тип формирования ножки может быть как эпигипоталлическим (ножка формируется из гипоталлуса и является продолжением гипоталлуса), так и субгипоталлическим. Колонка присутствует или вторично утрачена. Капилиций присутствует, но может либо быть полностью редуцирован вследствие малых размеров спорофоров, как у некоторых видов *Echinostelium* de Bary и *Echinosteliopsis* D.J. Reinh. et L.S. Olive, а также у *Didymium reticulosporum* Novozh. et Zemly., *D. dictyosporum* Lizárraga et G. Moreno. Нити капилиция твердые, гладкие, разветвленные и анастомозирующие, всегда прикреплены к колонке. Споры чаще темные (от коричневого до черного цвета), меланизированные (Leontyev et al., 2019a). В пределах этого подкласса выделяют два надпорядка: *Echinosteliidia* и *Stemonitidia*.

Надпорядкок *Echinosteliidia* с единственным порядком *Echinosteliales* G.W. Martin и семейством *Echinosteliaceae* Rostaf. ex Cooke характеризуется отсутствующим или слабо развитым капилицием, а также наличием гранулированного материала в ножке. В рамках данного надпорядка принято выделять роды *Echinostelium* и *Barbeyella* Meyl., для представителей каждого из которых получены генетические маркеры. Кроме того, сюда относятся представители с сидячими спорангиями, которых рассматривают в роде *Semimorula* E.F. Haskins, McGuinn. et C.S. Berry и которые, возможно, являются сидячими

формами *Echinostelium* (Fiore-Donno et al., 2009, 2018; Kretzschmar et al., 2016).

Надпорядкок *Stemonitidia* характеризуется наличием капилиция внутри спорангиев (за редкими исключениями, например, *Didymium reticulosporum* и *D. dictyosporum*). Ножка развивается по субили эпигипоталлическому пути и может содержать фрагменты субстрата, быть волокнистой или роговидной. Этот надпорядкок содержит четыре порядка — *Clastodermatales*, *Meridermatales*, *Stemonitidales* и *Physarales*.

Порядок *Clastodermatales* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin с единственным семейством *Clastodermataceae* Alexop. et T.E. Brooks отличается наличием гранул в основании ножки, колонки. Колонка постепенно переходит в структуру капилиция, который обильно ветвится и анастомозирует, заканчиваясь на конце уплощенными пластинкоподобными структурами. К этому порядку относится только род *Clastoderma* A. Blytt с четырьмя видами.

Порядок *Meridermatales* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin с единственным семейством *Meridermataceae* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin объединяет в себе представителей с волокнистой ножкой, развивающейся по эпигипоталлическому пути, обильно развитым капилицием, отходящим от колонки по всей длине, и воронковидными окончаниями капилиция, которые переходят во фрагменты перидия. К этому порядку относятся нивальные миксомицеты из рода *Meriderma* Mar. Mey. et Poulain, а также *Collaria rubens* (Lister) Nann.-Bremek. (Fiore-Donno et al., 2012), которая является типовым видом рода. Д.В. Леонтьев (Leontyev et al., 2019a) помещал в этот порядок также *Comatricha pseudoalpina* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez et Illana на основании неопубликованных данных, однако это не нашло дальнейшего подтверждения.

Порядок *Stemonitidales* T. Macbr. Представлен видами с эпигипоталлическим типом формирования спорофоров. Колонка, как правило, присутствует и переходит в сеть капилиция, который обильно развит, ветвится и анастомозирует и не образует на концах пластинкоподобных расширений. Перидий в большинстве случаев разрушается полностью либо может оставаться в виде воротничка при основании спорангия, немногочисленных пленчатых пластинок или кортекса, покрывающего этилий у рода *Amaurochaete* Rostaf. В пределах порядка принято выделять два семейства — *Amaurochaetaceae* Fr. и *Stemonitidaceae* Rostaf. ex Cooke. Изначально было предложено разделять эти семейства на основании строения ножек

спорангиев (Leontyev et al., 2019a): представители с волокнистой структурой ножки должны были относиться к *Amaurochaetaceae*, а с роговидной — к *Stemonitidaceae*. Однако недавно было показано, что представители рода *Stemonitopsis* (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., у которых основание ножки волокнистое, образуют монофилетическую кладу с представителями родов *Stemonitis* Gled., *Stemonaria* Nann.-Bremek., R. Sharma et Y. Yamam., *Symphytocarpus* Ing et Nann.-Bremek. и новым родом *Valtocarpus* Gmoshinskiy, Prikhodko, Bortnikov, Shchepin et Novozh. (Gmoshinskiy et al., 2023b). Все эти роды обладают волосовидной структурой ножки. Таким образом, требуются дополнительные исследования для определения морфологических диагнозов этих семейств. Более того, появление новых данных о нуклеотидных последовательностях маркерных генов представителей родов *Stemonitis*, *Stemonitopsis*, *Stemonaria* и *Symphytocarpus* показали полифилетичность этих групп, и для выделения данных таксонов необходимо пересмотреть основные морфологические признаки, такие как орнаментация спор, а также особенности экологии, а не признак волокнистости ножки и наличие периферической сети капиллиция (Gmoshinskiy et al., 2023b).

Порядок *Physarales* T. Macbr. включает в себя представителей с эпи- и субгипоталлическим развитием спорофоров, с сохраняющимся перидием, обильно ветвящимся и анастомозирующим капиллием, который прикрепляется к перидию, но, как правило, не имеет воронковидных окончаний (за исключением представителей рода *Badhamia* Berk.). В этом порядке выделяют четыре семейства — *Lamprodermataceae*, *Didymiaceae*, *Physaraceae* и *Kelleromyxaceae*.

Lamprodermataceae T. Macbr. занимает базальное положение в порядке и обладает спорофорами практически без извести в структурах перидия (лишь иногда она может быть представлена шиловидными кристаллами). Спорофоры формируются по эпигипоталлическому типу. Капиллий необыкновенно обильно ветвится и анастомозирует. К этому семейству относятся представители рода *Lamproderma*, а также близкие роды, в том числе *Colloderma* G. Lister, *Elaeomyxa* Hagelst. и *Diacheopsis* Meyl. Также сюда должны относиться некоторые виды рода *Collaria* Nann.-Bremek., например, *C. arcyronema* (Rostaf.) Nann.-Bremek. ex Lado (Novozhilov et al., 2022). На данный момент семейство остается полифилетическим и требует ревизии.

Семейство *Didymiaceae* Rostaf. ex Cooke представлено видами, у которых известна присутствие только на поверхности перидия и отсутствует в структурах капиллиция. Исключениями из этого правила являются *Polyschismium granuliferum* (W. Phillips.)

A. Ronikier, J.M. García-Martín, A. Kuhnt, J.C. Zamora, M. de Haan, Janik et Lado, *Didymium subreticulosporum* Oltra, G. Moreno et Illana, *Diachea muscorum* (Ing) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado, *D. dictyospora* (Rostaf.) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado, *D. obovata* (Peck) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado и некоторые другие виды. В случае наличия ножки ее развитие идет по субгипоталлическому пути. До последнего времени семейство традиционно включало представителей родов *Diderma* Pers., *Didymium* Schrad., *Lepidoderma* de Bary ex Rostaf., *Mucilago* P. Micheli ex F.H. Wigg. (Leontyev et al., 2019a), а также *Paradiachea* Hertel (Novozhilov et al., 2023). В последние два года для представителей этого порядка был выполнен ряд таксономических ревизий (Ronikier et al., 2022; Prikhodko et al., 2023a; García-Martin et al., 2023), в которых было показано, что ни один род в его пределах не является монофилетическим. При этом объем многих родов был значительно пересмотрен. Типовой вид рода *Lepidoderma*, *L. tigrinum* (Schrad.) Rostaf., внесен в род *Diderma*, а все оставшиеся представители перенесены в восстановленный род *Polyschismium*. Единственный представитель рода *Mucilago* формирует монофилетическую группу с представителями рода *Didymium* (Prikhodko et al., 2023a) и должен называться *D. spongiosum* (Leyss.) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado (García-Martin et al., 2023). Также было показано положение рода *Protophysarum* M. Blackw. et Alexop. в пределах рода *Didymium*, в результате чего единственный известный ныне живущий вид получил комбинацию *Didymium phloiogenum* (M. Blackw. et Alexop.) J.M. García-Martín et Lado. Было кардинально расширено понимание рода *Diachea*, в который были включены некоторые представители родов *Craterium*, *Diderma* и *Badhamia*, что сделало эту группу очень сложной для морфологического обобщения (García-Martin et al., 2023; Novozhilov et al., 2023). На данный момент семейство остается парафилетическим и требует дальнейшей ревизии.

Семейство *Physaraceae* Chevall. включает представителей с обызвествленным перидием, капиллием и ножками спорангиев, которые, если имеются, развиваются по субгипоталлическому типу. Капиллий обычно трубчатый и заполнен известью. К этому семейству традиционно относились роды *Craterium*, *Leocarpus* Link, *Fuligo*, *Physarum*, *Physarella* Peck, *Physarina* Peck и *Badhamia* (Leontyev et al., 2019a). В 2023 г. проведена масштабная таксономическая ревизия, которая была направлена на разделение крупных родов в пределах порядка (García-Martin et al., 2023). Оказалось, что род *Physarum* является полифилетическим, и для некоторых его монофилетических клад было предложено восстановить прежние названия родов или присвоить новые. Таким образом,

в настоящий момент часть видов из рода *Physarum* относится к следующим родам: *Trichamphora* Jungh., *Nannengaella* J.M. Gracia-Martin, J.C. Zamora et Lado, *Lignyidium* Link, *Claustria* Fr., *Angioridium* Grev. Часть видов рода *Physarum* была перенесена в роды *Craterium* и *Badhamia*. Часть видов рода *Craterium* [*C. obovatum* Peck, *C. muscorum* Ing, *C. dictyosporum* (Rostaf.) H. Neubert, Nowotny et K. Baumann) и *Badhamia* (*B. lilacina* (Fr.) Rostaf.] рассматривают в роде *Diachea* (García-Martin et al., 2023; Novozhilov et al., 2023). Объем рода *Fuligo* также пересмотрен и некоторые виды включены в восстановленные роды *Aethaliopsis* Zopf и *Lignyidium* (García-Martin et al., 2023). Кроме того, монотипичный род *Willkommlangea* Kuntze, ранее имевший неопределенное положение в пределах *Physarales*, включен в состав семейства *Physaraceae* (García-Martin et al., 2023).

В 2023 г. также была предпринята попытка определить филогенетическое положение *Kelleromyxa fimicola* (Dearn. et Bisby) Eliasson — редкого вида, который формируется на помете растительноядных животных. Реконструкция филогении с использованием трехгенного выравнивания не позволила отнести этот вид ни к семейству *Physaraceae*, ни к *Didymiaceae* (Prikhodko et al., 2023b). Таким образом, его можно по-прежнему рассматривать в рамках семейства *Kelleromyxaceae* D. Erastova, M. Okun, A.M. Fiore-Donno, Novozh. et Schnittler (Erastova et al., 2013).

В конце 2023 г. описан новый монотипный род *Tasmaniomyxa* S.J. Lloyd, D. Leontyev, G. Moreno, Á. López Villalba et M. Schnittler, единственный представитель которого, *Tasmaniomyxa umbilicata* S.J. Lloyd, D. Leontyev, G. Moreno, Á. López Villalba et M. Schnittler, представлен спорангиями на ножках, которые продолжают внутрь спорангия в виде цилиндрической непрозрачной колонки. При этом спорангии покрыты длительное время сохраняющимся пленчатым перидием, к которому при помощи расширенных окончаний прикрепляются трубчатые, слабо ветвящиеся нити капиллиция, которые не образуют плотной сети и после разрушения спорангия отделяются от колонки и остаются прикрепленными к внутренней поверхности перидия. Совокупность морфологических и молекулярных данных позволяет предположить, что этот вид является “недостающим звеном” в эволюционной истории *Physarales*, который отделился от общей эволюционной линии еще до появления у них извести в структурах спорофоров (Lloyd et al., 2023). По этой причине род *Tasmaniomyxa* предложено рассматривать в пределах порядка *Physarales* в качестве группы *incertae sedis* без указания семейства.

Род *Echinosteliopsis* выделен в пределах порядка *Echinosteliopsidales* Shchepin, Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov с единственным семейством *Echinosteliopsidaceae* L.S. Olive в пределах *Columellomycetidae* без указания его отношения к какому-либо надпорядку (Wijayawardene et al., 2020).

За неимением данных о нуклеотидных последовательностях, часть родов предложено оставить в качестве *incertae sedis* в пределах подкласса *Columellomycetidae*: *Leptoderma* G. Lister и *Trabrooksia* H.W. Keller. Род *Carcerina* Fr. был восстановлен в 2023 г. К нему относятся виды, которые обладают гранулированной известью на поверхности перидия и плотным, губчатым, обызвествленным гипоталлусом. Типовым видом является *C. spumarioides* (Fr. et Palmquist) Fr. [= *Diderma spumarioides* (Fr. et Palmquist) Fr.]. При этом авторы работы указывают на то, что этот вид не формирует монофилетической клады, а разные образцы, которые были по морфологии спорофоров отнесены к этому виду, близки или к роду *Diachea*, или к кладам *Keleromyxa* — *Lignyidium*. Авторы подчеркивают, что необходимы дополнительные морфологические и филогенетические исследования, и помещают этот род в группу *incertae sedis* (García-Martin et al., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Система миксомицетов в настоящий момент проходит период быстрого изменения по мере накопления данных о нуклеотидных последовательностях все большего числа генов для все большего числа видов. Что касается возможностей мультигенного анализа для построения филогений миксомицетов, становится ясно, что распространенный в последние годы анализ последовательностей фрагментов одного — четырех генетических маркеров, полученных с использованием секвенирования по Сэнгеру, во многих случаях позволяет разрешить противоречия на уровне видов и родов, однако имеет ограниченную разрешающую способность для таксонов более высокого ранга и не может решить вопросы, связанные с анализом т.н. “глубокой филогении” (deep phylogeny).

Основные ограничения вызваны следующими причинами:

1) всплески диверсификации могут препятствовать разрешению филогенетических деревьев, если они основаны на небольшом числе филогенетически информативных сайтов (Davis, Anderson, 2010; Malé et al., 2014). Недостаточная разрешающая способность используемых на данный момент генетических маркеров проявляется в неразрешенном глубоком ветвлении в пределах порядков *Physarales*, *Stemonitidales*

и *Trichiales* и неясных границах между рядом семейств в пределах этих порядков;

2) поскольку при анализе одного или нескольких генов доступно лишь относительно небольшое число филогенетически информативных сайтов, содержащийся в них филогенетический сигнал зачастую недостаточен для разрешения ветвления, особенно при наличии конфликтующих эволюционных траекторий у анализируемых генов. В результате это приводит к созданию деревьев с низкой статистической поддержкой (Blom et al., 2017);

3) многие таксоны миксомицетов до сих пор не были включены в филогенетический анализ: например, последовательности гена nrSSU доступны в публичных депозитариях лишь для около 35% видов. Недостаточная представленность некоторых таксономических групп в филогенетическом анализе оказывает влияние на получаемую топологию, а также не позволяет осуществить ревизию определенных таксонов;

4) многие виды миксомицетов представлены в гербариях небольшим числом образцов, а иногда известны только в единственном экземпляре. Часто они довольно старые и/или плохой сохранности. В результате выделение ДНК для последующей ПЦР и секвенирования по Сэнгеру практически невозможно, и эти виды также выпадают из филогенетического анализа;

5) вследствие чрезвычайно высокой генетической изменчивости (обилия интронов и инсерционного редактирования митохондриальных генов) для многих родов и видов миксомицетов получение последовательностей одного или более генетических маркеров путем амплификации со специфическими праймерами и секвенирования по Сэнгеру представляет значительные методологические трудности.

Для решения неразрешенных вопросов требуется дальнейшее расширение выборки анализируемых видов путем секвенирования маркерных генов из уже имеющихся коллекций, сбор свежего материала, в том числе в ранее неисследованных регионах, а также привлечение методов высокопроизводительного секвенирования, которые позволят обойти проблему подбора ПЦР-праймеров.

Суммируя сказанное выше, можно предположить, что в ближайшие месяцы и годы можно ожидать продолжения выхода работ, посвященных таксономическим ревизиям миксомицетов на различном уровне.

Работа В.И. Гмошинского выполнена в рамках научного проекта № 121032300081-7 государственного задания МГУ № 26-1-21. Работа Ю.К. Новожилова и О.Н. Щепина выполнялась в рамках государственного задания согласно плану НИР Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, тема

№ 122011900033-4. Авторы выражают благодарность Н.И. Киреевой за подготовку схемы с современной системой миксомицетов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adl S.M., Bass D., Lane C.E. et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of *Eukaryotes*. J. Eukaryot. Microbiol. 2019. V. 66. P. 4–119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Aleksandrowicz Yu.O. Structure and development of sporocarps of myxomycetes. Tipographia O. Sikorskiego, Warszawa, 1872 (In Russ.).
- Baldauf S.L., Doolittle W.F. Origin and evolution of the slime molds (*Mycetozoa*). PNAS. 1997. V. 94 (22). P. 12007–12012. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.22.12007>
- Berestetskaya L.I., Dmitriev A.P., Levitin M.M. Mycological herbarium of all-Russian institute of plant protection. Vestnik zashchity rasteniy. 2012. V. 3. P. 58–61 (In Russ.).
- Berkeley M.J. British fungi. In: J.E. Smith (Ed.), The English Flora. Vol. 2. Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown, and Green, London, 1836. P. 3–42.
- Blom M.P.K., Bragg J.G., Potter S. et al. Accounting for uncertainty in gene tree estimation: summary-coalescent species tree inference in a challenging radiation of Australian lizards. Syst. Biol. 2017. V. 66 (3). P. 352–366. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw089>
- Borg Dahl M., Brejnrod A.D. et al. Genetic barcoding of dark-spored myxomycetes (*Amoebozoa*) – identification, evaluation and application of a sequence similarity threshold for species differentiation in NGS studies. Mol. Ecol. Res. 2018. V. 18. P. 306–318. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12725>
- Bortnikov F.M., Bortnikova N.A., Gmshinskiy V.I. et al. Additions to *Trichia botrytis* complex (*Myxomycetes*): 9 new species. Botanica Pacifica. 2023. V. 12 (2). P. 1–39. <https://doi.org/10.17581/bp.2023.12s03>
- Cavalier-Smith T. Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla *Loukozoa*, *Sulcozoa*, and *Choanozoa*. Eur. J. Protistol. 2013. V. 49 (2). P. 115–178. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2012.06.001>
- Chen C., Frankhouser D., Bundschuh R. Comparison of insertional RNA editing in myxomycetes. PLOS Comput. Biol. 2012. V. 8 (2). e1002400. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002400>
- Cienkowski L. Das Plasmodium. Jahrb. Wiss. Bot. 1863. V. 3. P. 400–411.
- Clark J., Haskins E.F. Reproductive systems in the myxomycetes: a review. Mycosphere. 2010. V. 1 (4). P. 337–353.
- Cooke M.C. The *Myxomycetes* of Great Britain. Williams and Norgate, London, 1877.
- Dagamac N.H.A., Rojas C., Novozhilov Y.K. et al. Speciation in progress? A phylogeographic study among populations of *Hemitrichia serpula* (*Myxomycetes*). PLOS One. 2017.

- V. 12 (4). e0174825.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174825>
- Davis C.C., Anderson W.R. A complete generic phylogeny of *Malpighiaceae* inferred from nucleotide sequence data and morphology. *Am. J. Bot.* 2010. V. 97 (12). P. 2031–2048.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000146>
- De Bary A. Die Mycetozen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Niedersten Organismen, 2nd ed. W. Engelmann, Leipzig, 1859.
- De Bary A. The comparative morphology and biology of the Fungi, Mycetozoa and Bacteria. Oxford, Clarendon Press, 1887.
- Eliasson U. Review and remarks on current generic delimitations in the myxomycetes, with special emphasis on *Licea*, *Listerella* and *Perichaena*. *Nova Hedwigia*. 2017. V. 104. P. 343–350.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2015/0283
- Emoto Y. The *Myxomycetes* of Japan. Sangyo Tosho Publishing Co. Ltd., Tokyo, 1977.
- Erastova D.A., Okun M.V., Fiore-Donno A.M. et al. Phylogenetic position of the enigmatic myxomycete genus *Kelleromyxa* revealed by SSU rDNA sequences. *Mycol. Prog.* 2013. V. 12 (3). P. 599–608.
<https://doi.org/10.1007/s11557-013-0892-8>
- Famintzin A., Woronin M. Über zwei neue Formen von Schleimpilzen: *Ceratium hydroides* und *Ceratium poroides*. *Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg*. 1873. V. 7 (20). P. 1–16.
- Farr M.L. *Myxomycetes*. Flora Neotropica. V. 16. The New York Botanical Garden, N.Y., 1976.
- Feng Y., Klahr A., Janik P. et al. What an intron may tell: several sexual biospecies coexist in *Meriderma* spp. (*Myxomycetes*). *Protist*. 2016. V. 167 (3). P. 234–253.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2016.03.003>
- Feng Y., Schnittler M. Molecular or morphological species? Myxomycete diversity in a deciduous forest in northeastern Germany. *Nova Hedwigia*. 2017. V. 104 (1). P. 359–380.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2016/0326
- Feng Y., Schnittler M. Sex or no sex? Independent marker genes and group I introns reveal the existence of three sexual but reproductively isolated biospecies in *Trichia varia* (*Myxomycetes*). *Org. Div. Evol.* 2015. V. 15. P. 631–650.
<https://doi.org/10.1007/s13127-015-0230-x>
- Fiore-Donno A.M., Berney C.J., Pawlowski J. et al. Higher-order phylogeny of plasmodial slime molds (*Myxogastria*) based on elongation factor 1A and small subunit rRNA gene sequences. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2005. V. 52. P. 201–210.
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2005.00032.x>
- Fiore-Donno A.M., Clissmann F., Meyer M. et al. Two gene phylogeny of bright-spored myxomycetes (slime moulds, superorder *Lucisporidia*). *PLOS One*. 2013. V. 8. e62586.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062586>
- Fiore-Donno A.M., Haskins E., Pawlowski J. et al. *Semimorula liquescens* is a modified echinostelid myxomycete (*Mycetozoa*). *Mycologia*. 2009. V. 101(6). P. 773–776.
<https://doi.org/10.3852/08-075>
- Fiore-Donno A.M., Kamono A., Meyer M. et al. 18S rDNA phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (*Stemonitales*, *Myxomycetes*, *Amoebozoa*). *PLOS One*. 2012. V. 7 (4). e35359.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035359>
- Fiore-Donno A.M., Meyer M., Baldauf S.L. et al. Evolution of dark-spored *Myxomycetes* (slime molds): molecules versus morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2008. V. 46. P. 878–889.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.011>
- Fiore-Donno A.M., Nikolaev S.I., Nelson M. Deep phylogeny and evolution of slime molds (*Mycetozoa*). *Protist*. 2010. V. 161. P. 55–70.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2009.05.002>
- Fiore-Donno A.M., Novozhilov Y.K., Meyer M. et al. Genetic structure of two protist species (*Myxogastria*, *Amoebozoa*) suggests asexual reproduction in sexual amoebae. *PLOS One*. 2011. V. 6 (8) P. 1–11.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022872>
- Fiore-Donno A.M., Tice A.K., Brown M.W. A non-flagellated member of the *Myxogastria* and expansion of the *Echinosteliida*. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2018. V. 66 (4). P. 538–544.
<https://doi.org/10.1111/jeu.12694>
- Fries E.M. *Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species*. V. 3. Ex Officina Berlingiana, Lundae, 1829.
- García-Cunchillos I., Carlos Zamora J., Ryberg M. et al. Phylogeny and evolution of morphological structures in a highly diverse lineage of fruiting-body-forming amoebae, order *Trichiales* (*Myxomycetes*, *Amoebozoa*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2022. V. 177. Art. 107609.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107609>
- García-Martín J.M., Zamora J.C., Lado C. Multigene phylogeny of the order *Physarales* (*Myxomycetes*, *Amoebozoa*): shedding light on the dark-spored clade. *Persoonia*. 2023. V. 51. P. 89–124.
<https://doi.org/10.3767/persoonia.2023.51.02>
- Gmshinskiy V.I., Dunayev E.A., Kireeva N.I. Handbook of *Myxomycetes* of the Moscow region. Kulturno-prosvetitel'skiy tsentr "Arche", Moscow, 2021 (In Russ.).
- Gmshinskiy V.I., Novozhilov Yu.K., Prihodko I.S. et al. Morphology and phylogeny of *Diderma aurantiacum* (*Myxomycetes*) – a new species for Russia from the Far East // *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2023a. V. 57 (1). P. 27–42.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2023.57.1.27>
- Gmshinskiy V.I., Prihodko I.S., Bortnikov F.M. et al. New genus *Valtocarpus* (*Myxomycetes* = *Eumycetozoa*): molecular phylogeny and morphological analysis of aethalioid species in the order *Stemonitales*. *Protistology*. 2023b. V. 17 (4). P. 216–232.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2023-17-4-3>
- Gubanov E.S., Gmshinskiy V.I., Bortnikov F.M. et al. Genus *Perichaena* (*Myxomycetes*, *Trichiales*, *Arcyriaceae*): Nomenclature history and recommendations for morphospecies identification. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2022.

- V. 56 (6). P. 394–411.
<https://doi.org/10.31857/S0026364822060046>
- Haecckel E.H.* Monographie der Moneren. Jena. Z. Med. Naturwiss. 1868. V. 4. P. 64–137.
- Hoppe T.* Molecular diversity of myxomycetes near Siegen (Germany). *Mycoscience*. 2013. V. 54 (4). P. 309–313.
<https://doi.org/10.1016/j.myc.2012.11.001>
- International Code of Zoological Nomenclature. Fourth edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, 1999. <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/>. Accessed 12.12.2023.
- Ing B.* The *Myxomycetes* of Britain and Ireland. Slough. The Richmond Publishing Co. Ltd., 1999.
- Ing B., Stephenson S.L.* The history of the study of *Myxomycetes*. In: *S.L. Stephenson, C. Rojas* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2022, pp. 47–96.
- Johansen S., Johansen T., Haugli F.B.* Extrachromosomal ribosomal DNA of *Didymium iridis*: sequence analysis of the large subunit ribosomal RNA gene and sub-telomeric region. *Current Genetics*. 1992. V. 22. P. 305–312.
<https://doi.org/10.1007/BF00317926>
- Kamono A., Meyer M., Cavalier-Smith T. et al.* Exploring slime mould diversity in high-altitude forests and grasslands by environmental RNA analysis. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2013. V. 84. P. 98–109.
<https://doi.org/10.1111/1574-6941.12042>
- Kang D.W., Adams J.B., Gregory A.C. et al.* Microbiota transfer therapy alters gut ecosystem and improves gastrointestinal and autism symptoms: an open-label study. *Microbiome*. 2017. V. 5 (1). Art. 10.
<https://doi.org/10.1186/s40168-016-0225-7>
- Keller H.W., Everhart S.E., Kilgore C.M.* The myxomycetes: introduction, basic biology, life cycles, genetics, and reproduction. In: *S.L. Stephenson, C. Rojas* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2022, pp. 1–45.
- Kretzschmar M., Kuhnt A., Bonkowski M. et al.* Phylogeny of the highly divergent *Echinosteliales* (Amoebozoa). *J. Eukaryot. Microbiol.* 2016. V. 63 (4). P. 453–459
<https://doi.org/10.1111/jeu.12289>
- Krzemieniewska H.* Śluzowce Polski na tle Flory Śluzowców Europejskich. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 1960.
- Lado C.* 2005–2023. An online nomenclatural information system of *Eumycetozoa*. <http://www.nomen.eumycetozoa.com>. Accessed 15.12.2023.
- Lado C., Eliasson U.* Taxonomy and systematics: current knowledge and approaches on the taxonomic treatment of *Myxomycetes*: updated version. In: *C. Rojas, S.L. Stephenson* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography, and ecology*. Second Edition. London, Academic Press, 2022. P. 269–324.
- Lado C., Pando F.* Flora mycologica Iberica. Vol. 2: *Myxomycetes I: Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales*. Real Jardín Botánico, Madrid, 1997.
- Lado C., Trevino-Zevallos I., Garcia-Martin J.M. et al.* *Dia-chea mitchellii*: a new myxomycete species from high elevation forests in the tropical Andes of Peru. *Mycologia*. 2022. V. 114 (4), pp. 798–811.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2022.2072140>
- Lakhanpal T.N., Mukherji K.G.* Taxonomy of the Indian *Myxomycetes*. *Bibliotheca Mycol.* V. 78. Vaduz. J. Cramer, 1981.
- Leontyev D.V.* The evolution of sporophore in *Reticulariaceae*. *Ukrainian Bot. J.* 2016. V. 73 (2). P. 178–184.
<https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.02.178>
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L. et al.* Towards a phylogenetic classification of the *Myxomycetes*. *Phytotaxa*. 2019a. V. 399 (3). P. 209–238.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.399.3.5>
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L., Novozhilov Y.K.* Systematic revision of the *Tubifera casparyi*–*T. dictyoderma* complex: Resurrection of the genus *Siphoptychium* and introduction of the new genus *Thecotubifera*. *Mycologia*. 2019b. V. 111 (6). P. 1–17.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1660842>
- Leontyev D.V., Schnittler M.* The phylogeny and phylogenetically based classification of myxomycetes In: *S.L. Stephenson, C. Rojas* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2022, pp. 97–124.
- Leontyev D., Schnittler M.* What are *Lycogala confusum* and *L. exiguum*? Revising authentic collections of myxomycetes in the light of a molecular-aided species concept. *Nova Hedwigia*. 2023. V. 116 (3–4). P. 403–416.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2023/0820
- Leontyev D., Schnittler M., Ishchenko Yu. et al.* Another species complex in myxomycetes: diversity of peridial structures in *Lycogala epidendrum*. *Nova Hedwigia*. 2022a. V. 114. P. 413–434.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2022/0690
- Leontyev D., Buttgerit M., Kochergina A. et al.* Two independent genetic markers support separation of the myxomycete *Lycogala epidendrum* into numerous biological species. *Mycologia*. 2022b. V. 115. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2022.2133526>
- Leontyev D., Ishchenko Yu., Schnittler M.* Fifteen new species from the myxomycete genus *Lycogala*. *Mycologia*. 2023. V. 115 (4). P. 524–560.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2023.2199109>
- Li Y.* *Liceales* in China. Science Press, Beijing, 2005.
- Li Y., Li H.Z., Wang Q. et al.* Flora Fungorum Sinicorum: myxomycetes I. *Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales* and *Trichiales*. Science Press, Beijing, 2008a.
- Li Y., Li H.Z., Wang Q. et al.* Flora Fungorum Sinicorum: myxomycetes II. *Physarales* and *Stemonitales*. Science Press, Beijing, 2008b.
- Link J.H.* Handbuch für Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse. 3. Ordo *Fungi*, Subordo 6. *Myxomycetes*. Der Haude und Spenerschen buchhandlung, Berlin, 1833.

- Lister A. A monograph of the *Mycetozoa* being a descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum. British Museum (Natural History), L., 1894.
- Lister A. A monograph of the *Mycetozoa* being a descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum. Ed. 2. Revised by G. Lister. British Museum (Natural History), L., 1911.
- Lister A. A monograph of the *Mycetozoa* being a descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum. Ed. 3. Revised by G. Lister. British Museum (Natural History), L., 1925.
- Liu Q.S., Yan S.Z., Chen S.L. Further resolving the phylogeny of *Myxogastria* (slime molds) based on COI and SSU rRNA genes. *Genetika*. 2015. V. 51 (1). P. 46–53. <https://doi.org/10.7868/S0016675814110071>
- Lloyd S.J., Leontyev D.V., Moreno G. et al. *Tasmaniomys umbilicata*, a new genus and new species of myxomycetes from Tasmania. *Mycologia*. 2023. <https://doi.org/10.1080/00275514.2023.2274252>
- Macbride T.H. North American slime-moulds. The Macmillan Company, N.Y., L., 1899.
- Macbride T.H. The North American slime-moulds (ed. 2). The Macmillan Company, N.Y., 1922.
- Macbride T.H., Martin G.W. The *Myxomycetes*. The Macmillan Company, N.Y., 1934.
- Madelin M.F. Myxomycete data of ecological significance. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 1984. V. 83 (1). P. 1–19.
- Malé V., Nisoli I., Kostrzewski T. et al. The transcription factor E4bp4/Nfil3 controls commitment to the NK lineage and directly regulates Eomes and Id2 expression. *J. Exp. Med.* 2014. V. 211 (4). P. 635–642. <https://doi.org/10.1084/jem.20132398>
- Margulis L. Whittaker's five kingdoms of organisms: minor revisions suggested by considerations of the origin of mitosis. *Evolution*. 1971. V. 25 (1). P. 242–245. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1971.tb01876.x>
- Martin G.W. Fungi: *Myxomycetes*, *Ceratiomyxales*, *Liceales*, *Trichiales*, *Stemonitales*, *Physarales*. North American Flora. V. 1 (1). New York Botanical Garden, N.Y., 1949.
- Martin G.W. The systematic position of the *Myxomycetes*. *Mycologia*. 1960. V. 52 (1). P. 119–129. <https://doi.org/10.1080/00275514.1960.12024883>
- Martin G.W., Alexopoulos C.J., Farr M.L. The genera of *Myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa, 1983.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. The *Myxomycetes*. Iowa Univ. Press, Iowa, 1969.
- Martin M.P., Lado C., Johansen S. Primers are designed for amplification and direct sequencing of ITS region of rDNA from myxomycetes. *Mycologia*. 2003. V. 95 (3). P. 474–479. <https://doi.org/10.1080/15572536.2004.11833092>
- Massee G. A monograph of the *Myxogastres*. Methuen and Company, L., 1892. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.33188>
- Moreno G., Sánchez A., Castillo A. *Paradiacheopsis rigida* (*Myxomycetes*) a misinterpreted species. *Bol. Soc. Micol. Madrid*. 2023a. V. 47. P. 3–8.
- Moreno G., Seraoui E.H., Meyer M. et al. A new species of *Macbrideola* on galls of *Rosaceae*. *Phytotaxa*. 2023b. V. 613 (2). P. 180–186. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.613.2.7>
- Nannenga-Bremekamp N.E. De Nederlandse Myxomyceten. Zutphen. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, 1974.
- Nannenga-Bremekamp N.E. A guide to temperate *Myxomycetes*. Bristol. Biopress Ltd, 1991.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. Die *Myxomyceten* Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Bd 1: *Ceratiomyxales*, *Echinosteliales*, *Liceales*, *Trichiales*. Karlheinz Baumann, Gomaringen, 1993.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. Die *Myxomyceten* Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Bd 2: *Physarales*. Karlheinz Baumann, Gomaringen, 1995.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. Die *Myxomyceten* Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Bd 3: *Stemonitales*. Karlheinz Baumann, Gomaringen, 2000.
- Novozhilov Yu.K. Definitorium Fungorum Rossiae. Slime molds. Issue. 1. Class *Myxomycetes*. Nauka, SPb., 1993 (In Russ.).
- Novozhilov Y.K. *Myxomycetes* (class *Myxomycetes*) of Russia: taxonomical composition, ecology, and geography. Dr. Biol Thesis. St. Petersburg, 2005 (In Russ.).
- Novozhilov Yu.K., Gudkov A.V. *Mycetozoa*. In: S.A. Karpov. Protists. Nauka, St. Petersburg, 2000. P. 417–450 (In Russ.).
- Novozhilov Y.K., Schnittler M., Erastova D.A. et al. Diversity of nivicolous myxomycetes of the Teberda State Biosphere Reserve (Northwestern Caucasus, Russia). *Fungal Diversity*. 2013a. V. 59 (1). P. 109–130. <https://doi.org/10.1007/s13225-012-0199-0>
- Novozhilov Yu.K., Mitchell D.W., Okun M.V., Schepin O.N. New species of *Diderma* from Vietnam. *Mycosphere*. 2013b. V. 4 (3). P. 363–454. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/3/2>
- Novozhilov Yu.K., Okun M.V., Erastova D.A. et al. Description, culture and phylogenetic position of a new xerotolerant species of *Physarum*. *Mycologia*. 2013c. V. 105 (3). P. 1535–1546. <https://doi.org/10.3852/12-284>
- Novozhilov Y.K., van Hooff J., Jagers M. *Trichioides iridescens*, a new genus and new species (*incertae sedis* in *Myxomycetes*). *Micol. Progress*. 2015. V. 14. Art. 1018. <https://doi.org/10.1007/s11557-014-1018-7>
- Novozhilov Y.K., Rollins A.W., Shchepin O.N., Schnittler M. Ecology and distribution of *Myxomycetes* In: S.L. Stephenson, C. Rojas (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2022a, pp. 325–376.

- Novozhilov Y.K., Prihodko I.S., Fedorova N.A. et al. *Lamproderma vietnamense*: a new species of myxomycetes with reticulate spores from Phia Oắc – Phia Đén National Park (northern Vietnam) supported by molecular phylogeny and morphological analysis. *Mycoscience*. 2022b. V. 63 (4). P. 149–155.
<https://doi.org/10.47371/mycosci.2022.05.003>
- Novozhilov Y.K., Schnittler M., Shchepin O.N. et al. Late-summer myxomycete diversity of the National Park “Vulkany Kamchatki”. *Nova Hedwigia*. 2024. V. 1–2. P. 157–182.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2023/0870
- Novozhilov Y.K., Prihodko I.S., Bortnikov I.S. et al. *Diachea racemosa* (Myxomycetes = Myxogastrea): a new species with cespitose sporocarps from southern Vietnam and its position within the phylogenetic clade *Diachea* sensu lato (Physarales). *Protistology*. 2023. V. 17 (4). P. 189–204.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2023-17-2-2>
- Olive L.S. The Mycetozoa: A revised classification. *Bot. Rev.* 1970. V. 36 (1). P. 59–87.
<https://doi.org/10.1007/BF02859155>
- Olive L.S. The Mycetozoans. *Academic Press*, N.Y. etc., 1975.
- Panckow T. Herbarium Portatile. Kiechener. Berlin, 1654.
- Pawlowski J., Audic S., Adl S. et al. CBOL Protist Working Group: Barcoding eukaryotic richness beyond the Animal, Plant, and Fungal Kingdoms. *PLoS Biol.* 2012. V. 10 (11). e1001419.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001419>
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycètes. T. 1. Guide de détermination. Sévriér. Mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, 2011a.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycètes. T. 2. Plantes. Sévriér. Mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, 2011b.
- Prihodko I.S., Shchepin O.N., Bortnikova N.A. et al. A three-gene phylogeny supports taxonomic rearrangements in the family *Didymiaceae* (Myxomycetes). *Micol. Progress*. 2023a. V. 22. 11.
<https://doi.org/10.1007/s11557-022-01858-1>
- Prihodko I.S., Shchepin O.N., Novozhilov Yu.K. et al. Reassessing the phylogenetic position of the genus *Kelleromyxa* (Myxomycetes = Myxogastrea) using genome skimming data. *Protistology*. 2023b. V. 17 (2). P. 73–84.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2023-17-2-2>
- Ronikier A., Halamski A.T. Is Myxomycetes (Amoebozoa) a truly ambiregnal group? A major issue in Protist Nomenclature. *Protist*. 2018. V. 169 (4). P. 484–493.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2018.05.002>
- Ronikier A., Janik P., de Haan M. et al. Importance of type specimen study for understanding genus boundaries – taxonomic clarifications in *Lepidoderma* based on integrative taxonomy approach leading to resurrection of the old genus *Polyschismium*. *Mycologia*. 2022. V. 114 (6). P. 1008–1031.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2022.2109914>
- Rostafinski J.T. Śluzowce (Mycetozoa). Monografia. Paris. Pamiętnik Towarzystwa Nauk Ścisłych w Paryżu, 1875.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.63836>
- Schnittler M., Novozhilov Y.K., Romeralo M. et al. Fruit body-forming protists: Myxomycetes and myxomycete-like organisms (*Acrasia*, *Eumycetozoa*). In: W. Frey (ed.). Engler’s Syllabus of plant families, 13th edition. Bornträger, Stuttgart, 2012.
- Schnittler M., Shchepin O.N., Dagamac N.H.A. et al. Barcoding myxomycetes with molecular markers: challenges and opportunities. *Nova Hedwigia*. 2017. V. 104 (1–3). P. 323–341.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2017/0397
- Schrader H.A. Nova genera plantarum. Pars prima cum tabulis aeneis coloratis. Lipsiae Apud S.L. Crvsivm, Leipzig, 1797.
- Shchepin O., Novozhilov Y., Woyzichowski J et al. Genetic structure of the protist *Physarum albescens* (Amoebozoa) revealed by multiple markers and genotyping by sequencing. *Mol. Ecol.* 2022. V. 31 (1). P. 372–390.
<https://doi.org/10.1111/mec.16239>
- Shchepin O.N., Dagamac N.H. et al. DNA barcoding as a tool for identification of plasmodia and sclerotia of myxomycetes (*Myxogastria*) appearing in moist chamber cultures. *Mycosphere*. 2017. V. 8. P. 1904–1913.
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/8/10/13>
- Shchepin O.N., Novozhilov Y.K., Schnittler M. Disentangling the taxonomic structure of the *Lepidoderma chailletii-caristianum* species complex (*Myxogastria*, *Amoebozoa*): genetic and morphological aspects. *Protistology*. 2016. V. 10 (4). P. 117–129.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2016-10-4-1>
- Steitz T.A. A structural understanding of the dynamic ribosome machine. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2008. V. 9. 242253.
<https://doi.org/10.1038/nrm2352>
- Stephenson S. L., Schnittler M. Myxomycetes. In: J.M. Archibald, A.G.B. Simpson, C.H. Slamovits (eds). Handbook of the Protists. Cham. Springer. 2017, pp. 1405–1431.
- Thind K.S. The Myxomycetes of India. Indian Council of Agricultural Research, New Delhi, 1977.
- Torres-Machorro A.L., Hernández R., Cevallos A.M. et al. Ribosomal RNA genes in eukaryotic microorganisms: witnesses of phylogeny? *FEMS Microbiol. Rev.* 2010. V. 34 (1). P. 59–86.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2009.00196.x>
- Traphagen S.J., Dimarco M.J., Silliker M.E. RNA editing of 10 *Didymium iridis* mitochondrial genes and comparison with the homologous genes in *Physarum polycephalum*. *RNA*. 2010. V. 16. P. 828–838.
<https://doi.org/10.1261/2Frna.1989310>
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R. et al. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China. Koeltz Botanical Books, Glashütten, 2018.
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Walker L.M., Stephenson S.L. The species problem in Myxomycetes revisited. *Protist*. 2016. V. 167 (4). P. 319–338.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2016.05.003>

- Wallroth F.W. Flora cryptogramica Germaniae. Sumptibus I.L. Schrag, Norimbergae, 1833.
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T. et al. Outline of *Fungi* and fungus-like taxa Mycosphere. 2020. V.11 (1). P. 1060–1456.
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8>
- Wikmark O.G., Haugen P., Haugli K. et al. Obligatory group I introns with unusual features at positions 1949 and 2449 in nuclear LSU rDNA of *Didymiaceae* myxomycetes. Mol. Phylogenet. Evol. 2007a. V. 43 (2). P. 596–604.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.11.004>.
- Wikmark O.G., Haugen P., Lundblad E.W. et al. The molecular evolution and structural organization of group I introns at position 1389 in nuclear small subunit rDNA of myxomycetes. J. Eukaryot. Microbiol. 2007b. V. 54 (1). P. 49–56.
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2006.00145.x>
- Winsett K.E., Stephenson S.L. Using ITS sequences to assess intraspecific genetic relationships among geographically separated collections of the myxomycete *Didymium squamulosum*. Revista Mexicana de Micología. 2008. V. 27. P. 59–65.
- Yachevskiy A.A. Mycological flora of European and Asian Russia. The Slime molds. Vol. 2. Richter, Moscow, 1907 (In Russ.).
- Yamamoto Y. Biota of Japanese *Myxomycetes*. Committee for the publication of Biota of Japanese *Myxomycetes*, Ibaraki, 2021.
- Yamamoto Y. The *Myxomycete* biota of Japan. Toyo Shorin Publishing Co. Ltd, Tokyo, 1998.
- Zamora J.C., García-Martín J.M., Lado C. (2955) Proposal to conserve the name *Didymium* against *Mucilago* and *Sputaria* (*Physarales*, *Myxomycetes*). Taxon. 2023. V. 72 (3). P. 663–664.
<https://doi.org/10.1002/tax.12964>
- Александрович Ю.О. (Aleksandrowicz) Строение и развитие споровместилищ миксомицетов. Варшава, 1872. 98 с.
- Берестецкая Л.И., Дмитриев А.П., Левитин М.М. (Beresetskaya et al.) Микологический гербарий Всероссийского института защиты растений // Вестник защиты растений. 2012. № 3. С. 58–61.
- Гмошинский В.И., Дунаев Е.А., Куреева Н.И. (Gmoshinskiy et al.) Определитель миксомицетов Московского региона. М., 2021. 384 с.
- Новожилов Ю.К. (Novozhilov) Миксомицеты (класс Мухомycetes) России: Таксономический состав, экология и география. Дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 370 с.
- Новожилов Ю.К. (Novozhilov) Определитель грибов России. Отдел Слизевика. Вып. 1. Класс Миксомицеты. СПб., 1993. 288 с.
- Новожилов Ю.К., Гудков А.В. (Novozhilov, Gudkov) Мусcетозоа / В кн. Протисты. Под ред. С. А. Карпова. СПб., 2000. С. 417–450.
- Ячевский А.А. (Yachevskiy) Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевика. М., 1907.

Systematics and Phylogeny of *Myxomycetes*: Yesterday, Today, Tomorrow

E. L. Moroz^{a, #}, V. I. Gmoshinskiy^{b, ##}, O. N. Shchepin^{c, d, ###}, and Yu. K. Novozhilov^{c, ####}

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

^b Lomonosov Moscow State University, 119234 Moscow, Russia

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

^d Institute of Botany and Landscape Ecology, Greifswald University, 17487 Greifswald, Germany

[#]e-mail: moroze.l@tut.by

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

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

^{####}e-mail: yurynovozh1lov@yandex.ru

Myxomycetes are amoeboid fungus-like organisms (*Amoebozoa*) with a unique life cycle characterized by a great morphological diversity of fruiting bodies. Due to the similarity of these structures to the fruiting bodies of some representatives of Ascomycota and Basidiomycota, myxomycetes have been classified as fungi since the first known scientific description in 1654. Only in the XIX century, when their life cycle was studied, the difference of this group from fungi became clear. During the same period, microscopic structures of fruiting bodies, as well as ornamentation of the spore surface, began to be considered as diagnostic features. Due to this, in the period from the end of XIX to the middle of XX century, a rather stable system was formed. However, as further studies have shown, both macro- and micromorphological characters are often quite variable, depend on environmental conditions, and often result from a convergent evolution, which causes difficulties in defining species and taxonomic units of higher ranks. Since the first decade of the 21st century, thanks to the development of molecular genetic methods and accumulation of data on nucleotide sequences of marker genes together with the improvement of microscopic studies, it has been possible to obtain data on the evolutionary relationships of different groups of myxomycetes. A milestone in this process was the publication of the first phylogenetic system of myxomycetes in 2019. This work was the starting point for a number of studies on the relationships of different groups of myxomycetes at a lower taxonomic level. Thus, there has been a surge in the number of studies that bring us closer to constructing a natural system. The latest iteration of the myxomycete system, incorporating all modifications and enhancements as of June 2024, is presented.

Keywords: *Amoebozoa*, history of mycology, marker genes, morphology, taxonomy.

УДК 582.284 (471.22)

МИКОБИОТА ПЛАНИРУЕМОЙ ООПТ “МАКСИМЪЯРВИ” (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ, РОССИЯ)

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

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

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

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

Поступила в редакцию 10.01.2024 г.

После доработки 02.03.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Впервые приведены результаты изучения макромицетов на территории планируемой ООПТ “Максимъярви” (ПООПТ), расположенной в северной части Республики Карелия на границе с Финляндией. Полученные О.О. Предтеченской и А.В. Руоколайнен в ходе экспедиционных работ в 2022 г. результаты объединены с данными финских коллег за 2012 и 2016 гг. Находки 2022 г. подтверждены образцами, хранящимися в гербарии Карельского научного центра РАН (PTZ), 2012 и 2016 гг. — в гербарии университета г. Хельсинки (H). В настоящее время на территории “Максимъярви” зарегистрировано 196 видов, относящихся к 121 роду, 57 семействам, 14 порядкам афиллофороидных, агарикоидных и гастероидных грибов. Три вида грибов (*Botryobasidium laeve*, *Peniophora septentrionalis*, *Phellodon secretus*) — впервые найдены в биогеографической провинции *Karelia pomorica occidentalis*. *Phellodon secretus* является новым для микобиоты республики. На территории ПООПТ “Максимъярви” выявлено 17 видов грибов, включенных в Красную книгу Республики Карелия (2020). Для планируемой ООПТ “Максимъярви” известны местонахождения индикаторных и специализированных видов грибов, приуроченных к биологически ценным лесам. Дано обоснование целесообразности создания здесь природоохранного объекта с учетом формирующейся системы ООПТ Зеленого пояса Фенноскандии и Республики Карелия.

Ключевые слова: агарикоидные грибы, афиллофороидные грибы, биоразнообразие, гастероидные грибы, коренные леса, редкие виды, Северо-Запад России

DOI: 10.31857/S0026364824040028, **EDN:** uxdugm

ВВЕДЕНИЕ

Планируемая особо охраняемая природная территория (ПООПТ) “Максимъярви” площадью около 40 тыс. га находится в северной части Республики Карелия в Муезерском районе и на территории Костомукшского городского округа (рис. 1), в денудационно-тектоническом холмисто-грядовом среднезаболоченном ландшафте с преобладанием сосновых местообитаний (Gromtsev et al., 2011). На ПООПТ отсутствуют населенные пункты, дорожная сеть минимальная, состоит из дороги вдоль границы с Финляндией и лесовозных дорог. Сохранившиеся на ПООПТ эталонные высоковозрастные северотаежные сообщества — это один из последних крупных участков в Республике Карелия, практически не преобразованных деятельностью человека. Сосняки являются самыми распространенными типами леса ПООПТ; меньшую площадь занимают ельники, приуроченные в основном к склонам, ложбинам (межгрядовые и межхолмовые понижения), ручьям. Леса образованы

сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), елью европейской [*Picea abies* (L.) H. Karst.], березой (*Betula* spp.), осинкой (*Populus tremula* L.), ивой (*Salix* spp.), ольхой (*Alnus* spp.). Возраст сосны и ели составляет более 200 лет. Наиболее ценная часть обследованной территории — участок № 1 (рис. 1). Участок № 2 включает оз. Максимъярви и прилегающую территорию. На участках № 2 и 3 продолжают вырубку леса, и они фрагментированы.

Территория “Максимъярви” относится к биогеографической провинции *Karelia pomorica occidentalis* (Cajander, 1906). В провинции изучалась 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), старовозрастные леса в окрестностях п. Лендеры и оз. Шуарыярви, на территории ПООПТ “Тулос”

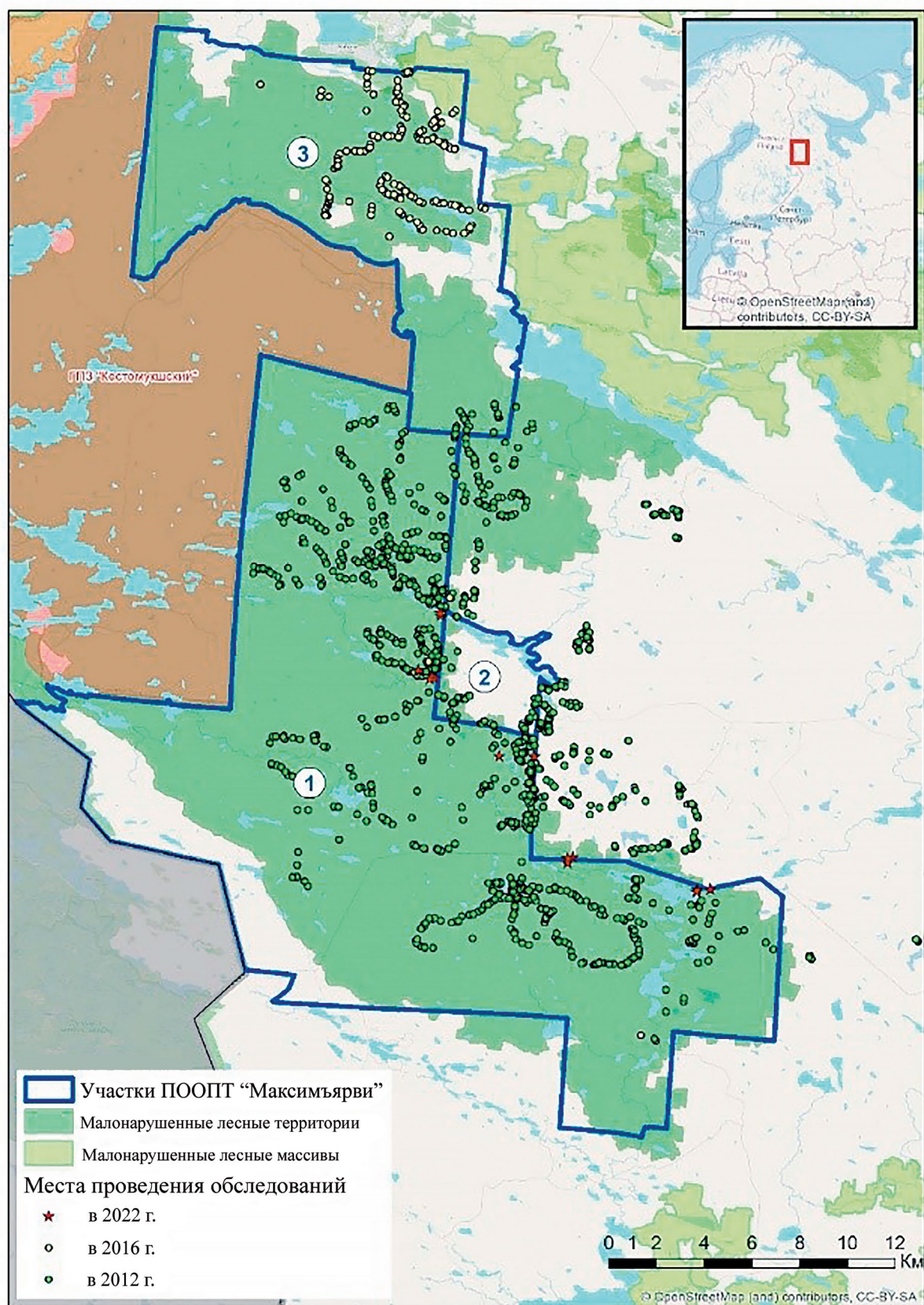


Рис. 1. Места проведения исследований планируемой ООПТ “Максимъярви”: участок 1 — наиболее ценная часть, 2 и 3 — фрагментированные участки ПООПТ.

(Bondartseva, Kotkova, 2003; Kotkova, Bondartseva, 2006; Kotkova, 2007) и “Озеро Нюк” (Predtechenskaya, Ruokolainen, 2024).

Комплексные исследования уникальной территории “Максимъярви” в р-не озерно-речной системы Мурдоярви – Мурдойоки (южная часть участка № 1) были начаты в 2009 г. (Gromtsev et al., 2011). Начало микологическим исследованиям на ПООПТ положили сборы афиллофороидных грибов финских специалистов, сохранившиеся в отчетах, причем внимание уделялось преимущественно выявлению редких и индикаторных видов афиллофороидных грибов. С 27.08 по 06.09.2012 г. в исследованиях на ПООПТ участвовали А. Кухмонен, Х. Яухийайнен, Ю. Миккола, К. Кирё, М. Бьёркстен, М. Иконен, О. Маннинен, Т. Ялканен, В. Покела, с 20 по 22 июня 2016 г. – Х. Яухийайнен, О. Маннинен, а также А.Т. Загидуллина и Е.А. Пилипенко. Образцы грибов хранятся в гербарии университета г. Хельсинки (Н). В биоте афиллофороидных грибов до наших исследований было зарегистрировано 76 видов, сведения о которых не были опубликованы и не использовались при подготовке издания Красной книги Республики Карелия (Red Data Book, 2020a). Микобиота агарикоидных грибов этой труднодоступной территории ранее не изучалась. Дополнительные исследования ПООПТ были проведены в августе 2022 г. сотрудниками Института биологии и Института леса КарНЦ РАН. Придание статуса охраняемой территории позволит создать резерват для представителей ресурсных, редких и охраняемых видов растений, грибов, лишайников и животных Европейского Севера России, – важного элемента общей природоохранной сети Республики Карелия и Зеленого пояса Фенноскандии (ЗПФ).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данные о находках афиллофороидных грибов финских специалистов на ПООПТ “Максимъярви” были представлены в отчетах в виде списков с указанием координат, даты и автора регистрации, но без указания типа леса и субстрата, поэтому эта информация у ряда видов в списке отсутствует. Авторами статьи сбор образцов грибов проводился 17–21.08.2022 маршрутным методом, исследовались наиболее доступные для посещения и богатые биотопы. Несколько видов были собраны участниками экспедиции А.В. Полевым и С.А. Кутенковым. Сведения о наблюдениях распространенных видов, которые возможно однозначно определить в полевых условиях, заносились в полевой дневник. Идентификация собранного материала выполнена в лабораторных условиях традиционными методами световой микроскопии с использованием микроскопа ЛОМО

Микмед-6, стандартных реактивов и современных определителей. Образцы ряда видов грибов пополнили Гербарий КарНЦ РАН (PTZ). В список грибов, представленный в данной статье, включены все виды, зарегистрированные на обследованных участках за весь период исследований.

Современные названия видов в аннотированном списке приведены в соответствии с международной базой данных по номенклатуре грибов “Index Fungorum” (2023). Двумя восклицательными знаками отмечен вид, публикуемый впервые для Республики Карелия, одним – впервые для биогеографической провинции *Karelia pomorica occidentalis*. Индикаторные (*) и специализированные (**) виды указаны по пособию “Выявление и обследование биологически ценных лесов на северо-западе европейской части России” (Andersson et al., 2009). Подчеркиванием обозначены виды, занесенные в Красную книгу Республики Карелия (Red Data Book, 2020a) и подлежащие охране на территории региона.

Для обозначения местонахождений на территории ПООПТ “Максимъярви” использованы следующие сокращения.

1 – окрестности восточного берега оз. Коккоярви, сосняк чернично-зеленомошный, сосняк с елью кустарничково-зеленомошно-лишайниковый, сосняк кустарничково-зеленомошный, ельник хвощево-зеленомошный, чернично-хвощевый, 64°15.524'–64°15.589' с.ш., 30°53.728'–30°53.832' в.д., 17.08.2022;

2 – сосняк скальный кустарничково-зеленомошно-лишайниковый, сосняк с елью кустарничково-зеленомошный, ельник приручейный, ельник разнотравный на краю болота, ельник разнотравно-зеленомошный, 64°20.126'–64°20.309' с.ш., 30°38.961'–30°39.824' в.д., 18.08.2022;

3 – северо-западная оконечность оз. Максимъярви, сосняк скальный кустарничково-зеленомошный, ельник чернично-зеленомошный логовый, 64°21.566'–64°21.632' с.ш., 30°39.977'–30°40.031' в.д., 19.08.2022;

4 – окрестности ручья, впадающего в оз. Максим, ельник чернично-зеленомошный у болота, сосняк с елью чернично-зеленомошный, 64°16.072'–64°16.178' с.ш., 30°47.066'–30°47.070' в.д., 20.08.2022;

5 – ельник приручейный, ельник приручейный папоротниковый, ельник с сосной приручейный, 64°18.451' с.ш., 30°45.145' в.д., 21.08.2022.

В аннотации вида приводятся сведения о местонахождениях, местообитаниях, субстратах 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); пример номера образца для агарикоидных и гастероидных грибов – PTZ 1-2022-Максим, для афиллофороидных – PTZ 2828. Для видов встреченных единично и редко дополнительно приводятся дата находки и координаты. Для ряда видов, известных только по отчетам финских

специалистов, местонахождения, местообитания и субстрата не указываются. Данные из отчетов цитируются без изменений. Авторы находок: АП — А.В. Полевой, АЗ — А.Т. Загидуллина, ЕП — Е.А. Пилипенко, СК — С.А. Кутенков; АК — А. Kuhmonen, НЖ — Н. Jauhiai-nen, JM — J. Mikkola, КК — К. Kyrö, МВ — М. Björkstén, МИ — М. Ikonen, ОМ — О. Manninen, TJ — Tiina Jalkanen, VP — V. Pokela. В случае если виды обнаружены авторами настоящей статьи, сведения об авторах находок не приводятся.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований на территории ПООПТ “Максимъярви” отмечено 139 видов афиллофороидных (96 родов, 40 семейств, 14 порядков), 56 видов агарикоидных (25 родов, 17 семейств, трех порядков) и один вид гастероидных грибов. Ниже приводится аннотированный список выявленных видов.

Agaricales

Agaricaceae

Lepiota cristata (Bolton) P. Kumm. — 5: на почве в ельнике приручейном папоротниковом, нередко, PTZ 32-2022-Максим.

Amanitaceae

Amanita fulva Fr. — 1: на почве рядом елями, березами, соснами, в ельнике с сосной хвощево-зеленомошном, в сосняке хвощево-зеленомошном, очень часто.

A. pantherina (DC.) Krombh. — 3: на почве рядом с березами, елями в ельнике чернично-зеленомошном логовом, нередко, PTZ 16-2022-Максим.

A. porphyria Alb. et Schwein. — 3: на почве рядом с березами, соснами в ельнике чернично-зеленомошном логовом, нередко.

Cortinariaceae

Cortinarius anomalus (Fr.) Fr. — 1: на почве рядом с березами в ельнике чернично-зеленомошном, среди сфагнома, часто, PTZ 1-2022-Максим.

C. armillatus (Fr.) Fr. — 1, 2, 3: на почве рядом с березами в сосняках с елью хвощево-зеленомошных, кустарничково-зеленомошных, сосняках чернично-бруснично-зеленомошном, скальном зеленомошно-лишайниковом, в ельнике чернично-зеленомошном логовом, очень часто.

C. brunneus (Pers.) Fr. — 2, 5: на почве рядом с елями в ельниках зеленомошно-черничных, приручейном папоротниковом, часто, PTZ 13-2022-Максим.

C. caperatus (Pers.) Fr. — 1, 2, 3, 5: на почве рядом с березами и соснами в сосняках с елью чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковом, кустарничково-зеленомошном, в сосняках чернично-бруснично-зеленомошном, скальных зеленомошно-лишайниковых, кустарничково-зеленомошном, в ельниках разнотравно-зеленомошном, приручейном папоротниковом, логовом чернично-зеленомошном, очень часто.

C. cinnamomeolutes P.D. Orton — 5: на почве рядом с елями в ельнике приручейном папоротниковом, часто.

C. collinitus (Sowerby) Gray — 1, 2, 4, 5: на почве рядом с соснами и елями в ельнике с сосной хвощево-зеленомошном, в сосняках чернично-бруснично-зеленомошном, кустарничково-зеленомошном, в ельниках приручейном папоротниковом, чернично-зеленомошном у болота, очень часто.

C. croceus (Schaeff.) Gray — 2: на почве рядом с соснами и елями в сосняке с елью кустарничково-зеленомошном, часто.

C. flexipes (Pers.) Fr. — 2: на краю болота среди сфагнома рядом с березами, часто, PTZ 5-2022-Максим.

C. rubellus Cooke — 2: на почве рядом с березами в ельнике хвощево-зеленомошном, смешанном с березой, часто, PTZ 11-2022-Максим.

C. sanguineus (Wulfen) Gray — 2: на почве рядом с елями в ельнике хвощево-зеленомошном, редко, 17.08.2022, 64°33.859' с.ш., 30°64.911' в.д., PTZ 9-2022-Максим.

C. semisanguineus (Fr.) Gillet — 1, 2, 5: на почве рядом с березами в сосняках с елью чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковом, кустарничково-зеленомошном, на старом валеже, часто, PTZ 30-2022-Максим.

C. traganus (Fr.) Fr. — 1, 3, 4: на почве рядом с соснами и елями в сосняках зеленомошно-черничном, скальном кустарничково-зеленомошном, в сосняке с елью чернично-зеленомошном, очень часто.

Thaxterogaster scaurus (Fr.) Niskanen et Liimat. [= *Cortinarius scaurus* (Fr.) Fr.] — 3: на почве рядом с елями в ельнике чернично-зеленомошном, нередко, PTZ 14-2022-Максим.

Cystostereaceae

***Cystostereum murrayi* (Berk. et M.A. Curtis) Pouzar — на валежных стволах *Picea abies* в ельниках черничных и разнотравно-зеленомошных, редко, 01.09.2012, 64°17.550' с.ш., 30°45.084' в.д., TJ; 04.09.2012, 64°15.186' с.ш., 30°45.510' в.д., ОМ; 06.09.2012, 64°25.026' с.ш., 30°34.710' в.д., ОМ.

Hydnangiaceae

Laccaria laccata (Scop.) Cooke — 2, 5: на почве в ельниках приручейных папоротниковых, смешанных с березой, очень часто.

Hygrophoraceae

Arrhenia epichysium (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys — 5: в ельнике приручейном папоротниковом, на гниющей древесине, нередко, PTZ 27-2022-Максим.

Hygrophorus hypoleus (Fr.) Fr. — 2: на почве рядом с соснами в сосняке с елью черничном, часто.

Hymenogastraceae

Galerina hypnorum (Schrank) Kühner — 2, 5: на разложившейся древесине среди мха в ельниках разнотравно-зеленомошном и приручейном папоротниковом, часто.

G. paludosa (Fr.) Kühner — 2: среди мха на краю болота, часто, PTZ 7-2022-Максим.

Inocybaceae

Inocybe geophylla P. Kumm. — 2: на почве рядом с елями в ельнике хвощево-зеленомошном, часто, PTZ 10-2022-Максим.

Pseudosperma rimosum (Bull.) Matheny et Esteve-Rav. — 3: на почве рядом с соснами и елями в ельнике чернично-зеленомошном логовом, часто, PTZ 15-2022-Максим.

Lycoperdaceae

Apioperdon pyriforme (Schaeff.) Vizzini — 2: на сильно разложившейся древесине в ельнике разнотравно-зеленомошном, очень часто.

Marasmiaceae

Marasmius rotula (Scop.) Fr. — 5: на разложившейся древесине лиственного дерева в ельнике приручейном папоротниковом, часто.

Mycenaceae

Mycena galericulata (Scop.) Gray — 3: на валежной древесине хвойных пород в ельнике логовом чернично-зеленомошном, часто.

Pleurotaceae

Pleurotus pulmonarius (Fr.) Quél. — 1, 5: на сухостое осины в ельнике приручейном папоротниковом, группами (СК), очень часто, PTZ 3-2022-Максим.

Strophariaceae

Hypholoma capnoides (Fr.) P. Kumm. — 4: на пнях хвойных в сосняке с елью чернично-зеленомошном, очень часто, PTZ 22-2022-Максим.

Kuehneromyces mutabilis (Schaeff.) Singer et A.H. Sm. — 4: на древесине лиственных пород в ельнике с участием березы у болота чернично-зеленомошном, очень часто.

Pholiota tuberculosa (Schaeff.) P. Kumm. — 2: на краю болота, на разложившейся древесине лиственных пород, нередко, PTZ 6-2022-Максим.

Tricholomataceae

Collybia cirrhata (Schumach.) Quél. — 2: на разложившихся плодовых телах грибов в ельнике хвощево-зеленомошном, часто, PTZ 12-2022-Максим.

Tricholomopsis decora (Fr.) Singer — 2, 5: на древесине хвойных пород в сосняке с елью кустарничково-зеленомошном, в ельнике приручейном папоротниковом, часто.

*Amylocorticiales**Amylocorticaceae*

Amylocorticium suaveolens Parmasto — 3, 5: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошном и приручейном, редко, PTZ 2824.

*****Anomoporia bombycina*** (Fr.) Pouzar — на валежных стволах хвойных пород, единственная находка, 31.08.2012, 64°23.904' с.ш., 30°38.982' в.д., НЖ.

*****A. kamtschatica*** (Parmasto) Bondartseva — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, очень часто (НЖ, ОМ, ТЖ, VP, 2012).

Rhizochaete violascens (Fr.) K.H. Larss. [= *Ceraceomyces violascens* (Fr.) Jülich] — 4: на валежном стволе *Betula* spp. в ельнике чернично-зеленомошном у болота, единственная находка, 20.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°47.070' в.д., PTZ 2832.

*Atheliales**Atheliaceae*

Amphinema hyssoides (Pers.) J. Erikss. — 4, 5: на валежных стволах *Betula* spp., *Picea abies* и *Populus tremula* в ельнике приручейном, часто.

Piloderma bicolor (Peck) Jülich — 2: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, нередко.

*Auriculariales**Auriculariaceae*

*****Elmerina caryae*** (Schwein) D.A. Rein [= *Protomerulius caryae* (Schwein) Ryvarden] — на валежных стволах, редко, 29.08.2012, 64°18.708' с.ш., 30°45.126' в.д., ОМ; 01.09.2012, 64°17.556' с.ш., 30°45.090' в.д., ТЖ; 03.09.2012, 64°15.336' с.ш., 30°33.648' в.д., ТЖ.

*Boletales**Boletaceae*

Chalciporus piperatus (Bull.) Bataille — 3: на почве рядом с соснами в ельнике чернично-зеленомошном логовом, смешанном с сосной, часто.

Leccinum holopus (Rostk.) Watling — 1: на подстилке среди мха на болоте, под березами, часто.

L. versipelle (Fr.) Snell — 1, 3: на почве рядом с березами в сосняке скальном кустарничково-зеленомошном с примесью березы, в сосняке скальном чернично-зеленомошном с примесью ели и березы, очень часто.

Coniophoraceae

Coniophora arida (Fr.) P. Karst. — 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в ельниках чернично-зеленомошных, часто.

C. fusispora (Cooke et Ellis) Cooke — 1: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняке чернично-зеленомошном, единственная находка, 17.08.2022, 64°15.589' с.ш., 30°54.510' в.д., PTZ 2829.

C. olivacea (Fr.) P. Karst. — 1, 2, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, ельниках чернично-зеленомошном и приручейном папоротниковом, часто.

Paxillaceae

Paxillus involutus (Batsch) Fr. — 3: на почве рядом с соснами и елями среди мха в ельнике чернично-зеленомошном логовом, очень часто.

Suillaceae

Suillus luteus (L.) Roussel — 1: на почве под соснами на дороге через сосновый лес, очень часто.

S. variegatus (Sw.) Richon et Roze — 1, 2, 5: на почве рядом с соснами в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном, в сосняке с елью кустарничково-зеленомошном, в ельнике приручейном папоротниковом, очень часто.

Tapinellaceae

****Pseudomerulius aureus*** (Fr.) Jülich — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, нередко (ОМ, VP, 2012).

P. montanus (Birt) Kotir., K.H. Larss. et Kulju [= *Leucogyrophana montana* (Burt) Domański] — 1: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, единственная находка, 17.08.2022, 64°15.524' с.ш., 30°53.806' в.д., PTZ 2828.

Serpulaceae

****Serpula himantoides*** (Fr.) P. Karst. — на валежных стволах хвойных пород, редко, 03.09.2012, 64°14.460' с.ш., 30°39.600' в.д., НЖ; 64°32.517' с.ш., 30°37.062' в.д., 21.06.2016, ОМ.

*Cantharellales**Botryobasidiaceae*

! *Botryobasidium laeve* (J. Erikss.) Parmasto — 4: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, редко, 20.08.2022,

64°16.072' с.ш., 30°47.070' в.д.; 20.08.2022, 64°16.178' с.ш., 30°47.066' в.д., PTZ 2950.

B. subcoronatum (Höhn. et Litsch.) Donk — 2, 5: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке с елью кустарничково-зеленомошном, ельнике приручейном, нередко, PTZ 2873.

B. vagum (Berk. et M.A. Curtis) D.P. Rogers — 4: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, нередко.

Hydnaceae

Craterellus cornucopioides (L.) Pers. — на почве в ельнике чернично-зеленомошном, единственная находка, 28.08.2012, 64°16.344' с.ш., 30°50.472' в.д., OM.

Hydnum repandum L. — 3, 4, 5: на подстилке в ельниках чернично-зеленомошных и приручейном, нередко.

Sistotrema raduloides (P. Karst.) Donk — на валежных стволах хвойных и лиственных пород, редко, 27.08.2012, 64°18.762' с.ш., 30°44.304' в.д., OM; 28.08.2012, 64°19.134' с.ш., 30°42.972' в.д., KK; 30.08.2012, 64°25.776' с.ш., 30°41.010' в.д., VP; 04.09.2012, 64°15.000' с.ш., 30°46.044' в.д., OM.

Corticiales

Corticiaceae

Corticium polygonioides P. Karst. — 1: на валежных стволах *Populus tremula* в сосняке чернично-зеленомошном, единственная находка, 17.08.2022, 64°15.524' с.ш., 30°53.806' в.д.

C. roseum Pers. Donk — 4: на валежных стволах *Salix* spp. в ельнике чернично-зеленомошном у болота, редко, 20.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°47.070' в.д., PTZ 2974.

Gloeophyllales

Gloeophyllaceae

***Chaetodermella luna* (Romell ex D.P. Rogers et H.S. Jacks.) Rauschert — 1, 2, 4, 5: на валежных ветвях *Pinus sylvestris* в сосняках с елью чернично-зеленомошно-лишайниковых, чернично-зеленомошных, ельнике с сосной приручейном, очень часто (AK, HJ, KK, OM, TJ, 2012; HJ, OM, 2016).

***Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imazeki — 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, редко, 28.08.2012, 64°32.354' с.ш., 30°35.593' в.д., OM; 20.08.2022, 64°16.208' с.ш., 30°47.338' в.д., PTZ 2835.

G. sepiarium (Wulfen) P. Karst. — 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных у болота и ельниках приручейных, нередко.

Veluticeps abietina (Pers.) Hjortstam et Tellería — 2, 3: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, нередко.

Gomphales

Lentariaceae

***Kavinia albobiridis* (Mordan) Gilb. et Budington — на валежных стволах хвойных пород, редко, 04.09.2012, 64°14.844' с.ш., 30°46.056' в.д., OM; 06.09.2012, 64°22.974' с.ш., 30°39.048' в.д., OM.

Hymenochaetales

Hymenochaetaceae

**Asterodon ferruginosus* Pat. — 2: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных, ельниках приручейных, нередко, PTZ 2839 (HJ, KK, MB, OM, TJ, VP, 2012; HJ, 2016).

Coltricia perennis (L.) Murrill — 1: на песчаной почве на дороге в сосняках чернично-зеленомошных, нередко.

Inocutis rheades (Pers.) Fiasson et Niemelä [= *Inonotus rheades* (Pers.) Bondartsev et Singer] — на усыхающих и валежных стволах *Populus tremula* в смешанных хвойно-мелколиственных лесах, нередко (JM, OM, TJ, VP, 2012; OM, 2016).

Inonotus obliquus (Fr.) Pilát — 2, 4: на усыхающих стволах *Betula* spp. в сосняке чернично-зеленомошном и ельнике чернично-зеленомошном у болота, нередко.

***I. leporinus* (Fr.) Gilb. et Ryvarden [= *Onnia leporina* (Fr.) H. Jahn] — 2: на усыхающих стволах *Picea abies* в ельнике приручейном, нередко, PTZ 2872 (OM, 2012; OM, 2016).

**Phellinidium ferrugineofusum* (P. Karst.) Fiasson et Niemelä [= *Phellinus ferrugineofuscus* (P. Karst.) Bourdot] — 1, 2, 3, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* в сосняках чернично-зеленомошных и сосняках с елью чернично-лишайниково-зеленомошных, ельниках чернично-зеленомошных и логовых приручейных, очень часто, PTZ 2875 (AK, HJ, KK, MB, MI, OM, TJ, VP, 2012; A3, EP, HJ, OM, 2016).

Phellinopsis conchata (Pers.) Y.C. Dai [= *Phellinus conchatus* (Pers.) Quél.] — 5: на усыхающих стволах *Salix* spp. в ельнике приручейном, редко, 21.08.2022, 64°18.451' с.ш., 30°45.145' в.д.

**Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk — 1, 2, 3, 4: на валежных стволах и пнях *Picea abies* в сосняках чернично-зеленомошных, ельниках приручейных и чернично-зеленомошных, очень часто (AK, HJ, JM, KK, MI, OM, TJ, VP, 2012; A3, EP, HJ, OM, 2016).

P. laevigatus (P. Karst.) Bourdot et Galzin — 2: на валежных стволах *Betula* spp. в сосняке с елью чернично-зеленомошном, редко, 01.09.2012, 64°17.544' с.ш., 30°45.006' в.д., TJ; 21.06.2016, 64°33.792' с.ш., 30°37.304' в.д., OM; 18.08.2022, 64°20.126' с.ш., 30°39.574' в.д.

P. lundellii Niemelä — на усыхающих стволах *Betula* spp. в смешанных хвойно-мелколиственных лесах, часто (OM, TJ, 2012).

P. nigricans (Fr.) P. Karst. — 1, 2, 4: на усыхающих стволах *Betula* spp. в сосняках чернично-зеленомошном у болота, сосняке с елью чернично-зеленомошном, ельнике чернично-зеленомошном у болота, нередко.

**P. populicola* Niemelä — 1, 5: на усыхающих стволах *Populus tremula* в сосняках кустарничково-зеленомошных, ельниках приручейных, часто (HJ, JM, KK, MB, OM, TJ, VP, 2012; HJ, OM, 2016).

P. tremulae (Bondartsev) Bondartsev et P.N. Borisov — 1, 2, 3, 5: на усыхающих стволах *Populus tremula* в сосняках чернично-зеленомошных, ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, часто.

**P. viticola* (Schwein.) Donk — 1, 2, 3, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных и сосняках с елью чернично-лишайниково-зеленомошных, ельниках чернично-зеленомошных логовых приручейных, очень часто (HJ, KK, OM, TJ, 2012; EP, HJ, OM, 2016).

**Phellogilvus nigrolimitatus* (Romell) Niemelä, T. Wagner et M. Fisch. [= *Phellinus nigrolimitatus* (Romell) Bourdot et Galzin] — 5: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных приручейных, сосняках кустарничково-зеленомошных, очень часто (HJ, KK, MB, OM, TJ, VP, 2012; EP, OM, 2016).

Porodaedalea pini (Brot.) Murrill [= *Phellinus pini* (Brot.) Pilát] — 1, 2, 5: на усыхающих стволах *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных, очень часто (HJ, JM, KK, OM, TJ, VP, 2012; A3, HJ, OM, 2016).

Tubulicrinis borealis J. Erikss. — 4: на валежных стволах *Picea abies* в ельнике чернично-зеленомошном у болота, редко, 12.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°47.070' в.д., PTZ 2968.

T. subulatus (Bourdot et Galzin) Donk — 4: на валежных стволах *Picea abies* в ельнике чернично-зеленомошном у болота, редко, 20.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°47.070' в.д., PTZ 2837.

Xanthoporia radiata (Sowerby) Tura, Zmitr., Wasser, Raats et Nevo [= *Inonotus radiatus* (Sowerby) P. Karst.] — 2: на усыхающем стволе *Populus tremula* в сосняке чернично-зеленомошном, единственная находка, 18.08.2022, 64°20.148' с.ш., 30°39.824' в.д.

Hyphodontiaceae

Hyphodontia abieticola (Bourdot et Galzin) J. Erikss. — 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в ельнике чернично-зеленомошном у болота, редко, 20.08.2022, 64°16.178' с.ш., 30°47.066' в.д., PTZ 2820.

H. cineracea (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Hjortstam [= *Kneiffiella cineracea* (Bourdot et Galzin) Jülich et Stalpers] — 4: на валежном стволе *Picea abies* в ельнике чернично-зеленомошном у болота, единственная находка, 20.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°47.070' в.д., PTZ 2975.

H. pallidula (Bres.) J. Erikss. — 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняке с елью чернично-зеленомошном и ельнике приручейном, редко, 20.08.2022, 64°16.178' с.ш., 30°47.066' в.д., PTZ 2973.

Oxyporaceae

Oxyporus corticola (Fr.) Ryvarden — 1, 3, 5: на валежных стволах *Populus tremula* в сосняках чернично-зеленомошных и ельниках приручейных, нередко (СК, 2022).

Rickenellaceae

Resinicium bicolor (Alb. et Schwein.) Parmasto — 3: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в ельнике чернично-зеленомошном, нередко.

Schizoporaceae

Alutaceodontia alutacea (Fr.) Hjortstam et Ryvarden [= *Hyphodontia alutacea* (Fr.) J. Erikss.] — 2: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, редко, 18.08.2022, 64°20.126' с.ш., 30°39.574' в.д., PTZ 2972.

Xylodon asper (Fr.) Hjortstam et Ryvarden [= *Hyphodontia aspera* (Fr.) J. Erikss.] — 4, 5: на валежных стволах *Betula* spp. и *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошном у болота и приручейном, нередко, PTZ 2874.

X. brevisetus (P. Karst.) Hjortstam et Ryvarden [= *Hyphodontia breviseta* (P. Karst.) J. Erikss.] — 1, 2, 4, 5: на валежных стволах *Betula* spp., *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, нередко.

Incertae sedis

Kurtia argillacea (Bres.) Karasiński [= *Hyphoderma argillaceum* (Bres.) Donk] — 1, 4: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняке и ельнике чернично-зеленомошных, нередко, PTZ 2821.

*****Sidera lenis*** (P. Karst.) Miettinen [= *Skeletocutis lenis* (P. Karst.) Niemelä] — на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных и ельниках с сосной кустарничково-зеленомошных и приручейных, часто (КК, ОМ, ТЖ, VP, 2012; НЖ, ОМ, 2016). 57 находок в 2012 г., 5 находок в 2016 г.

Skvortzovia furfuracea (Bres.) G. Gruhn et Hallenberg [= *Resinicium furfuraceum* (Bres.) Parmasto] — 1, 2, 4: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus*

syvestris в сосняках чернично-зеленомошных и ельниках чернично-зеленомошных, нередко.

Trichaptum abietinum (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden — 1, 3, 5: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке чернично-зеленомошных и ельниках приручейных, нередко.

T. bifforme (Fr.) Ryvarden — 1, 4: на валежных стволах *Betula* spp. в сосняках чернично-зеленомошных, нередко (ОМ, 2012).

T. fuscoviolaceum (Ehrenb.) Ryvarden — 1, 2, 3, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* в сосняках чернично-зеленомошных, ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, нередко.

T. laricinum (P. Karst.) Ryvarden — 2, 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в ельниках чернично-зеленомошных, очень часто (НЖ, ОМ, ТЖ, VP, 2012; НЖ, ОМ, 2016).

Polyporales

Cerrenaceae

Cerrena unicolor (Bull.) Murrill — 2, 4: на валежных стволах *Betula* spp. в сосняках с елью чернично-зеленомошных и кустарничково-сфагновых, нередко.

Dacryobolaceae

*****Amylocystis lapponica*** (Romell) Bondartsev et Singer — 1, 3, 5: на валежных стволах *Picea abies* в сосняках с елью чернично-зеленомошных, ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, часто, PTZ 2833 (НЖ, КК, МВ, МІ, МР, ЖМ, ОМ, ТЖ, VP, 2012; ОМ, 2016).

Oligoporus rennyi (Berk. et Broome) Donk — на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris*, редко, 30.08.2012, 64°20.742' с.ш., 30°39.822' в.д., ОМ; 04.09.2012, 64°16.242' с.ш., 30°40.458' в.д., VP; 06.09.2012, 64°15.588' с.ш., 30°50.658' в.д., ТЖ.

****Osteina undosa*** (Peck) Zmitr. [= *Postia undosa* (Peck) Jülich] — на валежном стволе хвойной породы, единственная находка, 03.09.2012, 64°15.426' с.ш., 30°45.090' в.д., ОМ.

Postia sericeomollis (Romell) Jülich — на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в ельниках и сосняках, очень часто (ЖМ, ОМ, ТЖ, 2012; ОМ, 2016).

Fomitopsidaceae

*****Anthoporia albobrunnea*** (Romell) Karasiński et Niemelä [= *Antrodia albobrunnea* (Romell) Ryvarden] — на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняках, очень часто (КК, МВ, ОМ, ТЖ, VP, 2012; НЖ, ОМ, 2016). 86 находок в 2012 г., 7 находок в 2016 г.

Antrodia sinuosa (Fr.) P. Karst. — 2, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке чернично-зеленомошном, ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, нередко.

Daedalea xantha (Fr.) A. Roy et A.B. De [= *Antrodia xantha* (Fr.) Ryvarden] — 1, 2, 5: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных и ельнике приручейном, нередко.

Fomitopsis betulina (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han et Y.C. Dai [= *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst.] — 1, 3, 4: на усыхающих и валежных стволах *Betula* spp. в ельниках и сосняках чернично-зеленомошных, нередко.

F. pinicola (Sw.) P. Karst. — 1, 2, 3, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в ельниках и сосняках чернично-зеленомошных, ельниках приручейных, очень часто.

*****Neorodria infirma* (Renvall et Niemelä) Audet [≡ *Antrodia infirma* Renvall et Niemelä]** — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, очень часто (НЖ, КК, ОМ, ТЖ, ВР, 2012; ОМ, 2016).

*****N. primaeva* (Renvall et Niemelä) Audet [≡ *Antrodia primaeva* Renvall et Niemelä]** — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, редко, 02.09.2012, 64°15.396' с.ш., 30°43.194' в.д., ОМ; 20.06.2016, 64°32.287' с.ш., 30°38.122' в.д., ОМ; 21.06.2016, 64°32.332' с.ш., 30°36.906' в.д., ОМ.

***N. serialis* (Fr.) Audet [≡ *Antrodia serialis* (Fr.) Donk]** — 1, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных и ельниках приручейных, часто.

*****Resinoporia crassa* (P. Karst.) Audet [≡ *Antrodia crassa* (P. Karst.) Ryvarden]** — на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris*, нередко, 28.08.2012, 64°18.732' с.ш., 30°43.572' в.д., КК; 28.08.2012, 64°19.686' с.ш., 30°41.352' в.д., КК; 30.08.2012, 64°25.854' с.ш., 30°40.488' в.д., ВР; 31.08.2012, 64°20.604' с.ш., 30°36.786' в.д., ОМ; 31.08.2012, 64°21.132' с.ш., 30°36.228' в.д., ОМ; 20.06.2016, 64°32.287' с.ш., 30°38.122' в.д., ОМ; 20.06.2016, 64°32.215' с.ш., 30°39.212' в.д., ОМ.

****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 сосняках чернично-зеленомошных, ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, очень часто (АК, НЖ, ЖМ, КК, МВ, МЛ, ОМ, ТЖ, ВР, 2012; ЕП, НЖ, ОМ, 2016).

Hyphodermataceae

***Hyphoderma setigerum* (Fr.) Donk** — 1: на валежных стволах *Betula* spp. в сосняке чернично-зеленомошном, редко, 17.08.2020, 64°15.589' с.ш., 30°54.510' в.д., РТЗ 2969.

Incrustoporiaceae

***Incrustoporia biguttulata* (Romell) Zmitr. [≡ *Skeletocutis biguttulata* (Romell) Niemelä]** — 3: на валежных стволах ели в ельнике чернично-зеленомошном логовом, редко, 19.08.2022, РТЗ 2951; 31.08.2012, 64°16.962' с.ш., 30°38.904' в.д., ЖМ.

***I. brevispora* (Niemelä) Zmitr. [≡ *Skeletocutis brevispora* Niemelä]** — 4: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках и сосняках чернично-зеленомошных, часто (НЖ, ОМ, ТЖ, 2012).

***I. chrysella* (Niemelä) Zmitr. [≡ *Skeletocutis chrysella* Niemelä]** — на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных, редко, 28.08.2012, 64°16.578' с.ш., 30°51.984' в.д., ОМ; 02.09.2012, 64°15.564' с.ш., 30°43.620' в.д., ОМ; 02.09.2012, 64°15.564' с.ш., 30°43.434' в.д., ОМ.

*****Skeletocutis sajanensis* (Parmasto) Rui Du et Y.C. Dai [≡ *Piloporia sajanensis* (Parmasto) Niemelä]** — на валежных стволах *Picea abies*, редко, 03.09.2012, 64°15.072' с.ш., 30°43.014' в.д., НЖ; 20.06.2016, 64°32.661' с.ш., 30°38.604' в.д., НЖ.

*****S. stellae* (Pilát) Jean Keller** — на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в ельниках и сосняках, нередко, 27.08.2012, 64°18.516' с.ш., 30°44.490' в.д., НЖ; 30.08.2012, 64°26.124' с.ш., 30°42.612' в.д., НЖ; 30.08.2012, 64°20.742' с.ш., 30°39.822' в.д., ОМ; 02.09.2012, 64°19.758' с.ш., 30°45.222' в.д., НЖ; 05.09.2012, 64°21.858' с.ш., 30°41.172' в.д., ВР; 06.09.2012, 64°23.316' с.ш., 30°37.104' в.д., ОМ; 07.09.2012, 64°15.534' с.ш., 30°50.616' в.д., ТЖ.

*****Tyromyces odoratus* (Sacc.) Zmitr. [≡ *Skeletocutis odora* (Sacc.) Ginns]** — 2: на валежных стволах *Picea abies* в ельнике приручейном, нередко, РТЗ 2823 (ОМ, ВР, 2012; ОМ, 2016).

Irpicaceae

*****Byssomerulius albostramineus* (Torrend) Hjortstam** — на валежном стволе *Pinus sylvestris* в сосняке, единственная находка, 26.08.2012, 64°19.572' с.ш., 30°45.666' в.д., ОМ.

****Gloeoporus pannocinctus* (Romell) J. Erikss.** — 1: на валежных стволах *Populus tremula* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, нередко, РТЗ 2831 (ОМ, ТЖ, 2012; ОМ, 2016).

*****Leptoporus mollis* (Pers.) Quél.** — 4: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных, часто, 20.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°47.070' в.д., РТЗ 2840 (ОМ, ТЖ, ВР, 2012, АП, 2022).

****Meruliopsis taxicola* (Pers.) Bondartsev** — на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в ельниках и сосняках чернично-зеленомошных, нередко, РТЗ 2840 (АК, ОМ, ВР, 2012; ОМ, 2016).

Ischnodermataceae

***Ischnoderma benzoiium* (Wahlenb.) P. Karst.** — на валежных стволах *Picea abies* в ельнике чернично-зеленомошном, единственная находка, 29.08.2012, 64°17.748' с.ш., 30°42.552' в.д., ЖМ.

Laetiporaceae

****Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.** — на почве в сосняках, редко, 26.08.2012, 64°19.602' с.ш., 30°45.054' в.д., ОМ; 30.08.2012, 64°20.700' с.ш., 30°39.942' в.д., ОМ; 04.09.2012, 64°15.246' с.ш., 30°44.652' в.д., ОМ.

Meruliaceae

*****Ceriporiopsis jelicii* (Tortić et A. David) Ryvarden et Gilb [≡ *Skeletocutis jelicii* Tortić et A. David]** — на валежном стволе хвойной породы, единственная находка, 31.08.2012, 64°21.084' с.ш., 30°37.272' в.д., ОМ.

****Hermanssonia centrifuga* (P. Karst.) Zmitr. [≡ *Phlebia centrifuga* P. Karst.]** — на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, очень часто (НЖ, КК, ОМ, ВР, ТЖ, 2012; ОМ, 2016).

***Phlebia segregata* (Bourdot et Galzin) Parmasto** — 4: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняке чернично-зеленомошном, единственная находка, 20.08.2022, 64°16.178' с.ш., 30°47.066' в.д., РТЗ 2819.

*****P. serialis* (Fr.) Donk** — на валежных стволах хвойных пород, редко, 29.08.2012, 64°19.116' с.ш., 30°44.442' в.д., ОМ; 30.08.2012, 64°20.934' с.ш., 30°39.072' в.д., ОМ; 01.08.2012, 64°17.850' с.ш., 30°44.886' в.д., ОМ; 06.09.2012, 64°23.634' с.ш., 30°36.822' в.д., ОМ.

***P. subulata* J. Erikss. et Hjortstam** — 5: на валежном стволе *Picea abies* в ельнике приручейном, единственная находка, 21.08.2022, 64°18.451' с.ш., 30°45.145' в.д., РТЗ 2817.

***P. tremellosa* (Schrad.) Nakasone et Burds.** — на валежном стволе лиственной породы в ельнике чернично-зеленомошном, единственная находка, 04.09.2012, 64°15.378' с.ш., 30°44.298' в.д., ОМ.

Phanerochaetaceae

***Atheliachaete sanguinea* (Fr.) Spirin et Zmitr.** — 2, 4, 5: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных и ельниках приручейных, нередко.

Bjerkandera adusta (Wild.) P. Karst. — 1, 5: на валежных стволах *Populus tremula* в сосняке с елью чернично-зеленомошным и ельнике приручейном, нередко.

Polyporaceae

Cerioporus leptoccephalus (Jacq.) Zmitr. [= *Polyporus leptoccephalus* (Jacq.) Fr.] — на валежных стволах *Populus tremula* в смешанных хвойно-мелколиственных лесах, нередко (HJ, KK, OM, 2012).

Fomes fomentarius (L.) Fr. — 1, 2, 3, 4, 5: на усыхающих и валежных стволах *Betula* spp. в ельниках и сосняках чернично-зеленомошных и ельниках приручейных, нередко.

***Haploporus odoratus* (Sommerf.) Bondartsev et Singer — на усыхающих стволах *Salix* spp., редко, 26.08.2012, 64°19.362' с.ш., 30°45.822' в.д., OM; 31.08.2012, 64°24.078' с.ш., 30°44.190' в.д., VP.

Lentinus brumalis (Pers.) Zmitr. [= *Polyporus brumalis* (Pers.) Fr.] — на валежном стволе лиственной породы в смешанных хвойно-мелколиственных лесах, единственная находка, 21.06.2016, 64°33.792' с.ш., 30°37.304' в.д., OM.

Trametes ochracea (Pers.) Gilb. et Ryvarden — 1, 5: на валежных стволах и ветвях *Populus tremula* в сосняке с елью кустарничково-зеленомошно-лишайниковом и ельнике приручейном, нередко.

Sparassidaceae

***Crustoderma corneum* (Bourdot et Galzin) Nakasone [= *Phlebia cornea* (Bourdot et Galzin) J. Erikss.] — на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных, часто (HJ, KK, MB, OM, TJ, VP, 2012; OM, 2016).

***C. dryinum* (Berk. et M.A. Curtis) Parmasto — на валежных стволах *Picea abies*, редко, 26.08.2012, 64°19.272' с.ш., 30°45.810' в.д., OM; 27.08.2012, 64°20.940' с.ш., 30°47.802' в.д., TJ; 28.08.2012, 64°16.596' с.ш., 30°52.158' в.д., OM; 29.08.2012, 64°17.748' с.ш., 30°42.552' в.д., JM; 03.09.2012, 64°15.372' с.ш., 30°47.400' в.д., OM.

Steccherinaceae

Butyrea luteoalba (P. Karst.) Miettinen [= *Junghuhnia luteoalba* (P. Karst.) Ryvarden] — на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных, нередко (OM, TJ, VP, 2012).

***Cabalodontia cretacea* (Romell ex Bourdot et Galzin) Piątek [= *Phlebia cretacea* (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Hjortstam] — 1: на валежных стволах *Pinus sylvestris* в сосняке с елью чернично-зеленомошном прибрежном, единственная находка, 17.08.2022, 64°15.524' с.ш., 30°53.806' в.д., PTZ 2827.

Steccherinum fimbriatum (Pers.) J. Erikss. — 2, 5: на валежных стволах *Populus tremula* в сосняке скальном кустарничково-зеленомошно-лишайниковом и ельниках приручейных, нередко.

Incertae sedis

Amaropostia stiptica (Pers.) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia stiptica* (Pers.) Jülich] — 2: на пнях *Picea abies* в ельниках и сосняках чернично-зеленомошных, редко, 18.08.2022, 64°20.309' с.ш., 30°38.961' в.д., PTZ 2970.

***Calcipostia guttulata* (Sacc.) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia guttulata* (Sacc.) Jülich] — 4: на валежных стволах и пнях *Picea abies* в ельниках приручейных, редко, 20.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°47.070' в.д., PTZ 2971; 27.08.2012, 64°20.916' с.ш., 30°47.790' в.д., KK; 29.08.2012, 64°23.262' с.ш., 30°41.808' в.д., VP; 30.08.2012, 64°25.230' с.ш., 30°41.304' в.д., VP.

**Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar — 4: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, редко, 31.08.2012, 64°24.372' с.ш., 30°43.902' в.д., VP; 04.09.2012, 64°22.974' с.ш., 30°39.186' в.д., OM.

***Cystidiopostia hibernica* (Berk. et Broome) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia hibernica* (Berk. et Broome) Jülich] — на валежных стволах *Pinus sylvestris* в ельниках и сосняках, редко, 26.08.2012, 64°19.146' с.ш., 30°45.840' в.д., OM; 28.08.2012, 64°17.544' с.ш., 30°44.868' в.д., HJ; 28.08.2012, 64°17.532' с.ш., 30°44.874' в.д., HJ; 02.09.2012, 64°15.348' с.ш., 30°44.292' в.д., OM.

***Diplomitoporus crustulinus* (Bres.) Domański — на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, редко, 31.08.2012, 64°20.358' с.ш., 30°39.846' в.д., OM; 03.09.2012, 64°13.956' с.ш., 30°47.472' в.д., OM; 21.06.2016, 64°31.638' с.ш., 30°33.759' в.д., OM.

Fuscopostia fragilis (Fr.) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia fragilis* (Fr.) Jülich] — 1: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке с елью чернично-зеленомошном, редко.

**F. lateritia* (Renvall) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia lateritia* Renvall] — 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, очень часто, PTZ 2818 (HJ, KK, MB, OM, VP, 2012; OM, 2016).

**F. leucomallella* (Murrill) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai [= *Postia leucomallella* (Murrill) Jülich] — на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных, часто (HJ, KK, OM, MI, TJ, 2012).

***Rhodonía placenta* (Fr.) Niemelä, K.H. Larss. et Schigel — 5: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, редко, 27.08.2012, 64°21.300' с.ш., 30°47.754' в.д., KK; 31.08.2012, 64°24.180' с.ш., 30°39.924' в.д., HJ; 03.09.2012, 64°13.980' с.ш., 30°50.676' в.д., OM; 21.08.2022, 64°18.451' с.ш., 30°45.144' в.д., PTZ 2816.

Xenasmataceae

Xenasmatella vaga (Fr.) Stalpers — 1, 2, 4, 5: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных и ельниках приручейных, нередко.

Russulales

Albatrellaceae

Byssoporia terrestris (Pers.) M.J. Larsen et Zak [= *Byssocorticium molliculum* (Bourdot) Jülich] — на валежных стволах *Picea abies*, нередко (HJ, KK, OM, 2012).

Bondarzewiaceae

***Gloiodon strigosus* (Schwein.) P. Karst. — на усыхающих и валежных стволах *Populus tremula* в ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, нередко, 03.09.2012, 64°14.664' с.ш., 30°40.584' в.д., HJ; 26.08.2012, 64°19.614' с.ш., 30°46.932' в.д., VP; 31.08.2012, 64°24.264' с.ш., 30°42.852' в.д., VP; 04.09.2012, 64°16.344' с.ш., 30°39.066' в.д., 64°16.350' с.ш., 30°39.084' в.д., VP; 21.06.2016, 64°33.139' с.ш., 30°36.671' в.д., OM.

Hericiaceae

**Hericium coralloides* (Scop.) Pers. — на усыхающих и валежных стволах лиственных пород в ельниках чернично-зеленомошных и приручейных, нередко (HJ, OM, VP, 2012).

Peniophoraceae

**Dichostereum boreale* (Pouzar) Ginns et M.N.L. Lefebvre — 1, 3, 4: на валежных стволах *Picea abies* в сосняке с елью чернично-лишайниково-зеленомошном и ельниках чернично-зеленомошных, нередко, PTZ 2838.

Gloiothete citrina (Pers.) Ginns et G.W. Freeman — 5: на валежном стволе *Picea abies* в ельнике приручейном, единственная находка, 21.08.2022, 64°18.451' с.ш., 30°45.145' в.д., PTZ 2836.

Peniophora cinerea (Pers.) Cooke — 5: на валежном стволе *Populus tremula* в ельнике приручейном, единственная находка, 21.08.2022, 64°18.451' с.ш., 30°45.145' в.д., PTZ 2817.

! *P. septentrionalis* Laurila — 2: на валежном стволе *Picea abies* в ельнике приручейном, единственная находка, 18.08.2022, 64°20.309' с.ш., 30°38.961' в.д., PTZ 2825.

Russulaceae

Lactarius aurantiacus (Pers.) Gray — 2: на почве рядом с березами в ельнике разнотравно-зеленомошном, смешанном с березой, очень часто.

L. flexuosus Gray — 2, 5: на почве рядом с березами в сосняке с елью кустарничково-зеленомошном, в ельнике приручейном папоротниковом, очень часто.

L. glyciosmus (Fr.) Fr. — 5: на почве рядом с березами в ельнике приручейном папоротниковом, часто, PTZ 25—2022-Максим; PTZ 28—2022-Максим.

L. helvus (Fr.) Fr. — 3, 5: на почве рядом с елями в ельниках чернично-зеленомошном логовом и приручейном папоротниковом, часто, PTZ 18—2022-Максим.

L. mammosus Fr. — 4: на почве рядом с соснами в сосняке с елью чернично-зеленомошном, часто, PTZ 21—2022-Максим.

L. necator (Bull.) Pers. — 3: на почве рядом с березами и елями в ельнике чернично-зеленомошном логовом, очень часто.

L. rufus (Scop.) Fr. — 1, 2: на почве в сосняках чернично-бруснично-зеленомошном, в сосняке с елью кустарничково-зеленомошном, на краю болота, очень часто.

L. scrobiculatus (Scop.) Fr. — 2, 3, 5: на почве рядом с елями в ельниках разнотравно-зеленомошном, чернично-зеленомошном логовом, приручейном папоротниковом, часто.

L. torminosus (Schaeff.) Pers. — 1: на почве рядом с березами в ельнике с сосной хвощево-зеленомошном, смешанном с березой, часто.

L. trivialis (Fr.) Fr. — 2, 3: на почве рядом с березами в ельниках разнотравно-зеленомошном, чернично-зеленомошном логовом, приручейном папоротниковом, очень часто.

L. vietus (Fr.) Fr. — 2: на почве рядом с березами в ельнике разнотравно-зеленомошном, смешанном с березой, очень часто.

Russula claroflava Grove — 5: на почве рядом с березами в ельнике приручейном папоротниковом, смешанном с березой, очень часто.

R. decolorans (Fr.) Fr. — 1, 2, 3, 5: на почве рядом с березами и соснами в сосняках с елью чернично-бруснично-лишайниково-зеленомошном, кустарничково-зеленомошном, скальном зеленомошно-лишайниковом, в ельниках разнотравно-зеленомошном, чернично-зеленомошном логовом, приручейном папоротниковом, очень часто.

R. fragilis Fr. — 2, 5: на почве рядом с березами и соснами в сосняке с елью кустарничково-зеленомошном, в ельнике приручейном папоротниковом, очень часто, PTZ 26—2022-Максим.

R. paludosa Britzelm. — 1, 2: на почве под соснами в сосняках чернично-бруснично-зеленомошном, чернично-зеленомошном, в ельниках разнотравно-зеленомошном, приручейном папоротниковом, очень часто.

R. puellaris Fr. — 5: на почве рядом с соснами и елями в ельнике приручейном папоротниковом, очень часто.

R. vinosa Lindblad — 1, 2, 3: на почве рядом с соснами и елями в сосняках с елью чернично-бруснично-лишайниково-зеленомошном, кустарничково-зеленомошном, в сосняках кустарничково-зеленомошных, скальных лишайниково-зеленомошном и кустарничково-зеленомошном, в ельниках хвощево-зеленомошном и разнотравно-зеленомошном, часто.

R. xerampelina (Schaeff.) Fr. — 3, 5: на почве рядом с соснами и елями в сосняке скальном кустарничково-зеленомошном, в ельнике приручейном папоротниковом, очень часто.

Stereaceae

Stereum rugosum Pers. — 1, 3: на валежных стволах и пнях *Betula* spp. и *Populus tremula* в ельниках чернично-зеленомошных и на вырубках, нередко.

S. sanguinolentum (Alb. et Schwein.) Fr. — 2, 3: на валежных стволах *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в ельниках чернично-зеленомошном и приручейном, нередко.

*Stereopsidales**Stereopsidaceae*

***Stereopsis vitellina* (S. Lundell) D.A. Reid — на валежных стволах *Pinus sylvestris*, единственная находка, 06.09.2012, 64°24.462' с.ш., 30°36.912' в.д., ОМ.

*Thelephorales**Bankeraceae*

Hydnellum aurantiacum (Batsch) P. Karst. — 1, 2, 3: на подстилке в сосняках чернично-зеленомошных, часто (ОМ, ТЖ, ВР, 2012).

H. caeruleum (Hornem.) P. Karst. — на подстилке в сосняках кустарничково-зеленомошных, нередко (ОМ, ВР, 2012).

H. ferrugineum (Fr.) P. Karst. — 1, 2, 3: на подстилке в сосняках чернично-зеленомошных, очень часто (АК, ОМ, 2012; НЖ, 2016).

H. gracilipes (P. Karst.) P. Karst. — на подстилке и почве в сосняках чернично-зеленомошных, нередко, 27.08.2012, 64°20.988' с.ш., 30°47.214' в.д., ВР; 30.08.2012, 64°20.532' с.ш., 30°39.870' в.д., ОМ; 31.08.2012, 64°20.898' с.ш., 30°37.770' в.д., ОМ; 31.08.2012, 64°20.760' с.ш., 30°40.956' в.д., ОМ; 03.09.2012, 64°18.690' с.ш., 30°31.674' в.д., ВР; 04.09.2012, 64°16.296' с.ш., 30°40.878' в.д., ВР; 05.09.2012, 64°22.854' с.ш., 30°37.758' в.д., ОМ; 06.09.2012, 64°23.958' с.ш., 30°52.188' в.д., ВР.

H. peckii Banker — на подстилке в сосняках, редко, 28.08.2012, 64°19.752' с.ш., 30°41.550' в.д., ВР; 29.08.2012, 64°19.080' с.ш., 30°44.592' в.д., ОМ.

Thelephoraceae

**Phellodon niger* (Fr.) P. Karst. — 3: на подстилке в сосняках и ельниках чернично-зеленомошных, редко, 04.09.2012, 64°17.160' с.ш., 30°36.870' в.д., ТЖ; 05.09.2012, 64°22.152' с.ш., 30°40.074' в.д., ВР; 19.08.2022, 64°21.632' с.ш., 30°39.977' в.д., PTZ 2822.

!!*Phellodon secretus* Niemelä et Kinnunen — на почве около валежных стволов *Pinus sylvestris* в сосняках чернично-зеленомошных, редко, 31.08.2012, 64°20.898' с.ш., 30°37.770' в.д., 64°23.346' с.ш., 30°39.786' в.д., ОМ.

Tomentella coerulea Höhn. et Litsch. — 1: на валежном стволе *Populus tremula* в сосняке чернично-зеленомошном, единственная находка, 17.08.22, 64°15.524' с.ш., 30°53.806' в.д., РТЗ 2830.

T. subulacina (Ellis et Holw.) Wakef. — 2, 4: на валежных стволах *Picea abies* в ельниках приручейном и чернично-зеленомошном у болота, редко, 18.08.2022, 64°20.309' с.ш., 30°38.961' в.д., РТЗ 2826; 20.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°36.745' в.д.

Trechisporales
Hydnodontaceae

Trechispora farinacea (Pers.) Liberta — 4: на валежном стволе *Picea abies* в ельнике чернично-зеленомошном у болота, единственная находка, 20.08.2022, 64°16.072' с.ш., 30°36.745' в.д.

T. mollusca (Pers.) Liberta — на валежных стволах лиственных пород, редко, 22.06.2016, 64°31.038' с.ш., 30°36.745' в.д., ОМ.

Incertae sedis

***Odonticum romellii* (S. Lundell) Parmasto — на валежных стволах хвойных пород, очень часто (АК, КК, ОМ, ТЖ, ВР, 2012; 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, участвующих в постепенной сукцессии. Такие биотопы располагаются по берегам оз. Максимьярви, болот, ручьев и рек. Интересны в плане биоразнообразия ельники приручевые и логовые, а также сосняки с биотопами напочвенных видов.

Следует отметить, что полевые исследования авторов пришлось на достаточно длительный период сухой и жаркой погоды, что обусловило крайне неблагоприятные условия для плодоношения грибов. В связи с этим список выявленных видов агариконидных грибов незначителен.

Большинство из выявленных базидиомицетов широко распространены на территории республики. Впервые в Республике Карелия зарегистрирован *Phellodon secretus*. Для биогеографической провинции *Karelia pomorica occidentalis* новыми являются 3 вида (*Botryobasidium leave*, *Peniophora septentrionalis*, *Phellodon secretus*). *Botryobasidium leave*, как мультирегиональный и мультизональный вид, имеет многочисленные находки в республике (Krutov et al., 2014; Bolshakov et al., 2022). Местонахождения *Peniophora septentrionalis* известны в провинциях *Regio Kuusamo* (Laurila, 1939; Lositskaya, 2000) и *Karelia transonegensis* (Predtechenskaya, Ruokolainen, 2014; Ruokolainen, Kotkova, 2021; Shorohova et al., 2019). На северо-западе России *Phellodon secretus* ранее отмечался только в Архангельской (Shiryaev, 2008; Red Data Book, 2020b)

и Ленинградской (Malysheva et al., 2018; Zmitrovich et al., 2018) областях, а также в Свердловской обл. (Shiryaev, 2008; Shiryaev et al., 2010).

Находки редкого вида *Hydnellum gracilipes*, включенного в МСОП (Brandrud, 2015), на территории ПООПТ “Максимьярви” дополняют сведения о его распространении. На территории России ранее вид был известен только в Архангельской и Ленинградской областях (Bolshakov et al., 2022), в республике Карелия впервые отмечен на территории ПООПТ “Озеро Нюк”, также относящейся к биогеографической провинции *Karelia pomorica occidentalis* (Predtechenskaya, Ruokolainen, 2024).

Ценность и обоснованность сохранения лесных массивов подтверждают многочисленные местонахождения индикаторных, специализированных и краснокнижных видов, широко представленных по всей территории ПООПТ. Из списка грибов, внесенных в Красную книгу Республики Карелия (2020), здесь отмечены 17 видов: два вида со статусом 2 (EN) — *Resinoporia crassa*, *Haploporus odoratus*, восемь видов со статусом 3 (VU) — *Anomoporia bombycina*, *Anthoporia albobrunnea*, *Gloiodon strigosus*, *Neoantrodia primaeva*, *Piloporia sajanensis*, *Postia undosa*, *Sidera lenis*, *Skeletocutis stellae* и семь видов со статусом 3 (NT) — *Cortinari sanguineus*, *Elmerina caryae*, *Gloeophyllum protractum*, *Kavinia alboviridis*, *Leptoporus mollis*, *Peniophora septentrionalis*, *Rhodon placenta*.

Кроме этого, найдены 20 индикаторных (*Asterodon ferruginosus*, *Climacocystis borealis*, *Dichostereum boreale*, *Fuscopostia lateritia*, *F. leucomallella*, *Gloeoporus pannocinctus*, *Hericium coralloides*, *Hermanssonia centrifuga*, *Meruliopsis taxicola*, *Osteina undosa*, *Phaeolus schweinitzii*, *Phellinidium ferrugineofuscum*, *Phellinus chrysoloma*, *P. populicola*, *P. viticola*, *Phellodon niger*, *Phellopilus nigrolimitatus*, *Pseudomerulius aureus*, *Rhodofomes roseus*, *Serpula himantioides*) и 32 специализированных (*Amylocystis lapponica*, *Anomoporia bombycina*, *A. kamtschatica*, *Anthoporia albobrunnea*, *Byssomerulius albostramineus*, *Calalodontia cretacea*, *Calcipostia guttulata*, *Ceriporiopsis jelicii*, *Chaetodermella luna*, *Crustoderma corneum*, *C. dryinum*, *Cystostereum murrayi*, *Cystidiopostia hibernica*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Elmerina caryae*, *Gloeophyllum protractum*, *Gloiodon strigosus*, *Haploporus odoratus*, *Inonotus leporinus*, *Kavinia alboviridis*, *Leptoporus mollis*, *Neoantrodia infirma*, *N. primaeva*, *Odonticum romellii*, *Phlebia serialis*, *Resinoporia crassa*, *Rhodon placenta*, *Sidera lenis*, *Skeletocutis sajanensis*, *S. stellae*, *Stereopsis vitellina*, *Tyromyces odoratus*) вида, приуроченных к ненарушенным старовозрастным хвойным лесам, испытывающим минимальную антропогенную нагрузку (Andersson et al., 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обследованная труднодоступная территория планируемой ООПТ “Максимъярви” является эталонным фрагментом нетронутой северной тайги. Она представляет собой комплекс биологически ценных лесов и рекомендована к включению в систему экологических коридоров ЗПФ, что предполагает меры по ее охране.

В микобиоте планируемой ООПТ “Максимъярви” в настоящее время выявлено 56 видов агарикоидных, 139 видов афиллофороидных и один вид гастероидных грибов. Зарегистрированы новые местонахождения 17 видов грибов, занесенных в Красную книгу Республики Карелия и подлежащих охране. Кроме того, находки на данной территории индикаторных и специализированных видов грибов биологически ценных лесов усиливают ценность ПООПТ “Максимъярви”. Полученные сведения использованы для обоснования планируемой ООПТ и являются основой для последующих микологических исследований.

Сохранение лесных массивов на ПООПТ “Максимъярви” очень важно для поддержания видового разнообразия микобиоты, а также флоры и фауны Республики Карелия, Зеленого пояса Фенноскандии и в целом для Северо-Запада России.

Исследования выполнены в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН). Авторы благодарны всем финским коллегам за сбор и предоставление материалов в 2012 и 2016 гг. Выражаем признательность О.В. Ильиной и Е.А. Пилипенко за сохранность и передачу материалов предыдущих исследований, а также содействие в проведении полевых работ в 2022 г., к.б.н. С.А. Кутенкову и к.б.н. А.В. Полевому 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. V. 2. Identification manual of species to be used during survey at stand level. St. Petersburg, 2009 (In Russ.).
- Bolshakov S.Yu., Volobuev S.V., Ezhov O.N. et al.* Aphyllophoroid fungi of the European part of Russia: a checklist. ETU Publishing house, SPb., 2022 (In Russ.).
- Bondartseva M.A., Kotkova V.M.* Aphyllophoroid fungi from Tolvojärvi area (Karelian Republic). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2003. V. 37 (4). P. 1–17.
- 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*. Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk, 2001. pp. 224–232 (In Russ.).
- Brandrud T.E.* *Hydnellum gracilipes*. The IUCN Red list of threatened species 2015: e.T76170958A76170972. 2015. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T76170958A76170972.en>
- Cajander A.K. A. J.* *Melan Suomen Kasvio*. SKS, Helsinki, 1906.
- 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 Rossiyskoy akademii nauk*. 2011. V. 2. P. 56–75 (In Russ.).
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2023. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 14.12.2023.
- 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., Bondartseva M.A.* To the mycobiota of the Muezersky 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.).
- Laurila M.* Basidiomycetes novi rarioresque in Fennia collecti. *Suomalaisen Eläinjä Kasvitieteellisen Seuran Vanamon Kasvitieteellisiä Julkaisuja*. 1939. V. 10 (4). P. 1–24.
- Lositskaya V.M.* Aphyllophoraceous fungi of Paanajarvi National Park (Republic of Karelia). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2000. V. 34 (2). P. 7–16 (In Russ.).
- Malysheva E.F., Malysheva V.F., Shchepin O.N. et al.* Wildfire influence on structure and species composition of ectomycorrhizal fungal communities in pine forests in Northwest Russia: The results of metagenomic analysis. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2018. V. 55 (5). P. 328–348 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0026364818050057>
- 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.).
- 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, pp. 147–158 (In Russ.).
- Predtechenskaya O.O., Ruokolainen A.V.* Fungi of the Vodlozero NP. In: *Fungal Communities in Forest Ecosystems*. V. 4. Karelian Research Centre of RAS, Moscow, Petrozavodsk, 2014, pp. 76–88. (In Russ.).
- Predtechenskaya O.O., Ruokolainen A.V.* Mycobiota of the Planned Protected Area Lake Nyuk (Republic of Karelia, Russia). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2024. V. 58 (2). P. 124–135 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0026364824020043>

- Red Data Book of the Republic of Karelia. Konstanta, Belgorod, 2020a (In Russ.).
- Red Data Book of the Arkhangelsk Region. NArFU, Arkhangelsk, 2020b (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., Kotkova V.M. Aphyllophoroid fungi of Kaval'sky national park and its surroundings. Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. 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 Rossiyskoy akademii nauk. 2016. V. 3. P. 90–96 (In Russ.). <https://doi.org/10.17076/bg190>
- Ruokolainen A.V., Kotkova V.M. Aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) of the Muromskiy Sanctuary and its vicinity (Republic of Karelia, Russia). Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (5). P. 331–339 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0026364821050081>
- Ruokolainen A.V., Predtechenskaya O.O. Fungi. The natural complex of hill Vottovaara: features, current state, conservation. KarRC RAS, Petrozavodsk, 2009, pp. 81–87 (In Russ.).
- Shiryaev A. Diversity and distribution of thelephoroid fungi (*Basidiomycota*, *Thelephorales*) in the Sverdlovsk region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica 2008. V. 44. P. 131–141.
- Shiryaev A.G., Kotiranta H., Mukhin V.A. et al. Aphyllophoroid fungi of Sverdlovsk Region, Russia: biodiversity, distribution, ecology and the IUCN threat categories. Ekaterinburg: Goshchitskiy Publisher, 2010.
- Shorokhova E., Kapitsa E., Ruokolainen A. et al. Types and rates of decomposition of *Larix sibirica* trees and logs in a mixed European boreal old-growth forest. Forest Ecology and Management. 2019. V. 439. P. 173–180. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.007>
- 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 Res. 2017. V. 136 (5–6). P. 827–837. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1073-0>
- Zmitrovich I.V., Shchepin O.N., Malysheva V.F. et al. Basidiome reduction in litterinhabiting thelephorales in boreal forest environments: morphological and molecular evidence. Current Res. Environm. Appl. Mycology. 2018. V. 8 (3). P. 360–371. <https://doi.org/10.5943/cream/8/3/7>
- 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.
- Большаков С.Ю., Волобуев С.В., Ежов О.Н. и др. (Bolshakov et al.) Афиллофороидные грибы европейской части России: аннотированный список видов. СПб: Изд-во СПбГЭТУ “ЛЭТИ”, 2022. 578 с.
- Бондарцева М.А., Крутов В.И., Лосицкая В.М. (Bondartseva et al.) Афиллофоровые грибы сосновых древостоев промышленной зоны г. Костомукши // Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 224–232.
- 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.
- Коткова В.М. (Kotkova) Афиллофоровые грибы планируемого национального парка “Тулос” и его окрестностей (Республика Карелия) // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 115–127.
- 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: Карельский научный центр РАН, 2000. 76 с.
- Красная книга Архангельской области (Red data book) Архангельск: Сев. (Арктич.) федер. ун-т, 2020. 490 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: Карельский научный центр РАН, 2014. 216 с.
- Лосицкая В.М. (Lositskaya) Афиллофоровые грибы Паанаярвского национального парка (Республика Карелия) // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. № 2. С. 7–16.
- Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф., Щепин О.Н. и др. (Malysheva et al.) Влияние пожаров на состав и структуру сообществ эктомикоризных грибов в сосновых лесах Северо-Запада России: результаты метагеномного анализа // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 5. С. 328–348. <https://doi.org/10.1134/S0026364818050057>
- Предтеченская О.О. (Predtechenskaya) Агарикоидные макромикеты Зеленого пояса Фенноскандии // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр 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: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 20–24.

- Предтеченская О.О., Руоколайнен А.В.* (Predtechenskaya, Ruokolainen) Грибы НП “Водлозерский” (Республика Карелия) // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 4. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. С. 76–88.
- Предтеченская О.О., Руоколайнен А.В.* (Predtechenskaya, Ruokolainen) Микобиота планируемой ООПТ “Озеро Нюк” (Республика Карелия, Россия) // Микология и фитопатология. 2024. Т. 58. № 2С. 124–135. <https://doi.org/10.31857/S0026364824020043>
- Руоколайнен А.В.* (Ruokolainen) Афиллофороидные грибы ГПЗ “Костомукшский” // Труды Государственного природного заповедника “Костомукшский”. Вып. 1. 30-летние научные исследования в заповеднике “Костомукшский”. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 25–32.
- Руоколайнен А.В., Коткова В.М.* (Ruokolainen, Kotkova) Афиллофоровые грибы национального парка “Калевальский” и его окрестностей // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 6. С. 88–94.
- Руоколайнен А.В., Коткова В.М.* (Ruokolainen, Kotkova) Новые и редкие для Республики Карелия виды афиллофоровых грибов (Basidiomycota) // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 3. С. 90–96.
- Руоколайнен А.В., Коткова В.М.* (Ruokolainen, Kotkova) Афиллофороидные грибы (Basidiomycota) заказника “Муромский” и его окрестностей (Республика Карелия, Россия) // Микология и фитопатология. 2021. Т. 55. № 5. С. 331–339.
- Руоколайнен А.В., Предтеченская О.О.* (Ruokolainen, Predtechenskaya) Грибы // Природный комплекс горы Воттоваара: особенности, современное состояние, сохранение. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. С. 81–87.

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

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

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

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

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

This paper is a first report on the results of macrofungi studies in the planned protected area (PPA) Maksimjarvi, situated in the middle part of the Republic of Karelia, near the Finnish border. The forests there are predominantly north-boreal pine stands with a smaller proportion of spruce stands. The data were gathered during the fieldwork carried out in 2022 by O. Predtechenskaya and A. Ruokolainen and combined with data from Finnish colleagues carried out in 2012 and 2016. The records are supported by specimens deposited in the herbarium of the Karelian Research Centre RAS (PTZ) and Botanical Museum of the University of Helsinki (H). The current checklist for the Maksimjarvi territory includes 196 species of 121 genera, 57 families, 14 orders of aphyllorphoroid, agaricoid and gasteroid fungi. The records include the first finding of *Phellodon secretus* in the Republic of Karelia, and 3 fungal species (*Botryobasidium laeve*, *Peniophora septentrionalis*, *Phellodon secretus*) were found for the first time in the biogeographic province Karelia pomorica occidentalis. Surveys of the Maksimjarvi PPA revealed 17 fungal species listed in the Red Data Book of the Republic of Karelia (2020). The area is known to harbor indicator and specialized fungal species of biologically valuable forests. The need to designate it as a conservation area is substantiated with regard to the ongoing formation of the PA system of the Green Belt of Fennoscandia and the Republic of Karelia.

Keywords: agaricoid fungi, aphyllorphoroid fungi, biodiversity, gasteroid fungi, Northwest Russia, pristine forest, rare species.

ADDITIONS TO SPECIES LIST OF FUNGI ASSOCIATED WITH ALIEN AND NATIVE WOODY PLANTS IN SVERDLOVSK REGION (RUSSIA, MIDDLE URAL)

© 2024 г. A. G. Shiryaev^{1,*}, T. S. Bulgakov^{2,**}, O. S. Shiryaeva^{1,***}, O. A. Kiseleva^{3,****}, and I. V. Zmitrovich^{4,*****}

¹ Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 620144 Ekaterinburg, Russia

² Subtropical Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 354002 Sochi, Russia

³ Ural Federal Agrarian Scientific Research Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 620142 Ekaterinburg, Russia

⁴ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197022 St. Petersburg, Russia

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

**e-mail: ascomycologist@yandex.ru

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

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

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

Received 28 March, 2024; revised 22 April, 2024; accepted 11 June, 2024

We report 115 species of *Fungi* (*Ascomycota*, *Basidiomycota*) and *Stramenopiles* (*Oomycota*) as new to Sverdlovsk Region. Four species are new to Russia (*Boeremia heteromorpha*, *Chuppomyces* cf. *handelii*, *Nectria nigrescens*, *Passalora* cf. *menispermi*). 94% of species were identified only on alien plants in Ekaterinburg urban green plantations and greenhouses. Pathogenic species account for 92%, while several species are harmful plant pathogens.

Ключевые слова: alien species, *Ascomycota*, *Basidiomycota*, biodiversity, fungal distribution, invasion, *Oomycota*, plant pathogens, Russia

DOI: 10.31857/S0026364824040035, **EDN:** uxcpzo

INTRODUCTION

The research history into alien fungal species of Sverdlovsk Region goes back more than a century (Naumov, 1915; Demidova, 1925; Stepanova, Sirko, 1970). Nevertheless, targeted study of alien and invasive species of fungi in the region began in the 21st century (Shiryaev, 2009; Shiryaev et al., 2010; Shiryaev, Stavishenko, 2011). This is the tenth work in a series of publications devoted to the identification of alien species of fungi on woody plants of the Middle Urals (Shiryaev et al., 2021, 2022a, 2022b, 2023a, 2023b, 2023c, 2023d; Bulgakov, Shiryaev, 2021, 2022). Each annotated record provides details about specimen ecology and collection information: locality, substrate, date of collecting and specimen herbarium numbers.

MATERIALS AND METHODS

Specimens were collected by A.G. Shiryaev, T.S. Bulgakov and O.A. Kiseleva within Ekaterinburg City territory and Krasnoufimsk area of Sverdlovsk Region in 2000–2023. The collected specimens were processed in the mycological

collections of Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Ekaterinburg, SVER), in the Department of Plant Protection of the Federal Research Center “Subtropical Scientific Center of the Russian Academy of Sciences” (Sochi), and in the Komarov Botanical Institute (Saint Petersburg, LE).

The identification of the fungal species was carried out by light microscopy of temporary preparations according to standard methods (Blagoveshchenskaya, 2015); special key books and monographs were used for identification of the fungal species (Kuprevich, Ulyanishchev, 1975; Ulyanishchev, 1978; Teterevnikova-Babayan, 1987; Butin, 1989; Braun, Melnik, 1997; Ellis, Ellis, 1997; Braun, 1998; Karatygin, 2002; Braun, Cook, 2012; Knudsen, Vesterholt, 2012; Ryvarden, Melo, 2014; Blagoveshchenskaya, 2015), as well as some additional publications devoted to the study and taxonomical revision of the some particular fungal taxa and new species descriptions (Chethana et al., 2015; Norphanphoun et al., 2017; Vohlmayr et al., 2017; Hyde et al., 2018; Jaklitsch et al., 2018; Senwanna et al., 2019; Crous et al., 2020) and open global database “Fungal Databases:

U.S. National Fungus Collections” (Farr, Rossman, 2024). The names of fungal species are given according to the open database “Mycobank” (Mycobank, 2024).

The host plant species were identified by the keybook “Keys to the trees and shrubs species of the Urals” (Mamaev, 2000); the plant species are given according to the open nomenclatural database “Plant of the World Online” (POWO, 2024). Some introduced exotic plant species in the collections of the Botanical garden were determined according to the personal data of researchers of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

The following abbreviations are used in the list: Ekb – Ekaterinburg City; Ku – Kamensk-Uralski town; Ka – Krasnoufimsk area; BG UrB RAS – Botanical Garden of Ural Branch of the Russia Academy of Sciences; A8 – Arboretum on March 8th street; AP – Arboretum on Pervomayskaya street; VG – Prof. L.I. Vigorov Medicinal crops garden; 4S – Sverdlovsk horticultural selection station; MCP – Mayakovsky Central Park; Scv – Suburban cottage village; 7S – 7 Springs private garden; AA – Park of Agriculture Academy; USTU – Park of the Ural State Transport University; UFU – Botanical garden of Ural Federal University; Pat – pathogenic; Sap – saprobic (non-pathogenic); Myc – mycorrhizal. Before fungal species, the “alien” status is indicated as asterisk. Empty space denotes a local fungal species. New species for Russia are marked with an exclamation mark.

RESULTS

An annotated species list

Ascomycota

Pezizomycotina

Dothideomycetes

Botryosphaerales

Botryosphaeriaceae

**Dothiorella sarmentorum* (Fr.) A.J.L. Phillips, A. Alves et J. Luque – Par/Sap, on dead twigs and branches of *Prunus armeniaca* L. (*Rosaceae*): Ekb, 4S, 16.09.2021, SVER(F)86315.

**Guignardia miribelii* Aa [= *Sarcophoma miribelii* (Fr.) Höhn.] – Par, on living and dying leaves of *Buxus sempervirens* L. (*Buxaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 19.09.2010, SVER(F)86414; *ibid.*, AP, 18.10.2023, SVER(F)86413.

Phyllostictaceae

**Phyllosticta innumerabilis* Peck – Par, on living leaves of *Amelanchier* × *spicata* (Lam.) K. Koch (*Rosaceae*): Ekb, MCP, 20.09.2023, SVER(F)86416.

**P. magnoliae* Sacc. – Par, on living leaves of *Magnolia grandiflora* L. (*Magnoliaceae*): Ekb, BG UrB RAS, Greenhouse № 4, 17.09.1997, SVER(F)86353; *ibid.*, 08.06.2001, SVER(F) 86354.

**P. cf. mahoniicola* Pass. [= *Phomopsis mahoniicola* (Pass.) Keissl.] – Par, on living leaves of *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt. (*Barberiaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 10.1997, SVER(F)86415.

**P. cf. monogyna* Allesch. – Par, on living leaves of *Crataegus* sp. (*Rosaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 12.09.2009, SVER(F)86394.

Cladosporiales

Cladosporiaceae

**Graphiopsis chlorocephala* (Fresen.) Trail [= *Cladosporium paeoniae* Pass., = *Dichocladosporium chlorocephalum* (Fresen.) K. Schub., U. Braun et Crous] – Par, on living leaves of *Paeonia* × *suffruticosa* Andrews (*Paeoniaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 13.08.2022, SVER(F)86412.

Dothideales

Dothideaceae

**Plowrightia ribesia* (Pers.) Sacc. – Par, on living and dying branches of *Ribes aureum* Pursh (*Rosaceae*): Ekb, 22nd Party Congress Park, 01.09.2020, SVER(F)86470.

**Kabatina thujae* R. Schneid. et Arx – Par, on living and dying needles of *Thuja occidentalis* (*Cupressaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 28.08.2022, SVER(F)86411.

Mycosphaerellales

Mycosphaerellaceae

**Cercospora olivascens* Sacc. – Par, on living leaves of *Aristolochia fimbriata* Cham. (*Aristolochiaceae*): Ekb, A8, 06.1995, SVER(F)86316.

!**Chuppomyces cf. handelii* (Bubák) U. Braun, C. Nakash., Videira et Crous – Par, on living leaves of *Rhododendron dauricum* L. (*Ericaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 17.10.2023, SVER(F)86469.

**Nothoseptoria caraganae* (Henn.) Crous et Bulgakov – Par, on living leaves of *Caragana arborescens* Lam. (*Fabaceae*): Ku, artificial forestline, 03.09.1997, SVER(F)86352.

**Passalora gotoana* (Togashi) U. Braun [= *Cercospora gotoana* Togashi] – Par, on living leaves of *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun (*Rosaceae*): Ekb, AA, 20.09.2007, SVER(F)86418; *ibid.*, AP, 18.10.2023, SVER(F)86417.

!**P. cf. menispermii* (Ellis et Holw.) U. Braun et Crous – Par, on living leaves of *Menispermum dauricum* (*Menispermaceae*): Ekb, VG, 21.06.2022, SVER(F)86355.

**P. rhamni* (Fuckel) U. Braun – Par, on living leaves of *Rhamnus cathartica* L. (*Rhamnaceae*): Ekb, AA, 09.08.2011; *ibid.*, AA, 08.1989, SVER(F)86468; *ibid.*, MCP, 01.09.2020, SVER(F)86467.

**Phloeospora ulmi* (Fr.) Wallr. – Par, on living leaves of *Ulmus minor* Mill. (*Ulmaceae*): Ku, artificial treeline, 02.09.2013, SVER(F)86409.

**Pseudocercospora araliae* (Henn.) Deighton – Par, on living leaves of *Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim (*Araliaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 17.10.2023, SVER(F)86410.

**P. cladrastidis* (Jacq.) J.K. Bai et M.Y. Cheng – Par, on living leaves of *Maackia amurensis* Rupr. (*Fabaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 02.09.2023, SVER(F)86465; *ibid.*, AP, 21.08.1986, SVER(F)86466.

**P. depazeoides* (Desm.) U. Braun et Crous – Par, on living leaves of *Sambucus nigra* L. (*Viburnaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 03.09.2012, SVER(F)86408; *ibid.*, Scv Karasjeozersk, 25.09.2020, SVER(F)86407.

**Ramularia symphoricarpi* (Ellis et Everh.) U. Braun – Par, on living leaves of *Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake (*Caprifoliaceae*): Ekb, A8, 07.10.2023, SVER(F)86356.

**Septogloeum carthusianum* (Sacc.) Sacc.— Par, on living leaves of *Euonymus europaeus* L. (*Celastraceae*): Ekb, AA, 20.09.2007, SVER(F)86400.

**Septoria elaeagni* (Chevall.) Desm.— Par, on living leaves of *Elaeagnus angustifolia* L. (*Elaeagnaceae*): Ku, artificial treeline, 02.09.2013, SVER(F)86419.

**S. hippocastani* Berk. et Broome — Par, on living leaves of *Aesculus hippocastanum* L. (*Sapindaceae*): Ekb, BG UrB RAS 02.09.2023, SVER(F)86462; *ibid.*, VG, 02.09.2023, SVER(F)86464; *ibid.*, A8, 18.10.2023, SVER(F)86463.

**S. ribis* (Lib.) Desm.— Par, on living leaves of *Ribes uva-crispa* L. (*Grossulariaceae*): Ekb, AA, 09.1996, SVER(F)86350; *ibid.*, A8, 2022 SVER(F)86351.

**S. robiniae* (Lib.) Desm.— Par, on living leaves of *Robinia pseudoacacia* L. and *Amorpha fruticosa* L. (*Fabaceae*): Ekb, VG, 30.09.2020, SVER(F)86403; *ibid.*, BG UrB RAS, 07.10.2022, SVER(F)86404; *ibid.*, Scv Karasjeozersk, 15.09.2022, SVER(F)86405; *ibid.*, 4S, 30.06.2005, SVER(F)86406; *ibid.*, 4S, 30.06.2005, SVER(F)86401; *ibid.*, Scv Kosulino, 15.09.2022, SVER(F)86402.

Sphaerulina cornicola (DC.) U. Braun et Bensch — Par, on living leaves of *Cornus sanguinea* L. (*Rosaceae*): Ekb, AA 09.08.2011, SVER(F)86317.

S. oxyacanthae (Kunze et J.C. Schmidt) Quaedvl., Verkley et Crous — Par, on living leaves of *Crataegus rhipidophylla* Gand. (*Rosaceae*): Ekb, 4S, 30.06.2005, SVER(F)86399.

Pleosporales

Camarosporidiellaceae

**Camarosporidiella elaeagnicola* Wanas., Bulgakov et K.D. Hyde — Par, on dying twigs and branches of *Elaeagnus angustifolia* (*Elaeagnaceae*): Ku, artificial treeline, 05.09.2014, SVER(F)86357; *ibid.*, Ku, artificial treeline, 02.09.2013, SVER(F)86358.

**C. laburni* (Pers.) Wanas., Bulgakov, Camporesi et K.D. Hyde — Par, on dying twigs and branches of *Laburnum × watereri* (A.C. Rosenthal et Bermann) Dippel (*Fabaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 01.06.2022, SVER(F)86349.

**C. moricola* (Chethana, Bulgakov et K.D. Hyde) Wanas. et K.D. Hyde — Par, on dying twigs of *Morus alba* L. (*Moraceae*): Ekb, Scv Shilovski Park, 16.08.2022, SVER(F)86421; *ibid.*, BG UrB RAS, 12.09.2023, SVER(F)86420.

**Camarosporium quaternatum* (Hazsl.) Schulzer — Par, on dying twigs and branches of *Lycium barbarum* L. (*Solanaceae*): Ekb, Scv Karasjeozersk, 16.08.2022, SVER(F)86461.

Cucurbitariaceae

**Protofenestella ulmi* Jaklitsch et Voglmayr — Par, on dying twigs of *Ulmus minor* (*Ulmaceae*): Ekb, USTU, 19.09.2023, SVER(F)86318.

Didymellaceae

**Ascochyta actinidiae* Tobisch — Par, on living leaves of *Actinidia kolomikta* (*Actinidiaceae*): Ekb, BG UrB RAS, SVER(F)86348.

**A. kabatiana* Trotter — Par, on living leaves of *Laburnum × watereri* (*Fabaceae*): Ekb, UFU, 11.10.2022, SVER(F)86397.

**A. deformis* (P. Karst.) P.K. Buchanan — Par, on living leaves of *Sambucus sieboldiana* (Miq.) Graebn. (*Adoxaceae*): Ekb, UFU, 09.09.2021, SVER(F)86398.

**A. orientalis* Bondartsev — Par, on living leaves of *Syringa vulgaris* L. (*Oleaceae*): Ekb, 4S, 17.09.1997, SVER(F)86422.

**A. rhododendri* Lind — Par, on living leaves of *Rhododendron ponticum* L. and *R. caucasicum* Pall. (*Ericaceae*): Ekb, Scv Obraztsovo, 18.09.2020, SVER(F)86424; *ibid.*, BG UrB RAS, 04.06.2023, SVER(F)86423.

**A. cf. symphoricarpi* Pass.— Par, on dying twigs of *Symphoricarpos albus* (*Caprifoliaceae*): Ekb, AA, 20.09.2007, SVER(F)86359.

**A. syringae* (Westend.) Bres.— Par, on living leaves of *Syringa vulgaris* and *Syringa* sp. (*Oleaceae*): Ekb, AA, 09.1996, SVER(F)86461; *ibid.*, AP, 21.10.2023, SVER(F)86396.

**A. versicolor* Bubák — Par, on living leaves of *Aristolochia clematidis* L. (*Aristolochiaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 03.09.2018, SVER(F)86360.

**Boeremia exigua* (Desm.) Aveskamp, Gruyter et Verkley — Par, on living leaves of *Euonymus japonicus* Thunb. (*Celastraceae*): Ekb, BG UrB RAS, Greenhouse № 2, 03.06.2009, SVER(F)86342.

**B. exigua* (Desm.) Aveskamp, Gruyter et Verkley var. *forsythiae* (Sacc.) Aveskamp, Gruyter et Verkley — Par, on living leaves of *Forsythia × intermedia* (*Oleaceae*), БС УрО ПАХ, 03.10.2021, SVER(F)86343.

**B. exigua* (Desm.) Aveskamp, Gruyter et Verkley var. *viburni* (Roum. ex Sacc.) Aveskamp, Gruyter et Verkley — Par, on living leaves of *Viburnum lantana* L. (*Viburnaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 06.10.2021, SVER(F)86344.

**B. hedericola* (Durieu et Mont.) Aveskamp, Gruyter et Verkley — Par, on living leaves of *Hedera helix* L. (*Araliaceae*): Ekb, BG UrB RAS, Greenhouse № 1, 15.07.2006, SVER(F) 86345.

!**B. heteromorpha* (Schulzer et Sacc.) Jayaward., Jayasiri et K.D. Hyde — Par, on living leaves of *Vinca major* L. and *V. minor* L. (*Apocynaceae*): Ekb, Scv Romano-vo, 18.09.2020, SVER(F)86347; *ibid.*, BG UrB RAS, 07.10.2023, SVER(F)86346.

**Didymella glomerata* (Corda) Qian Chen et L. Cai — Par/Sap, on living leaves of *Berberis vulgaris* L. (*Berberidaceae*): Ekb, Obroshensk Park, 27.08.1985, SVER(F)86395.

**D. pomorum* (Thüm.) Qian Chen et L. Cai — Par/Sap, on living leaves of *Prunus cerasus* L. (*Rosaceae*): Ekb, A8, 05.08.2020, SVER(F)86319; *ibid.*, 7S, 31.08.2022, SVER(F)86320.

**Paramacroventuria ribis* Crous et Bulgakov — Par, on living leaves of *Ribes aureum* Pursh (*Rosaceae*): Ekb, 4S, 05.09.1988, SVER(F)86361.

Dothidothiaceae

**Dothidothia negundinicola* (Crous et Akulov) Senwanna, Wanas., Bulgakov, Phookamsak et K.D. Hyde — Par, on dying twigs and branches of *Acer negundo* (*Sapindaceae*): Ekb, MCP, 01.09.2020, SVER(F)86340; *ibid.*, Pavlik Morozov's Park, 19.06.2023, SVER(F) 86341.

Phaeosphaeriaceae

**Neosetophoma samarorum* (Desm.) Gruyter, Aveskamp et Verkley — Par, on dying and dead fruits of *Fraxinus pennsylvanica* (*Oleaceae*): Ekb, Belinskogo str., 28.06.2022, SVER(F)86362.

Pleosporaceae

**Pleospora cf. dichromotricha* (Speg.) Wehm.— Par, on dying leaves and twigs of *Vitis* sp. (*Vitaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 26.07.2022, SVER(F)86425.

Venturiales

Venturiaceae

**Venturia crataegi* Aderh.— Par, on living leaves of *Crataegus nigra* Waldst. et Kit. (*Rosaceae*): Ekb, 22nd Party Congress Park, 17.10.2021, SVER(F)86460.

Polystomellaceae incertae sedis

**Dothidella ulmi* (C.-J. Duval) G. Winter — Par, on living leaves of *Ulmus pumila* L. (*Ulmaceae*): Ekb, UFU Biological Station, 29.07.2006, SVER(F)86321.

*Helotiales**Cenangiaceae*

Rhabdocline laricis (Vuill.) J.K. Stone — Par, on living needles of *Larix* sp. (cult.): Ekb, BG UrB RAS, 22.08.2020, SVER(F)86363.

Dermateaceae

Dermea cerasi (Pers.) Fr. — Par, on dead twigs and branches of *Prunus fruticosa* Pall. (*Rosaceae*): Ka, Alexander's Hills, 18.09.2021, SVER(F)86339.

Drepanopezizaceae

Drepanopeziza salicis (Tul. et C. Tul.) Höhn. — Par, on living leaves of *Salix alba* (*Salicaceae*): Ka Sargaya, 25.08.2023, SVER(F)86426.

Erysiphaceae

**Erysiphe kenjiana* (Homma) U. Braun et S. Takam. — Par, on on living leaves of *Ulmus minor* (*Ulmaceae*): Ekb, USTU, 24.08.2022, SVER(F)86390.

**E. lauracearum* (Graniti et U. Braun) M. Bradshaw, U. Braun et Pfister — Par, on on living leaves of *Laurus nobilis* L. (*Lauraceae*): Ekb, BG UrB RAS, Greenhouse № 3, 29.06.2009, SVER(F)86393.

**Podosphaera* cf. *amelanchieris* Maurizio — Par, on living leaves of *Amelanchier alnifolia* (*Rosaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 02.09.2023, SVER(F)86392; ibid., 4S, 26.09.2023, SVER(F) 86391.

**Sawadaea negundinis* Homma — Par, on living leaves of *Acer negundo* (*Sapindaceae*): Ekb, Botanical City District, 22.08.2021, SVER(F)86389; ibid., Zelenaya Roscha, 09.09.2022 SVER(F)86388.

Mollisiaceae

Trimmatostroma salicis Corda — Sap, on dead twigs and branches of *Salix* sp. (cult.): Ekb, Moskovskaya str. 215, 22.05.2023, SVER(F)86338.

Sclerotiniaceae

**Botrytis paeoniae* Oudem. — Par, on living leaves of *Paeonia* × *suffruticosa* Andrews (*Paeoniaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 28.07.2022, SVER(F)86364.

Sclerotiniaceae incertae sedis

**Coniothyrium laburnophilum* Oudem. — Par, on living leaves of *Laburnum* × *watereri* (*Fabaceae*): Ekb, UFU, 11.10.2022, SVER(F)86429; ibid., BG UrB RAS, 01.10.2022, SVER(F)86322.

**Cryptocline taxicola* (Allesch.) Petr. — Par, on living needles of *Taxus baccata* L. (*Taxaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 03.06.2022, SVER(F)86427; ibid. 19.05.2023, SVER(F)86428.

*Leotiomyces**Rhytismatales**Rhytismataceae*

**Rhytisma punctatum* (Pers.) Fr. — Par, on living leaves of *Acer campestre* L. (*Sapindaceae*): Ku, artificial treeline, 02.09.2013, SVER(F)86387.

*Sordariomycetes**Amphisphaeriales**Sporocadaceae*

**Seimatosporium physocarpi* Norph., Bulgakov et K.D. Hyde — Par, on living leaves of *Physocarpus opulifolius* (*Rosaceae*): Ekb, A8, 20.09.2007, SVER(F)86366; ibid., AA, 09.1996, SVER(F)86365.

**Sporocadus cotini* F. Liu, L. Cai et Crous — Par, on living leaves of *Cotinus coggygria* Scop. (*Anacardiaceae*): Ekb, Scv Karasjeozersk, 15.09.2022,

SVER(F)86458; ibid., Scv Karasjeozersk, 02.10.2023, SVER(F)86459; ibid., BG UrB RAS, 02.09.2023, SVER(F)86457.

*Diaporthales**Gnomoniaceae*

**Apiognomonium erythrostoma* (Pers.) Höhn. — Par, on living leaves of *Prunus cerasus* L. (*Rosaceae*): Ekb, Botanical City District, 07.09.2023, SVER(F)86337.

Asteroma alneum (Pers.) B. Sutton — Par, on living leaves of *Alnus incana* (*Betulaceae*): Ka, Sargaya, 25.08.2023, SVER(F)86386.

A. padi DC. — Par, on living leaves of *Prunus padus* L. (*Rosaceae*): Ekb, Zelenaya Roscha, 06.10.2023, SVER(F)86430.

Plagiostoma apiculatum (Wallr.) L.C. Mejia — Par, on dying twigs of *Salix alba* L. (*Salicaceae*): Ekb, Cheluskintsev str., 16.08.2015, SVER(F)86323.

Cytosporaceae

Cytospora sorbicola Norph., Bulgakov, T.C. Wen et K.D. Hyde — Par, on dying twigs and branches of *Amelanchier alnifolia* (*Rosaceae*): Ekb, Moskovskaya str., 215, 06.03.2023, SVER(F)86456.

Diaporthaceae

**Diaporthe eres* Nitschke — Par/Sap, on dying and dead twigs of *Sambucus sieboldiana* (Miq.) Graebn. (*Adoxaceae*): Ekb, UFU, 09.09.2021, SVER(F)86385.

**D. laschii* Nitschke [= *Dothichiza foveolaris* (Fr.) Petr., = *Phomopsis foveolaris* (Fr.) Traverso] — Par, on dying twigs and branches of *Euonymus alatus* (Thunb.) Siebold (*Celastraceae*): Ekb, BG UrB RAS, 26.08.2000, SVER(F)86431.

**Phomopsis arnoldiae* B. Sutton [= *Phyllosticta argyrea* Speg.] — Par, on living leaves and dying twigs and branches of *Elaeagnus angustifolia* (*Elaeagnaceae*): Ku, Big Sungul lake surrounds, artificial treeline, 19.09.2012, SVER(F) 86434; ibid., artificial treeline, 03.09.2023, SVER(F)86433; ibid., BG UrB RAS, 18.08.2023, SVER(F)86435; ibid., MCP, 01.09.2020, SVER(F)86432.

*Hypocreales**Nectriaceae*

**Nectria* cf. *dematiosa* (Schwein.) Berk. — Par, on dying and dead twigs and branches of *Juglans mandshurica* (*Juglandaceae*): Ekb, Bazhov str., 19.06.2023, SVER(F) 86334; ibid., BG UrB RAS, 12.06.2023, SVER(F) 86335; ibid., *Aesculus hippocastanum* (*Sapindaceae*), Schevchenko str., 22.06.2023, SVER(F)86333.

!**N. nigrescens* Cooke — Par, on dying and dead twigs and branches of *Ulmus pumila* (*Ulmaceae*): Ekb, USTU, 27.06.2012, SVER(F)86455.

**Pseudonectria buxi* (DC.) Seifert, Gräfenhan et Schroers — Par, on dying leaves and twigs of *Buxus sempervirens* (*Buxaceae*): Ekb, AP, 18.10.2023, SVER(F)86383; ibid., 18.10.2023, SVER(F)86384.

**Thyronectria caraganae* Voglmayr, Akulov et Jaklitsch — Sap, on dead twigs and branches of *Caragana arborescens* (*Fabaceae*): Ekb, Serov str., 08.1954, SVER(F)86367.

*Phyllachorales**Phyllachoraceae*

**Phyllachora phyllostachydis* Hara — Par, on living and dying leaves of *Phyllostachys reticulata* (Rupr.) K. Koch (*Poaceae*): Ekb, BG UrB RAS, Greenhouse № 4, 01.07.2014, SVER(F)86324.

*Xylariales**Diatrypaceae*

**Diatrypella favacea* (Fr.) Ces. et De Not. — Par/Sap, on dead twigs and branches of *Corylus avellana* (*Betulaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 03.09.2023, SVER(F)86437.

**D. verruciformis* (Ehrh. ex Pers.) Nitschke — Par/Sap, on dead twigs and branches of *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv. (*Betulaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 12.06.2023, SVER(F)86436.

Eutypella stellulata (Fr.) Sacc. — Par/Sap, on dead twigs and branches of *Alnus incana* (L.) Moench (*Betulaceae*): Ekb, Obroshensk Park, 17.08.2023, SVER(F)86382.

Hypoxylaceae

Biscogniauxia marginata (Fr.) Pouzar — Par/Sap, on dying and dead twigs and branches of *Scandosorbus intermedia* (Ehrh.) Sennikov [= *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers.]: Ekb, BG UrB RAS, 17.10.2023, SVER(F)86369.

Jackrogersella cohaerens (Pers.) L. Wendt, Kuhnert et M. Stadler [= *Hypoxylon cohaerens* (Pers.) Fr.] — Sap, on fallen branch of *Acer platanoides* (*Sapindaceae*) with *Hyphodontia arguta* (Fr.) J. Erikss.: Ka, Sargaya village surrounds, 18.09.2023, SVER(F)86368.

Pezizomycotina incertae sedis

**Didymosporina aceris* (Lib.) Höhn. — Par, on living leaves of *Acer campestre* L. (*Sapindaceae*): Ku, artificial treeline, 02.09.2008, SVER(F)86438.

*Taphrinomycotina**Taphrinomycetes**Taphrinales**Taphrinaceae*

**Taphrina deformans* (Berk.) Tul. — Par, on living leaves of *Prunus persica* (L.) Batsch (*Rosaceae*): Ekb, 4S, 16.09.2021, SVER(F)86332.

T. sadebeckii Johanson — Par, on living leaves of *Alnus incana* (*Betulaceae*): Ka, Sargaya, 19.07.2023, SVER(F)86381.

T. ulmi (Fuckel) Johanson — Par, on living leaves of *Ulmus glabra* Huds. (*Ulmaceae*): Ekb, MCP, 27.07.2022, SVER(F)86325.

*Basidiomycota**Agaricomycotina**Agaricomycetes**Agaricales**Omphalotaceae*

**Lentinula edodes* (Berk.) Pegler — Sap, on rotten logs of *Juglans mandshurica* (*Juglandaceae*) and *Tilia amurensis* (*Malvaceae*) serving as curbs: Ekb, BG UrB RAS, Greenhouse № 1, 09.06.1996, SVER(F)86370.

Pleurotaceae

**Pleurotus citrinopileatus* Singer — Sap, on fallen trunks of *Ulmus minor* (*Ulmaceae*) and *Populus balsamifera* (*Salicaceae*): Ekb, Gipsy village, 10.08.2022, SVER(F)86439.

Resupinataceae

Resupinatus applicatus (Batsch) Gray — Sap, on dead stems of *Parthenocissus quinquefolia* (*Vitaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 07.08.2019, SVER(F)86380.

**R. poriaeformis* (Pers.) Thorn, Moncalvo et Redhead — Sap, on dead fallen trunk of *Acer negundo* (*Sapindaceae*): Sysert town, Central Park, 30.07.2022, SVER(F)86331.

Schizophyllaceae

Rectipilus fasciculatus (Pers.) Agerer [= *Solenia fasciculata* Pers.] — Sap, on dead petioles of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (*Onocleaceae*) with *Woldmaria filicina* (Peck) Knudsen: Ka, Sargaya village surrounds, 18.09.2023, SVER(F)86440.

*Hymenochaetales**Hymenochaetaceae*

**Hymenochaete jaapii* Corfixen — Sap, on dead stem of *Rubus odoratus* L. (*Rosaceae*): Ekb, VG, 13.09.2020, SVER(F)86371.

Schizoporaceae

Fasciodontia bugellensis (Ces.) Yurchenko, Riebesehl et Langer [= *Hyphodontia bugellensis* (Ces.) J. Erikss.] — Sap, on dead trunk of *Populus balsamifera* (*Salicaceae*): Ekb, MCP, 21.09.2016, SVER(F)86379.

Xylodon borealis (Kotir. et Saaren.) Hjortstam et Ryvarden — Sap, on fallen trunk of *Tilia cordata* (*Malvaceae*) with *Phanerochaete laevis* (Fr.) J. Erikss. et Ryvarden: Ka, Nizhneirginsk oak forest, 16.09.2023, SVER(F)86326.

*Polyporales**Irpicaceae*

Ceriporia rhodella (Fr.) Donk — Sap, fallen trunk of *Viburnum opulus* (*Viburnaceae*): Ka, Alexander's hills, steppe dominated slope, 18.09.2021, SVER(F)86441.

Polyporaceae

**Coriolopsis gallica* (Fr.) Ryvarden [= *Funalia gallica* (Fr.) Bondartsev et Singer] — Sap, on fallen dead trunk of *Juglans mandshurica* (*Juglandaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 31.09.2000, SVER(F)86372 [as *Funalia trogii* (Berk.) Bondartsev et Singer].

**Lopharia cinerascens* (Schwein.) G. Cunn. — Sap, on fallen trunk of *Acer negundo* (*Sapindaceae*): Ekb, MCP, 23.08.2008, SVER(F)86330.

Phanerochaetaceae

**Porostereum spadiceum* (Pers.) Hjortstam et Ryvarden — Sap, rotten base of living *Malus* sp. (cult.) (*Rosaceae*): Ekb, Zelenaya Roscha, 08.1986, SVER(F)86454.

*Thelephorales**Thelephoraceae*

Hypochnella violacea Auersw. ex J. Schröt. — Sap, fallen trunk of *Tilia cordata* (*Malvaceae*): Ka, Sargaya village surrounds, 18.09.2023, SVER(F)86442.

Tomentella cinereoumbrina (Bres.) Stalpers — Myc, fallen trunk of *Tilia cordata* (*Malvaceae*) with *Thelephora terrestris* Ehrh.: Ka, Sargaya village surrounds, 17.09.2023, SVER(F)86443.

Typhulaceae

**Typhula thaxteri* (Burt) Berthier — Sap, on fallen dead twigs of *Populus balsamifera* (*Salicaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 07.10.2011, SVER(F)86378.

**T. viticola* (Peck) Berthier [non *T. muelleri* (Sauter) Corner] — Sap, on dead twigs of *Parthenocissus quinquefolia* (*Vitaceae*): Ekb, BG UrB RAS, 19.07.2017, SVER(F)86327; *ibid.*, 26.05.2020, SVER(F)86377.

*Pucciniomycotina**Pucciniomycetes**Pucciniales**Gymnosporangiaceae*

**Gymnosporangium sabinae* (Dicks.) G. Winter — Par, on living leaves of *Pyrus communis* (Rosaceae): Ekb, 4S, 30.06.2005, SVER(F)86372.

Phragmidiaceae

**Phragmidium tuberculatum* Jul. Müll. — Par, on living leaves of *Rosa centifolia* L. (Rosaceae): Ekb, AA, 07.1996, SVER(F)86329.

**P. violaceum* (Schultz) Brockm. — Par, on living leaves of *Rubus* sp. (cult.) (Rosaceae): Ekb, VG, 31.08.2023, SVER(F)86373.

Pucciniaceae

**Puccinia asparagi* DC. — Par, on living leaves of *Asparagus* sp. (Asparagaceae): Ekb, BG Urb RAS, Greenhouse № 2, 18.08.2011, SVER(F)86445.

**P. buxi* Sowerby — Par, on living leaves of *Buxus sempervirens* (Buxaceae): Ekb, Scv Karasjoezersk, 02.10.2023, SVER(F)86446.

**P. coronifera* Kleb. — Par, on living leaves of *Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae): Ekb, 4S, 08.1989, SVER(F)86444.

**P. recondita* Roberge ex Desm. — Par, on living leaves of *Clematis vitalba* L. and *C. orientalis* L. (Ranunculaceae): Ekb, BG Urb RAS, 30.05.2012, SVER(F)86453; ibid., Scv Makarovskiy, 27.08.2018, SVER(F)86449.

**Uromyces amurensis* Kom. — Par, on living leaves of *Maackia amurensis* (Fabaceae): Ekb, BG Urb RAS, 04.08.1997, SVER(F)86448.

**U. caraganae* (Thüm.) Magnus — Par, on living leaves of *Caragana arborescens* (Fabaceae): Ekb, UFU, 05.10.2022, SVER(F)86447.

Pucciniastraceae

**Melampsorium carpini* (Nees) Dietel — Par, on living leaves of *Carpinus betulus* L. (Betulaceae): Ekb, Scv Romanovo, 18.09.2022, SVER(F)86375.

**M. hiratsukanum* S. Ito ex Hirats. — Par, on living leaves of *Alnus incana* (Betulaceae): Ekb, surrounds of Ural Federal University biological station, 20.08.2023, SVER(F)86374.

*Ustilaginomycotina**Exobasidiomycetes**Exobasidiales**Exobasidiaceae*

**Exobasidium* cf. *camelliae* Shirai — Par, on living leaves of *Camellia japonica* L. (Theaceae): Ekb, BG Urb RAS, Greenhouse № 2, 06.1996, SVER(F)86451.

**E. dubium* Racib. — Par, on living leaves of *Rhododendron luteum* Sweet (Ericaceae): Ekb, Scv Palnix, 18.09.2020, SVER(F)86450.

*Microstromatales**Microstromataceae*

**Pseudomicrostroma juglandis* (Bérenger) Kijporn. et Aime — Par, on living leaves of *Juglans regia* and *J. cinerea* (Juglandaceae): Ekb, BG Urb RAS, 20.09.2020, SVER(F)86452; ibid., 4S, 05.09.1988, SVER(F)86328.

*Oomycota**Peronosporomycetes**Peronosporales**Peronosporaceae*

**Plasmopara* cf. *muralis* Thines — Par, on living leaves of *Parthenocissus quinquefolia* (Vitaceae): Ekb, BG Urb RAS, 07.2007, SVER(F)86376.

DISCUSSION

In Sverdlovsk Region and Ekaterinburg City, there are 115 species of fungi and fungus-like were identified for the first time. Probably, four species (*Boeremia heteromorpha*, *Chuppomyces* cf. *handelii*, *Nectria nigrescens*, *Passalora* cf. *menispermii*) are indicated for the first time in Russia. 107 species were collected in gardens, parks and forest belts of Ekaterinburg, and eight species in the natural conditions of the region. 106 species are pathogens of woody plants, eight are non-pathogenic saprotrophs on dead wood, and one species mycorrhizal and forms fruiting bodies on dead wood.

A number of fungal species rare for all of Russia have been identified in the open ground of gardens and parks in Ekaterinburg: *Sporocadus cotini* collected on *Cotinus coggygria*; *Calonectria pseudonaviculata*, *Guignardia miribelii*, *Pseudonectria buxi* and *Puccinia buxi* on *Buxus sempervirens*; *Ascochyta rhododendri*, *Chuppomyces* cf. *handelii* and *Exobasidium dubium* on different species of *Rhododendron* spp.; *Camarosporidiella moricola* and *Pseudosplanchnonema phorcioides* on *Morus alba*; *Ascochyta actinidiae* on *Actinidia kolomikta*; *Ramularia schisandrae* on *Schizandra chinensis*; *Pseudocercospora araliae* on *Aralia mandshurica*.

Seven species collected in the urban greenhouses: *Phyllosticta magnoliae* collected on *Magnolia grandiflora*; *Phyllachora phyllostachydis* on *Phyllostachys reticulata*; *Exobasidium* cf. *camelliae* on *Camellia japonica*; *Boeremia hedericola* on *Hedera helix*; *Erysiphe lauracearum* has found on *Laurus nobilis*; *Puccinia asparagi* on *Asparagus* sp. as well as *Lentinula edodes* on rotten logs of *Juglans mandshurica* and *Tilia amurensis* serving as curbs that limit paths from the beds.

A number of fungal species included in the European lists of alien taxa, as well as dangerous phytopathogens on a global scale (Mułenko et al., 2010; Wojewoda, Karasinski, 2010; Beenken, Senn-Irlet, 2016; Rabitsch, Nehring, 2021; Voglmayr et al., 2023; Schertler et al., 2024): *Ascochyta actinidiae*, *A. syringae*, *Boeremia exigua*, *Camarosporium quaternatum*, *Calonectria pseudonaviculata*, *Gymnosporangium sabinae*, *Guignardia miribelii*, *Kabatina thujae*, *Melampsorium hiratsukanum*, *Nothoseptoria caraganae*, *Phyllosticta innumerabilis*, *P. magnoliae*, *Plasmopara muralis*, *Podosphaera amelanchieris*, *Pseudomicrostroma juglandis*, *Pseudonectria buxi*, *Puccinia asparagi*, *P. buxi*, *Venturia pyrina*, *Uromyces caraganae*.

Pleurotus citrinopileatus was collected in Ekaterinburg on fallen trunks of elm and poplar, where it was deliberately populated. The fungus develops and bears fruitbodies for

several years only on two logs in which its mycelium was placed, but does not spread to adjacent dead logs.

It is also worth mentioning about the alien East Asian species – *Lentinula edodes* (shiitake), which is present in the lists of invasive and alien species in many European countries (Beenken, Senn-Irlet, 2016; Rabitsch, Nehring, 2021; Voglmayr et al., 2023). Since the 1980s, this fungus has been regularly found in European cities greenhouses, and in Ekaterinburg City it was also discovered in a greenhouse in 1996. The fungus is cultivated on an industrial scale: global production of shiitake in 2021 was about 10 million tons, and on farms located in the European part of Russia, about 60 tons of this exotic fungus are grown, which are sold in grocery stores throughout the country (Khrenov, 2022). Consequently, human activities contribute to the expansion of the range and abundance of this species on a national and global scale. Obviously, such alien species should not be given the status of rare and protected in the European and Siberian parts of Russia, and also should not be included in the Monitoring list of the Red Data Book of Russia. In order to preserve natural populations, *L. edodes* is included in the Red Data Book of Primorsky Krai (Postanovleniye..., 2022).

REFERENCES

- Beenken L., Senn-Irlet B. Neomyceten in der Schweiz. Stand des Wissens und Abschätzung des Schadpotentials der mit Pflanzen assoziierten gebietsfremden Pilze. WSL Berichte 50. Birmensdorf: Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, 2016.
- Blagoveshchenskaya E. Yu. Phytopathogenic micromycetes: educational keybook. Moscow, 2015 (In Russ.).
- Braun U. A monograph of *Cercospora*, *Ramularia* and allied genera (phytopathogenic *Hyphomycetes*). V. 2. IHW-Verlag, Eching bei München, 1998.
- Braun U., Cook R.T.A. Taxonomic manual of the *Erysiphales* (powdery mildews). CBS Biodiversity series. V. 11. APS Press, Utrecht, 2012.
- Braun U., Melnik V.A. Cercosporoid fungi from Russia and adjacent countries. Proceedings of the Komarov Botanical Institute. V. 20. Russian Academy of Sciences, SPb., 1997.
- Bulgakov T.S., Shiryayev A.G. New finds of phyllostrophic plant pathogenic microfungi in Ekaterinburg city and its suburbs. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (6). P. 405–410. <https://doi.org/10.31857/S0026364821060064>
- Bulgakov T.S., Shiryayev A.G. Powdery mildews (*Erysiphaceae*) on woody plants in urban habitats of Sverdlovsk Region (Russia). Mikologiya i fitopatologiya. 2022. V. 56 (5). P. 323–331. <https://doi.org/10.31857/S002636482205004X>
- Butin H. Krankheiten der Wald- und Parkbaume: Diagnose, Biologie, Bekämpfung. Stuttgart etc., 1989.
- Chethana T.K.W., Liu M., Ariyawansa H.A. et al. *Splanchnonema*-like species in *Pleosporales*: Introducing *Pseudosplanchnonema* gen. nov. in *Massarinaceae*. Phytotaxa. 2015. V. 231 (2). P. 133–144. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.231.2.2>
- Crous P.W., Wingfield M.J., Schumacher R.K. et al. New and Interesting Fungi. 3. Fungal Systematics and Evolution. 2020. V. 6. P. 157–231. <https://doi.org/10.3114/fuse.2020.06.09>
- Demidova Z.A. Overview of diseases of cultivated and wild plants in Ural Oblast. Bull. Uraloblzu. 1925. V. 10. P. 9–20.
- Ellis M.B., Ellis J.P. Microfungi on land plants: an identification handbook. New enlarged edition. Richmond P.C., Slough, 1997.
- Farr D.F., Rossman A.Y. Fungal Databases, U.S. National Fungus Collections, ARS, USDA. <https://nt.ars-grin.gov/fungal-databases/>. Accessed 01.05.2023.
- Hyde K.D., Chaiwan N., Norphanphoun C. et al. Mycosphere notes 169–224. Mycosphere. 2018. V. 9 (2). P. 271–430. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/9/2/8>
- Jaklitsch W.M., Checa J., Blanco M.N. et al. A preliminary account of the *Cucurbitariaceae*. Stud. Mycol. 2018. V. 90. P. 71–118. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2017.11.002>
- Karatygin I.V. Definitorium Fungorum Rossiae. The orders *Taphrinales*, *Protomycetales*, *Exobasidiales*, *Microstromatales*. Nauka, SPb., 2002 (In Russ.).
- Khrenov A.V. Editor-in-chief column. Shkola Gribovodstva. 2022. V. 3 (135). P. 6–21.
- Knudsen H., Vesterholt J. Funga Nordica. Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gasteroid genera. Copenhagen: Nordsvamp, 2012.
- Kuprevich V.F., Ulyanishchev V.I. Keys to rust fungi of the USSR. Part 1. Family *Melampsoraceae* and some *Pucciniaceae* species. Nauka i tekhnologiya, Minsk, 1975 (In Russ.).
- Mamaev S.A. Keys to the trees and shrubs of the Urals. Native and alien species. UrB RAS, Ekaterinburg, 2000 (In Russ.).
- Mułenko W., Piątek M., Wołczańska A. et al. Plant parasitic fungi introduced to Poland in modern times. Alien and invasive species // Biological Invasions in Poland. 2010. Vol. 1. P. 49–71.
- MycoBank: Fungal databases, Nomenclature and Species Banks. <http://www.mycobank.org/>. Accessed 01.03.2024.
- Naumov N.A. Fungi of the Urals. Notes of UOLE. 1915. V. 35. P. 1–53.
- Norphanphoun C., Doilom M., Daranagama D.A. et al. Revisiting the genus *Cytospora* and allied species. Mycosphere. 2017. V. 8 (1). P. 51–97. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/8/1/7>
- POWO – Plants of the World Online. 2024. <https://powo.science.kew.org/>. Accessed 09.02.2024.
- Rabitsch W., Nehring S. (Hrsg.) Naturschutzfachliche Invasivitäts-bewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde terrestrische Moose, Flechten und Pilze. BfN-Skripten 603. Bonn, 2021. 121 S.
- Red data book of Primorsk territory: rare and vulnerable species of plants and fungi / Biol.-Soil Institute Far Eastern

- Branch of the Russian Academy of Sciences. Apelsin Press, Vladivostok, 2008.
- Ryvarden L., Melo I. Poroid fungi of Europe. Synopsis Fungorum. 2014. V. 31. P. 1–455.
- Schertler A., Lenzner B., Dullinger S. et al. Biogeography and global flows of 100 major alien fungal and fungus-like oomycete pathogens. J. Biogeogr. 2024. Vol. 51 (4). P. 599–617.
<https://doi.org/10.1111/jbi.14755>
- Senwana C., Wanasinghe D.N., Bulgakov T.S. et al. Towards a natural classification of *Dothidotthia* and *Thyrostroma* in *Dothidotthiaceae* (*Pleosporineae*, *Pleosporales*). Mycosphere. 2019. V. 10 (1). P. 701–738.
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/10/1/15>
- Shiryaev A.G. Changes in mycobiota of Ural-and-Siberian region under global warming and anthropogenic impact. Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya. 2009. № 9. P. 37–47 (In Russ.).
- Shiryaev A.G., Stavishenko I.V. New and rare for Sverdlovsk region species of basidiomycetes. Mikologiya i fitopatologiya. 2011. V. 45 (4). P. 345–349 (In Russ.).
- Shiryaev A.G., Kotiranta H., Mukhin V.A. et al. Aphyllorhoid fungi of Sverdlovsk Region (Russia). Biodiversity, distribution, ecology and the IUCN threat categories. Goschitsky Publ., Ekaterinburg, 2010.
- Shiryaev A.G., Zmitrovich I.V., Shiryaeva O.S. Species richness of *Agaricomycetes* on hedge vines in Ekaterinburg City (Russia). Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (5). P. 340–352.
<https://doi.org/10.31857/S0026364821050093>
- Shiryaev A.G., Zmitrovich I.V., Bulgakov T.S. et al. Global warming favors the development of a rich and heterogeneous mycobiota on alien vines in a boreal city under continental climate. Forests. 2022a. V. 13 (2). Art. 323.
<https://doi.org/10.3390/f13020323>
- Shiryaev A.G., Zmitrovich I.V., Shiryaeva O.S. New and rare *Agaricomycetes* species on woody alien plants in Ekaterinburg City (Russia). Mikologiya i fitopatologiya. 2022b. V. 56 (5). P. 350–356.
- Shiryaev A.G., Zmitrovich I.V., Zhao P. et al. Fungal diversity of native and alien woody leguminous Plants in the Middle Urals. Contemporary Problems of Ecology. 2023a. V. 16 (4). P. 403–425.
<https://doi.org/10.1134/S1995425523040091>
- Shiryaev A.G., Kiseleva O.A. Greenway planning in Ekaterinburg City: Unaccounted phytopathological problems of the urban strategy project. Contemporary Problems of Ecology. 2023b. Vol. 16(4). P. 509–527.
<https://doi.org/10.1134/S199542552304008X>
- Shiryaev A.G., Zmitrovich I.V., Senator S.A. et al. How poor is Aphyllorhoid fungi diversity in the boreal urban greenhouses of Eastern Europe? Journal of Fungi. 2023c. Vol. 9(11). Art. 1116.
<https://doi.org/10.3390/jof9111116>
- Shiryaev A.G., Bulgakov T.S., Zmitrovich I.V. et al. New species of fungi for Sverdlovsk Region (The Middle Urals, Russia) on alien and aborigine woody plants. Mikologiya i fitopatologiya. 2023d. V. 57 (6). P. 417–424.
<https://doi.org/10.31857/S0026364823060107>
- Stepanova N.T., Sirko A.V. Flora of ascomycetes and imperfect fungi of the Urals. In: Spore plants of the Urals: Proc. Inst. Ecol. Plant and Animals. Iss. 70. Sverdlovsk, UF AS USSR, 1970. P. 3–52 (In Russ.).
- Teterevnikova-Babayana D.N. Fungi of the genus *Septoria* in the USSR. Publishing House of the Academy of Sciences of the Armenian SSR, Yerevan, 1987 (In Russ.).
- Ulyanishchev V.I. Keys to rust fungi of the USSR. Pt 2. Nauka i Tekhnologiya, Minsk, 1975 (In Russ.).
- Voglmayr H., Castlebury L.A., Jaklitsch W.M. *Juglanconis* gen. nov. on *Juglandaceae*, and the new family *Juglanconidaceae* (*Diaporthales*). Persoonia. 2017. V. 38 (1). P. 136–155.
- Voglmayr H., Schertler A., Essl F. et al. Alien and cryptogenic fungi and oomycetes in Austria: an annotated checklist (2nd edition). Biol. Invasions. 2023. Vol. 25. P. 27–38.
- Wojewoda W., Karasinski D. Invasive macrofungi (*Ascomycota* and *Basidiomycota*) in Poland // Biological Invasions in Poland. 2010. V. 1. P. 7–21.
- Демидова З.А. (Demidova) Краткий обзор болезней культурных и дикорастущих растений в Уральской области // Бюллетень УралОблЗУ. 1925. № 10. С. 9–20.
- Мамаев С.А. (Мамаев) Определитель деревьев и кустарников Урала. Местные и интродуцированные виды. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 260 с.
- Наумов Н.А. (Naumov) Грибы Урала // Записки УОЛЕ. 1915. Т. 35. С. 1–53.
- Постановление Правительства Приморского края от 24.10.2022 № 723-пп “О видах растительного мира Красной книги Приморского края” (Postanovleniye).
- Степанова Н.Т., Сирко А.В. (Stepanova, Sirko) К флоре сумчатых и несовершенных грибов Урала. Споровые растения Урала: Тр. инст. экол. раст. и жив. Вып. 70. Свердловск: УФ АН СССР, 1970. С. 3–52.
- Тетереvникова-Бабаян Д.Н. (Teterevnikova-Babayana) Грибы рода *Septoria* в СССР. Ереван: АН АрмССР, 1987. 479 с.
- Ульянищев В.И. (Ulyanishchev) Определитель ржавчинных грибов СССР. Часть 2. Л.: Наука, 1978. 384 с.
- Хренов А.В. (Khrenov) Колонка главного редактора // Школа грибоводства. 2022. № 3(135). С. 6–21.
- Ширяев А.Г. (Shiryaev) Изменения микобиоты Урало-Сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С. 37–47.
- Ширяев А.Г., Ставищенко И.В. (Shiryaev, Stavishenko) Дополнение к списку видов базидиальных грибов Свердловской области // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45, вып. 4. С. 345–349.

**Дополнение к списку видов грибов, ассоциированных с чужеродными
и местными древесными растениями в Свердловской области
(Россия, Средний Урал)**

**А. Г. Ширяев^{a, #}, Т. С. Булгаков^{b, ##}, О. С. Ширяева^{a, ###}, О. А. Киселева^{c, ####},
И. В. Змитрович^{d, #####}**

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

^b Федеральный исследовательский центр Субтропический научный центр РАН, Сочи, Россия

^c Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр УрО РАН, Екатеринбург, Россия

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

[#]e-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

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

^{###}e-mail: olga.s.shiryaeva@gmail.com

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

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

Впервые для Свердловской обл. приводится информация о находках 115 видов и двух подвидов грибов и грибоподобных организмов из отделов *Ascomycota*, *Basidiomycota* и *Oomycota*, которые формируют плодовые тела на чужеродных и местных видах древесных растений. Четыре вида (*Boeremia heteromorpha*, *Chippomycetes* cf. *handelii*, *Nectria nigrescens*, *Passalora* cf. *menispermii*) впервые указываются для России. 94% видов собраны только на чужеродных древесных растениях в посадках города Екатеринбурга. Фитопатогенами являются 92% изученных видов.

Keywords: биоразнообразие, инвазия, патогены растений, распространение грибов, Россия, чужеродные виды, *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Oomycota*.

УДК 582.287.238

МОНИТОРИНГ КСИЛОТРОФНЫХ АГАРИКОМИЦЕТОВ В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ И БЕРЕЗНЯКЕ РАЗНОТРАВНОМ (ПОДЗОНА ЮЖНОЙ ТАЙГИ, ПЕРМСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ)¹

© 2024 г. А. С. Шишигин^{1,*}, Л. Г. Переведенцева^{2,**}, В. С. Боталов^{2,***}

¹ Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, 614990 Пермь, Россия

² Пермский государственный национальный исследовательский университет, 614990 Пермь, Россия

*e-mail: shishigin1992@mail.ru

**e-mail: perevperm@mail.ru

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

Поступила в редакцию 05.10.2023 г.

После доработки 16.11.2023 г.

Принята к публикации 28.11.2023 г.

Подведены итоги многолетнего мониторинга биоты ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов в некоторых типах коренных и производных лесов подзоны южной тайги Пермского края. Исследования проводились стационарным методом на учетных площадях размером 50 × 20 м, заложенных по одной в каждом типе леса: ельник приручевой, ельник кисличный, березняк разнотравный. Работа осуществлялась в три периода: I – 1975–1977 гг., II – 1994–1996 гг., III – 2010–2012 гг. Сбор материала проводился ежегодно: в августе три раза с интервалом в 10 дней (учитывался видовой состав, число и воздушно-сухая биомасса базидиом), а в сентябре однократно (учитывался только видовой состав грибов). К настоящему времени установлено, что в исследуемых типах леса число ксилотрофных агарикоидных грибов варьируется от 60 (ельник приручевой) до 66 (березняк разнотравный). Большинство выявленных видов относится к семейству *Tricholomataceae* (37.7–43.3% от общего числа видов грибов-ксилотрофов в каждом из биогеоценозов). Отмечено ежегодное накопление выявляемых видов грибов, причем наибольшее число видов (67–75%) обнаруживалось от 2 до 9 раз, а 2–3% из них были постоянными, встречались ежегодно. Установлена относительная стабильность видового состава высших сосудистых растений (коэффициент общности Жаккара: $J = 56–88$) во времени и зафиксированы более значительные изменения видового состава грибов-ксилотрофов ($J = 36–50$). Наибольшее сходство видового состава грибов между ценозами (по периодам), отмечено для еловых лесов ($J = 44–52$), а за все время наблюдений максимальные коэффициенты Жаккара (между ценозами) зафиксированы для березняка разнотравного и ельника кисличного ($J = 56$). “Урожайность” ксилотрофных агарикоидных грибов в исследуемых ценозах различается по годам наблюдений. Наибольшее число и биомасса базидиом за три периода исследований отмечена для березняка разнотравного. Установлено снижение числа базидиом грибов-ксилотрофов в ельнике кисличном при повышении среднемесячной температуры воздуха в августе (коэффициент корреляции Спирмена: $r_s = -0.70$). Для биоты ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов как по числу (индекс Шеннона: $H = 1.23$), так и по биомассе ($H = 1.20$) базидиом за все периоды наблюдений более благоприятным являлся ельник кисличный, так как биота ксилотрофов указанного ценоза была более разнообразна и ее составляющие наиболее выровнены.

Ключевые слова: березняк разнотравный, ельник приручевой, ельник кисличный, ксилотрофные агарикоидные базидиомицеты, экология грибов

DOI: 10.31857/S0026364824040043, **EDN:** uwztca

ВВЕДЕНИЕ

Агарикоидные базидиомицеты, относящиеся к группе ксилотрофов играют огромную роль в функционировании природных экосистем, как гетеротрофный компонент лесных биогеоценозов. В настоящее

время работы по изучению грибов-ксилотрофов в различных биогеоценозах довольно многочисленны. Однако процессы, происходящие на протяжении длительного времени в биоте агарикоидных грибов лесных сообществ на постоянных учетных площадях,

¹Рекомендовано к печати оргкомитетом Всероссийской конференции с международным участием “Экология грибов и грибоподобных организмов: факты, гипотезы, тенденции”, посвященной 300-летию Российской академии наук, Ярославль, 12–14 октября 2023 г.

изучены слабо и главным образом посвящены территориям, подверженным антропогенному влиянию. В связи с этим мы проанализировали результаты наших наблюдений, проведенных в некоторых типах еловых лесов и березняке разнотравном с 1975 по 2012 г. Целью работы является изучение многолетней динамики структуры и продуктивности агарикоидных базидиомицетов, относящихся к группе ксилотрофов, в ельнике приручевом и ельнике кисличном (коренные леса) и производном березняке разнотравном подзоны южной тайги Пермского края. Для реализации поставленной цели решались следующие задачи: 1) выявить видовой состав ксилотрофных агарикомицетов в исследуемых биогеоценозах; 2) установить особенности таксономической структуры изучаемой группы грибов; 3) проанализировать зависимость плодоношения ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов от количества осадков и температуры воздуха.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Микозоэкологические наблюдения проводились стационарным методом в ельнике приручевом, ельнике кисличном и березняке разнотравном подзоны южной тайги Пермского края в окрестностях ООПТ “Верхняя Кважда”. Первый период наблюдений был проведен в 1975–1977 гг., второй – в 1994–1996 гг., третий – в 2010–2012 гг. Программа исследования включала следующие блоки.

1. Учет видового разнообразия, биомассы и числа плодовых тел грибов. В августе один раз в декаду (три посещения с интервалом в 10 дней) проводился учет видового разнообразия, а также числа и биомассы плодовых тел грибов. Дополнительно, однократно, в сентябре изучался их видовой состав. Для учета числа и биомассы базидиом грибов проводился сбор всех плодовых тел грибов на каждой учетной площади. Затем базидиомы каждого вида взвешивались и проводился пересчет на воздушно-сухую массу.

2. Идентификация грибов. Для работы были использованы световые микроскопы: ZEISS Axio Imager A2 и Olympus BX51M, а также современные определители, монографии, атласы и справочные пособия зарубежных и отечественных авторов.

3. Мониторинг биоты агарикоидных базидиомицетов. Для оценки сходства видового состава грибов по периодам наблюдений использовался коэффициент Жаккара ($J \times 100$) (Greig-Smith, 1967; Megarran, 1992; Leontyev, 2008): $J = [c/(a + b - c)] \times 100$, где J – индекс общности; c – число общих видов в двух сравниваемых биогеоценозах; a, b – число видов грибов в каждом из ценозов.

В качестве меры разнообразия сравниваемых биот исследуемых биогеоценозов использовался индекс

Шеннона, описывающий два ее основных аспекта – богатство и сложность (Shmidt, 1984; Megarran, 1992; Leontyev, 2008): $H = -\sum p_i \lg p_i$, где H – индекс Шеннона; p_i – относительное обилие каждого вида: $p_i = n_i/N$, где n_i – число базидиом (или биомасса базидиом) одного вида; N – общее число базидиом (или биомасса базидиом) в биогеоценозе. Принадлежность грибов к эколого-трофическим группам устанавливалась по шкале, предложенной А.Е. Коваленко (Kovalenko, 1980) с дополнениями некоторых авторов (Stolyarskaya, Kovalenko, 1996; Morozova, 2001).

4. Статистическая обработка данных. Влияние некоторых метеорологических показателей (по данным метеостанции г. Добрянка) на биоту ксилотрофных агарикомицетов изучалось с помощью корреляционного анализа. В качестве климатических показателей взяты: 1) средняя месячная температура воздуха с мая по сентябрь (°C); 2) сумма осадков (мм) по месяцам с мая по сентябрь; 3) сумма осадков за май–сентябрь (мм); 4) сумма осадков (мм) и средняя температура воздуха (°C) по декадам августа.

В качестве характеристик биоты ксилотрофных агарикоидных грибов взяты: 1) число видов за август – сентябрь, а также по декадам августа; 2) число и биомасса базидиом грибов (за август в целом, а также по декадам августа).

Математическая обработка осуществлялась при помощи программ Microsoft Office Excel 2016 и StatSoft Statistica 11. Корреляционный анализ проводился с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s) (Trukhacheva, 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эколого-ценотическая характеристика исследуемых биогеоценозов

Геоботаническое описание исследуемых биогеоценозов было выполнено согласно В.Н. Сукачеву и Е.В. Зонну (Sukachev, Zonn, 1961). Латинские названия сосудистых растений приводятся по “Иллюстрированному определителю растений Пермского края” (Illustrated., 2007). Для оценки сходства биогеоценозов по видовому составу высших сосудистых растений использовался коэффициент общности Жаккара ($J \times 100$) (Greig-Smith, 1967; Leontyev, 2008).

Ельник приручевой (58°23'6" с.ш.; 56°21'55" в.д.) – коренное сообщество, возраст которого составляет 120–135 лет. Биогеоценоз расположен в долине лесной речки Кважевки. Состав леса 9Е1П + Б. Сомкнутость крон 0.5. Подрост образован *Picea obovata* Ledeb и *Abies sibirica* Ledeb. Кустарниковый ярус представлен такими видами как *Lonicera xylosteum* L., *Sorbus aucuparia* L., *Ribes nigrum* L. и *R. spicatum* Robson. Проективное

покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 80–90%, где преобладают *Dryopteris carthusiana* Vill., *Oxalis acetosella* L. и *Stellaria nemorum* L. Моховой покров представлен зелеными мхами, растущими на стволах и около стволов деревьев, реже они встречаются на почве. Валежника много. Почва пойменная, аллювиально-слоистая, легкосуглинистая.

Ельник кисличный (58°23'47" с.ш.; 56°22'9" в.д.) – коренное сообщество, расположенное на равнинной местности, возраст которого составляет 135 лет. Состав древостоя 5Е2П2Лп1Б. Сомкнутость крон 0.6. Подрост состоит из *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Tilia cordata* Mill. и *Betula pendula* Roth. Кустарниковый ярус образован такими видами как *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum* и *Padus avium* Mill. Проектное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 70–80%, где доминируют *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Stellaria nemorum* и *Gymnocarpium dryopteris* L. Моховой покров состоит из зеленых мхов, растущих около стволов и на стволах деревьев, реже они встречаются на почве. Лишайники обнаружены на стволах деревьев, а также на валежнике, которого очень много. Почва песчаная, дерново-сильнопodzolistая.

Березняк разнотравный (58°23'42" с.ш.; 56°22'15" в.д.) является производным типом леса, который расположен на месте вырубленного елового леса. Возраст около 85 лет. Состав древостоя 10Б + Е. Сомкнутость крон 0.5. Подрост состоит из *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Кустарниковый ярус сильно развит, включает *Lonicera xylosteum*, *Rubus idaeus* L., и *Padus avium*. В кустарничково-травяном ярусе доминируют *Aegopodium podagraria* L., *Dryopteris carthusiana* и *Oxalis acetosella*. Моховой покров представлен зелеными мхами, растущими около стволов лиственных деревьев. В лесу много валежника. Почва дерново-сильнопodzolistая, супесчаная.

По периодам наблюдений в исследуемых биогеоценозах выявлялось от 32 (березняк разнотравный) до 64 (ельник приручьевой) видов высших сосудистых растений. Их видовой состав со временем оставался относительно стабильным ($J = 56–88$). Состав древостоя в исследуемых сообществах не изменялся. Во всех биогеоценозах в кустарничково-травяном ярусе происходили некоторые изменения по периодам наблюдений. Так, проективное покрытие кустарничково-травяного яруса ко II периоду во всех ценозах увеличилось почти в два раза и осталось таким же в третий период наблюдений.

Аннотированный список видов ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов исследуемых биогеоценозов

Принадлежность к эколого-трофической группе устанавливалась по личным наблюдениям и соответствующим публикациям (Stolyarskaya, Kovalenko, 1996; Perevedentseva, 1999; Morozova, 2001). Видовой состав грибов исследуемых сообществ довольно разнообразен. Далее приводится его список. Объем семейств и родов, а также латинские названия видов указаны по системе, принятой М. Moser (1983). В скобках указаны синонимы грибов, соответствующие современной классификации MucorBank (2023). Римскими цифрами обозначены месяцы вегетационного периода. Арабскими цифрами обозначены периоды выявления вида: 1 – 1975–1977 гг., 2 – 1994–1996 гг., 3 – 2010–2012 гг. Местобитания: ЕПР – ельник приручьевой, ЕК – ельник кисличный, БЕР – березняк разнотравный.

Agaricales Coprinaceae

- Coprinus domesticus* (Bolton) Gray [= *Coprinellus domesticus* (Bolton) Vilgalys, Hopple et Jacq. Johnson] – VIII–IX, ЕК (3), БЕР (3).
C. xanthothrix Romagn. [= *Coprinellus xanthothrix* (Romagn.) Vilgalys, Hopple et Jacq. Johnson] – VIII–IX, ЕК (1, 3), БЕР (1–3).
Psathyrella chondroderma (Berk. et Broome) A.H. Sm. – VIII–IX, ЕПР (2), БЕР (2, 3).
P. olympiana A.H. Sm. – VIII–IX, ЕПР (2).
P. piluliformis (Bull.) P.D. Orton – VIII, БЕР (1, 2).
P. spadicea (P. Kumm.) Singer [= *Homophron spadiceum* (P. Kumm.) Örstadius et E. Larss.] – VIII–IX, ЕК (3), БЕР (3).

Cortinariaceae

- Galerina atkinsoniana* A.H. Sm. – VIII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3).
G. cedretorum (Maire) Singer – VIII, ЕПР (1, 2), ЕК (1, 2).
G. marginata (Batsch) Kühner – VII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (2, 3), БЕР (2, 3).
G. sideroides (Bull.) Kühner – VIII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (3).
G. stylifera (G.F. Atk.) A.H. Sm. et Singer [= *G. sideroides* (Bull.) Kühner] – VIII–IX, ЕПР (1–3).
G. triscopa (Fr.) Kühner – VIII–IX, ЕПР (3), БЕР (2, 3).
G. vittiformis (Fr.) Singer – VIII–IX, ЕПР (3), БЕР (3).
Gymnopilus hybridus (Gillet) Maire – VII–IX, БЕР (2, 3).
G. picreus (Pers.) P. Karst. – VIII–IX, ЕПР (1), ЕК (1, 2).

Crepidotaceae

- Crepidotus epibryus* (Fr.) Quél. – VIII, ЕК (2, 3), БЕР (2).
C. mollis (Schaeff.) Staude – VII–IX, ЕПР (2, 3), ЕК (1), БЕР (2).
C. sphaerosporus (Pat.) Lange [= *C. cesatii* (Rabenh.) Sacc.] – VIII, ЕК (1).
C. subverrucisporus Pilát – VIII–IX, БЕР (3).
C. versutus (Peck.) Sacc. – IX, ЕПР (2).
Simocybe centunculus (Fr.) P. Karst. – VI–IX, ЕПР (2), ЕК (1, 2).

Entolomataceae

- Entoloma rhodocylix* (Lasch) M.M. Moser – IX, ЕПР (3).

Rhodocybe nitellina (Fr.) Singer [= *Clitopilus nitellinus* (Fr.) Noordel. et Co-David] – VIII, ЕПР (3), БЕР (3).

Pluteaceae

Pluteus atricapillus (Batsch) Fayod [= *P. cervinus* (Schaeff.) P. Kumm.] – VII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1–3).

P. chrysophaeus (Schaeff.) Quél. – VI–VIII, ЕК (2).

P. cinereofuscus J.E. Lange – VIII, ЕПР (2).

P. exiguus (Pat.) Sacc. – VIII, ЕК (2), БЕР (2).

P. granulatus Bres. (= *P. hiatus* Romagn.) – VIII, ЕПР (1).

P. leoninus (Schaeff.) P. Kumm. – VII–IX, ЕПР (2), ЕК (1–3), БЕР (1).

P. nanus (Pers.) P. Kumm. – VII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1, 2), БЕР (2).

P. pellitus (Pers.) P. Kumm. – VII–VIII, ЕК (1, 2), БЕР (1–3).

P. phlebophorus (Ditmar) P. Kumm. – IX, ЕПР (3).

P. pseudorobertii M.M. Moser [= *P. atromarginatus* (Konrad) Kühner] – VIII, ЕПР (3).

P. semibulbosus (Lasch) Quél. – VIII–IX, ЕПР (1, 2), ЕК (2), БЕР (3).

P. umbrosus (Pers.) P. Kumm. – VIII, ЕК (2).

Strophariaceae

Flammulaster muricatus (Fr.) Watling – VIII–IX, БЕР (2).

Hypholoma capnoides (Fr.) P. Kumm. – VI–IX, ЕПР (1, 3), ЕК (2, 3), БЕР (1, 3).

H. fasciculare (Huds.) P. Kumm. – VII–IX, ЕПР (1, 2), ЕК (1), БЕР (1, 3).

H. lateritium (Schaeff.) P. Kumm. – VIII–IX, ЕК (2, 3).

Kuehneromyces mutabilis (Schaeff.) Singer, A.H. Sm. – VI–VIII, ЕПР (1, 2), ЕК (1, 2), БЕР (1, 2).

K. myriadophyllus (P.D. Orton) Pegler et T.W.K. Young [= *K. lignicola* (Peck) Redhead] – V–VI, ЕПР (1), ЕК (1, 2), БЕР (1).

Pholiota alnicola (Fr.) Singer [= *Flammula alnicola* (Fr.) P. Kumm.] – VIII–IX, ЕПР (2).

Ph. astragalina (Fr.) Singer [= *Pyrrhulomyces astragalinus* (Fr.) E.J. Tian et Matheny] – VIII, ЕК (3).

Ph. aurivella (Batsch) P. Kumm. – VIII–IX, ЕК (2), БЕР (1–3).

Ph. flammans (Batsch) P. Kumm. – VIII, БЕР (3).

Ph. lenta (Pers.) Singer – VIII, БЕР (2).

Ph. lubrica (Pers.) Singer – VIII–IX, ЕПР (2, 3), ЕК (2, 3), БЕР (1–3).

Ph. squarrosa (Vahl) P. Kumm. – VIII, ЕК (1, 2), БЕР (3).

Ph. tuberculosa (Schaeff.) P. Kumm. – VIII–IX, ЕК (1, 2), БЕР (1–3).

Phaeomarasmius erinaceus (Fr.) Scherff. ex Romagn. – VIII–IX, ЕК (1), БЕР (1).

Psilocybe inquilina var. *crobula* (Fr.) Høil. [= *Deconica crobula* (Fr.) Romagn.] – VII–VIII, ЕПР (1, 3), ЕК (2), БЕР (1).

Tubaria confragosa (Fr.) Harmaja – IX, БЕР (3).

T. conspersa (Pers.) Fayod – VIII–IX, БЕР (2, 3).

T. furfuracea (Pers.) Gillet – VI–IX, ЕПР (1, 2), ЕК (1, 3), БЕР (1–3).

Tricholomataceae

Armillaria mellea (Vahl: Fr.) P. Karst. s.l. – VIII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1–3).

Clitocybe lignatilis (Pers.) P. Karst. [= *Ossicaulis lignatilis* (Pers.) Redhead et Ginns] – VIII, ЕК (2), БЕР (3).

Flammulina velutipes (Curtis) Singer – IX, ЕПР (1).

Gerronema strombodes (Berk. et Mont.) Singer – VII–VIII, ЕПР (1, 3), ЕК (1, 2), БЕР (1).

Hydropus marginellus (Pers.) Singer – VIII–IX, БЕР (3).

Hemimycena delectabilis (Peck) Singer – VIII, ЕПР (2).

Lyophyllum ulmarium (Bull.) Kühner [= *Hypsizygus ulmarius* (Bull.) Redhead] – VIII, ЕК (1).

Marasmius rotula (Scop.) Fr. – VI–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3).

Mycena abramsii (Murrill) Murrill – VIII–IX, ЕПР (3), ЕК (3), БЕР (3).

M. aetites (Fr.) Quél. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3), БЕР (3).

M. arcangeliana Bres. – VIII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1–3).

M. clavicularis (Fr.) Gillet – IX, ЕПР (3).

M. galericulata (Scop.) Gray – VII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1–3).

M. haematopus (Pers.) P. Kumm. – VII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1–3).

M. hiemalis (Osbeck) Quél. [= *Phloeomana hiemalis* (Osbeck) Redhead] – VIII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (2, 3).

M. laevigata (Lasch) Gillet [= *Agaricus laevigatus* Lasch] – VI–IX, ЕПР (1, 3), ЕК (1–3), БЕР (1, 3).

M. maculata P. Karst. – VIII, ЕК (2).

M. niveipes (Murrill) Murrill – VIII, ЕПР (2), БЕР (3).

M. parabolica (Fr.) Quél. – VIII–IX, ЕК (2).

M. phaeophylla Kühner [= *Phloeomana clavata* (Peck) Redhead] – VIII–IX, ЕПР (2, 3), ЕК (2), БЕР (2, 3).

M. rubromarginata (Fr.) P. Kumm. – VIII–IX, ЕПР (2, 3), ЕК (1–3), БЕР (3).

M. sanguinolenta (Alb. et Schwein.) P. Kumm. – VI–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1–3).

M. speirea (Fr.) Gillet [= *Phloeomana speirea* (Fr.) Redhead] – VIII, ЕПР (3), ЕК (3).

M. stipata Maas Geest. et Schwöbel – VIII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1–3).

M. stylobates (Pers.) P. Kumm. – VIII, ЕПР (1–3), ЕК (2, 3), БЕР (1–3).

M. viridimarginata P. Karst. – VIII, ЕПР (3).

Omphalina epichysium (Pers.) Quél. [= *Arrhenia epichysium* (Pers.) Redhead] – VII–IX, ЕПР (1), ЕК (1, 2), БЕР (1).

Oudemansiella platyphylla (Pers.) M.M. Moser [= *Megacollybia platyphylla* (Pers.) Kotl. et Pouzar] – VI–VIII, ЕПР (1), ЕК (1, 3), БЕР (1–3).

Panellus serotinus (Pers.) Kühner [= *Sarcomyxa serotina* (Pers.) V. Papp] – IX, ЕПР (1), БЕР (1).

P. stipticus (Bull.) P. Karst. – VIII, БЕР (3).

Tephrocye boudieri (Kühner et Romagn.) Derbsch [= *Myochromella boudieri* (Kühner et Romagn.) V. Hofst.] – IX, БЕР (3).

Tricholomopsis decora (Fr.) Singer – VIII, ЕПР (1).

T. rutilans (Schaeff.) Singer – VI–IX, ЕПР (1), БЕР (2).

Xeromphalina campanella (Batsch) Kühner et Maire – V–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1, 3).

Boletales

Paxillaceae

Hygrophoropsis aurantiaca (Wulfen) Maire – VIII–IX, ЕПР (1, 2), ЕК (1), БЕР (1, 3).

Polyporales

Polyporaceae

Panus rudis Fr. [= *Panus lecomtei* (Fr.) Corner] – VIII, БЕР (1).

Polyporus brumalis (Pers.) Fr. [= *Lentinus brumalis* (Pers.) Zmitr.] – VI–IX, ЕПР (1, 3), ЕК (1), БЕР (1).

P. melanopus (Pers.) Fr. [= *Picipes melanopus* (Pers.) Zmitr. et Kovalenko] – VII–IX, ЕК (1, 2).

Pleurotus dryinus (Pers.) P. Kumm. – VIII, ЕК (1).

P. ostreatus (Jacq.) P. Kumm. – VIII, БЕР (3).

P. pulmonarius (Fr.) Quél. – VIII–IX, ЕПР (1–3), ЕК (1–3), БЕР (1–3).

Параметры биоразнообразия

Для ксилотрофов важнейший лимитирующий фактор – наличие субстрата. Виды данной группы грибов осуществляют деструкцию отмершей древесины, обеспечивая круговорот биогенных элементов. Ксилотрофов в исследуемых лесах отмечено 21.0–28.5% от общего числа всех обнаруженных видов агарикоидных грибов в каждом из ценозов. Видовой состав ксилотрофных агарикомецетов в целом за все периоды наблюдений (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.) ельника приручьевого достиг 60 видов (27 родов, 9 семейств), ельника кисличного – 61 (25 родов, 8 семейств), а березняка разнотравного – 66 видов (29 родов, 9 семейств) (табл. 1). Новыми для Пермского края в III период являлись 2 вида грибов: *Crepidotus subverrucisporus* и *Hydropus marginellus*.

По периодам число видов ксилотрофных агарикоидных базидиомецетов варьируется (табл. 2). В производном типе леса (березняк разнотравный) к III периоду наблюдений происходит увеличение числа видов ксилотрофов, что, вероятно, связано с процессами сукцессии, происходящей в березняке разнотравном. В ельнике приручьевого число видов грибов-ксилотрофов было относительно стабильным (36–37 видов). В ельнике кисличном число выявляемых видов к III периоду снижается.

Грибы-ксилотрофы входили в основном в состав семейств *Tricholomataceae* (37.7–43.3% от общего числа видов грибов-ксилотрофов в каждом из биогеоценозов), *Strophariaceae* (13.3–24.2%) и *Pluteaceae* (9.1–13.3%), что характерно для бореальной зоны (рис. 1).

Представители трех ведущих семейств включают 69.9–72.1% видов от числа всех выявленных грибов-ксилотрофов с 1975 по 2012 г. для каждого из биогеоценозов. Наименьшее число видов грибов в исследуемых биогеоценозах относится к семействам *Cortinariaceae* (7.6–13.3%), *Crepidotaceae* (4.5–6.6%), *Coprinaceae* (3.3–7.6%), *Polyporaceae* (3.3–6.6%), *Entolomataceae* (0–3.3%) и *Paxillaceae* (1.5–1.7%). В спектре ведущих отмечены роды *Mycena* (21.2–25.0% от общего числа видов грибов-ксилотрофов в каждом из биогеоценозов), *Pluteus* (9.21–13.3%), *Galerina* (6.1–11.7%) и *Pholiota* (3.3–9.1%).

В связи с тем, что скрытое разнообразие грибов не поддается учету, все ранее зафиксированные виды ксилотрофных агарикомецетов включались в общий список. В результате в каждый сезон наблюдений для каждого

Таблица 1. Таксономический состав ксилотрофных агарикоидных базидиомецетов исследуемых биогеоценозов (в сумме за три периода наблюдений)

Род	ЕПР	ЕК	БЕР
<i>Agaricales</i>			
<i>Coprinaceae</i>			
<i>Coprinus</i>	–	2	2
<i>Psathyrella</i>	2	1	3
<i>Cortinariaceae</i>			
<i>Galerina</i>	7	4	4
<i>Gymnopilus</i>	1	1	1
<i>Crepidotaceae</i>			
<i>Crepidotus</i>	2	3	3
<i>Simocybe</i>	1	1	–
<i>Entolomataceae</i>			
<i>Entoloma</i>	1	–	–
<i>Rodocybe</i>	1	–	1
<i>Pluteaceae</i>			
<i>Pluteus</i>	8	8	6
<i>Strophariaceae</i>			
<i>Flammulaster</i>	–	–	1
<i>Hypholoma</i>	2	3	2
<i>Kuehneromyces</i>	2	2	2
<i>Phaeomarasmius</i>	–	1	1
<i>Pholiota</i>	2	5	6
<i>Psilocybe</i>	1	1	1
<i>Tubaria</i>	1	1	3
<i>Tricholomataceae</i>			
<i>Armillaria</i>	1	1	1
<i>Clitocybe</i>	–	1	1
<i>Flammulina</i>	1	–	–
<i>Gerronema</i>	1	1	1
<i>Hemimycena</i>	1	–	–
<i>Hydropus</i>	–	–	1
<i>Lyophyllum</i>	–	1	–
<i>Marasmius</i>	1	1	–
<i>Mycena</i>	15	15	14
<i>Omphalina</i>	1	1	1
<i>Oudemansiella</i>	1	1	1
<i>Panellus</i>	1	–	2
<i>Tephroclybe</i>	–	–	1
<i>Tricholomopsis</i>	2	–	1
<i>Xeromphalina</i>	1	1	1
<i>Boletales</i>			
<i>Paxillaceae</i>			
<i>Hygrophoropsis</i>	1	1	1
<i>Polyporales</i>			
<i>Polyporaceae</i>			
<i>Panus</i>	–	–	1
<i>Pleurotus</i>	1	2	2
<i>Polyporus</i>	1	2	1
Всего видов	60	61	66

Таблица 2. Число видов ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов по периодам наблюдений в исследуемых биогеоценозах

Периоды	Годы наблюдений	Число видов грибов		
		ельник приручьевой	ельник кисличный	березняк разнотравный
I	1975–1977	37	39	32
II	1994–1996	37	45	33
III	2010–2012	36	31	47
За все периоды		60	61	66

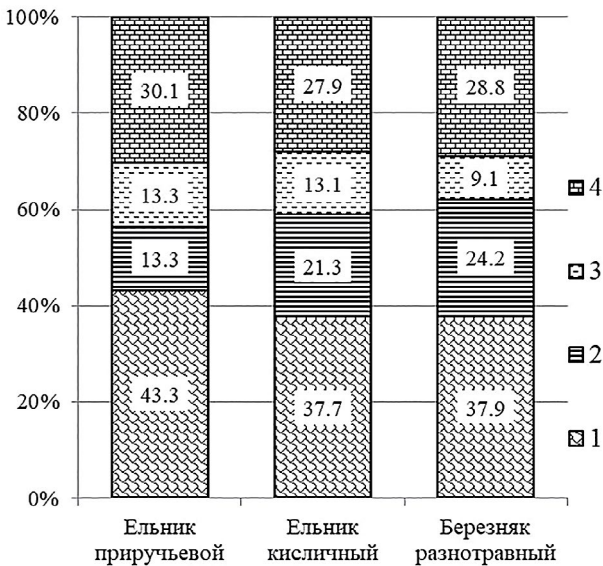


Рис. 1. Соотношение ведущих семейств ксилотрофных агарикоидных грибов в исследуемых биогеоценозах за все время наблюдений (в процентах от общего числа видов грибов-ксилотрофов за 1975–2012 гг. для каждого из ценозов): 1 – *Tricholomataceae*; 2 – *Strophariaceae*; 3 – *Pluteaceae*; 4 – остальные семейства.

из биогеоценозов выявлялись новые виды грибов, то есть происходило увеличение их общего выявленного разнообразия, что подчеркивает несоответствие наблюдаемого и скрытого разнообразия (рис. 2).

Под скрытым разнообразием понимается, что, в зависимости от различных факторов, грибы периодически формируют свои базидиомы, поэтому некоторые виды грибов не встречаются на учетной площади, хотя мицелий, вероятно, существует и при благоприятных условиях вновь формирует плодовые тела (Novozhilov et al., 2016). Например, в 2010 г. в ельнике приручьевом базидиомы формировали всего лишь 12 видов грибов-ксилотрофов, а в целом к этому году в нем было обнаружено 54 вида. Кривая накопления выявляемого разнообразия грибов линейная, сохраняет восходящий тренд, что свидетельствует о необходимости продолжения наблюдений

для наиболее полного выявления структуры биоты агарикоидных грибов данных ценозов.

В ельнике приручьевом по годам наблюдений наименьшее число ксилотрофов зафиксировано в 2010 г. (12 видов), а наибольшее – в 1976 г. (31 вид). В ельнике кисличном наименьшее число ксилотрофов зафиксировано в 2010 г. (семь видов), а наибольшее – в 1976 г. (31 вид). В березняке разнотравном по сезонам наблюдений меньше всего ксилотрофов отмечено в 1994 и 1995 гг. (16 видов), а больше всего – в 2012 г. (30 видов).

Во всех биогеоценозах за девять лет наблюдений большинство видов (70.0–75.4%) обнаруживалось от двух до девяти раз с разными интервалами, что подтверждает гипотезу о наличии мицелиального континуума во времени. Некоторые виды грибов (2–3%) были постоянными, встречались ежегодно. В основном это были виды рода *Mycena*. Часть видов (24.6–30.0%) выявлена только один раз в какой-либо сезон (рис. 3).

В ельнике приручьевом за три периода исследований 42 вида (70%) встречались от двух до девяти раз, из них два вида (3.3%) – *Mycena galericulata* и *Pluteus atricapillus* – встречались каждый сезон наблюдений. А 18 видов (27.4%) ксилотрофов были выявлены только однократно, в какой-либо один год наблюдений. В ельнике кисличном за девять лет наблюдений 46 видов ксилотрофных агарикомицетов (75.4%) встречались от двух до девяти раз, в том числе один вид (1.6%) – *Mycena sanguinolenta* – встречался ежегодно. А 15 видов (24.6%) обнаруживали однократно. В березняке разнотравном ежегодно встречалось два вида грибов – *Mycena haematopus* и *M. sanguinolenta*.

По периодам наблюдений в каждом из биогеоценозов происходило изменение видового состава грибов. Наименьшие коэффициенты Жаккара для грибов-ксилотрофов во времени были отмечены для березняка разнотравного ($J_{I-II} = 38$, $J_{II-III} = 40$, $J_{I-III} = 36$), что, вероятно, связано с сукцессионными процессами, происходящими в березняке разнотравном, а также с деструкцией древесины, изменением ее физико-химических свойств, колебанием влажности субстрата и температуры. В ельнике приручьевом коэффициенты общности Жаккара по периодам варьировали от

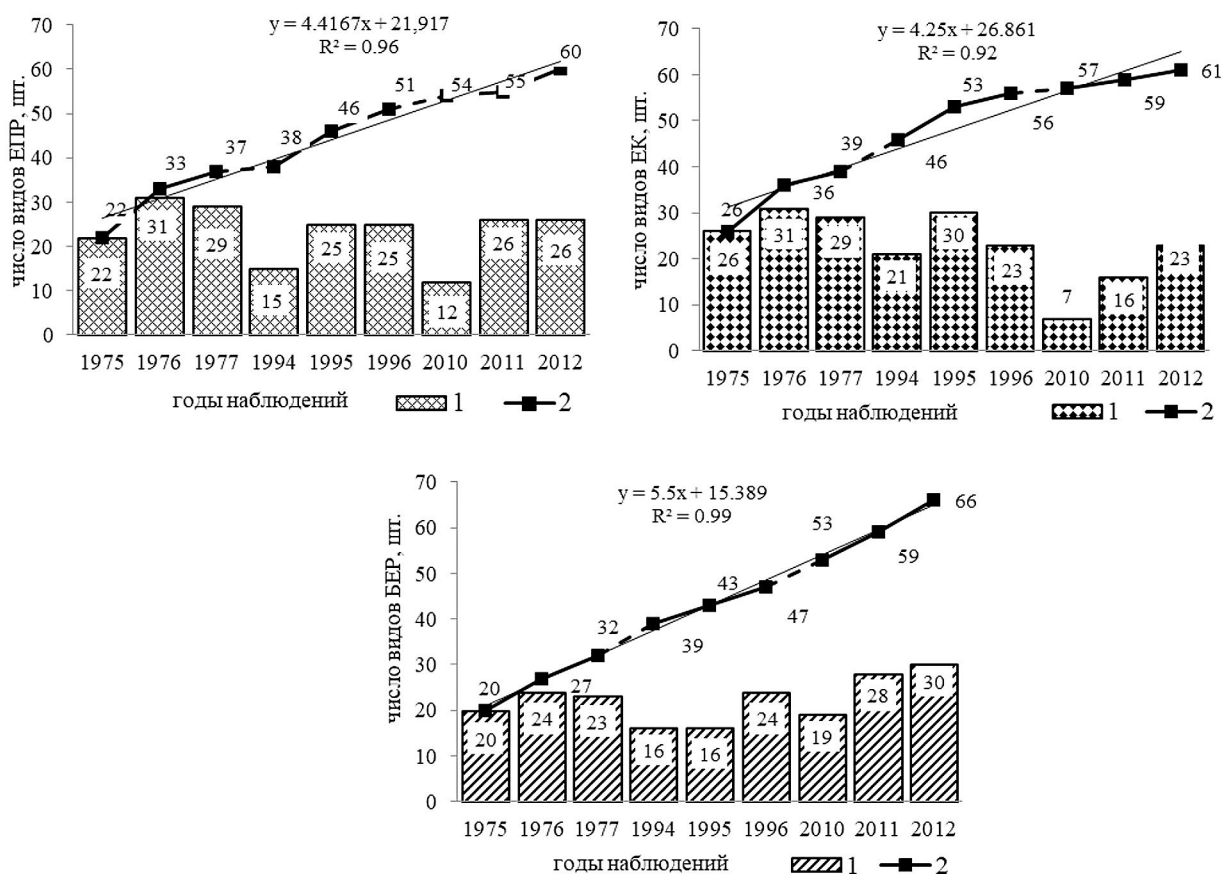


Рис. 2. Изменение видового разнообразия ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов в исследуемых биоеоценозах по годам наблюдений: 1 – число видов за год наблюдений; 2 – накопление общего выявленного разнообразия; ЕПР – ельничек приручейевой; ЕК – ельничек кисличный; БЕР – березняк разнотравный.

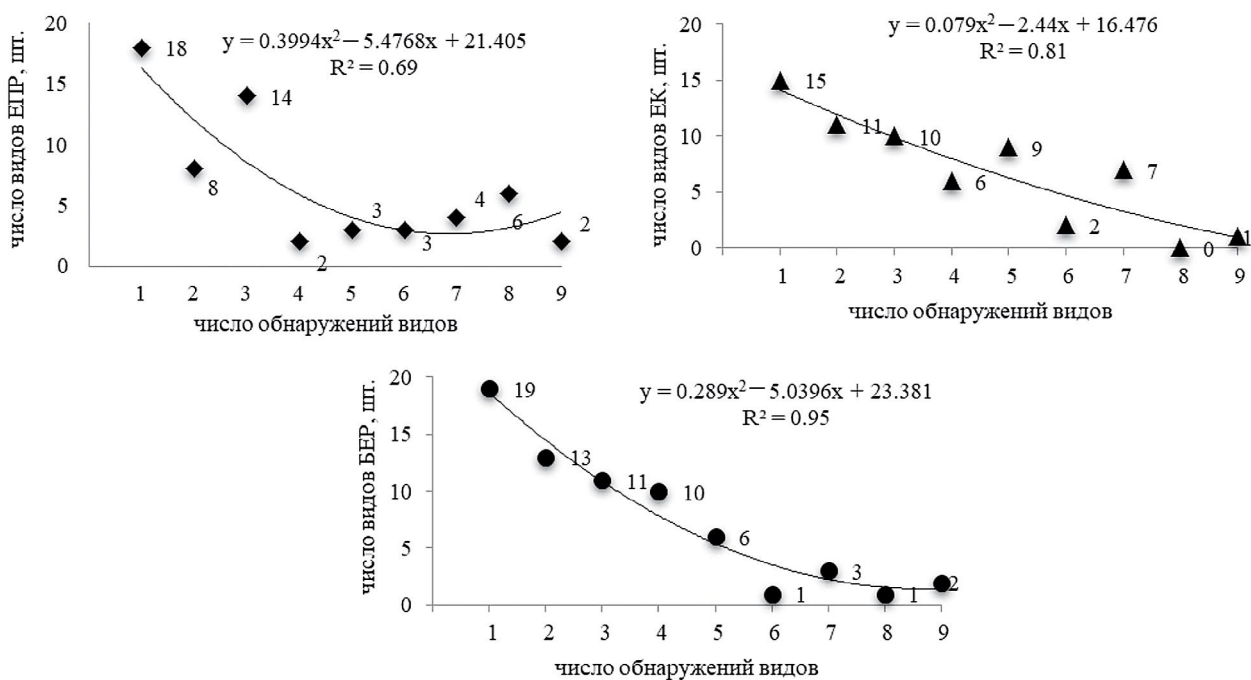


Рис. 3. Частота выявления видов ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов в исследуемых биоеоценозах: ЕПР – ельничек приручейевой; ЕК – ельничек кисличный; БЕР – березняк разнотравный.

43 до 45 ($J_{I-II} = 45$, $J_{II-III} = 43$, $J_{I-III} = 43$), а в ельнике кисличном от 37 до 50 ($J_{I-II} = 50$, $J_{II-III} = 43$, $J_{I-III} = 37$). Наибольшее сходство видового состава между биогеоценозами (по периодам), отмечено для еловых лесов ($J = 44-52$), так как видовой состав древесных пород данных ценозов наиболее близок. За все время наблюдений максимальные коэффициенты Жаккара (между ценозами) зафиксированы для березняка разнотравного и ельника кисличного ($J = 56$), т.е. сходство ксилотрофов между березняком разнотравным и ельником кисличным выше, чем между ельниками. Следовательно, по мере увеличения скрытого видового разнообразия число общих видов грибов-ксилотрофов между ельником кисличным и березняком разнотравным увеличивается, что, вероятно, связано с сукцессионными процессами, происходящими в березняке разнотравном.

Большое значение при изучении грибов имеют данные по их “урожаю”, которые позволяют судить об объеме вторичной продукции биогеоценоза. По сезонам наблюдений по данным метеостанции г. Добрянка погодные условия отличались от средних многолетних данных повышенным фоном температур воздуха (относительно нормы) и довольно значительными колебаниями количества осадков. Самыми неблагоприятными для развития грибов следует считать засушливые 1975 г. (среднемесячная температура воздуха ниже на $0.56-0.65^\circ\text{C}$, а количество осадков за июль–август ниже нормы на 26–31 мм) и 2010 г. (среднемесячная температура воздуха в июле–августе выше нормы на $2.0-3.2^\circ\text{C}$, а количество осадков в июле ниже нормы на 64 мм, в августе все их количество выпало в конце третьей декады), а также 1994 г., отличающийся большим количеством осадков и пониженными температурами воздуха в июле – августе (среднемесячная температура

воздуха ниже на $1.0-2.6^\circ\text{C}$, а количество осадков за июль–август выше нормы на 27–83 мм).

“Урожайность” ксилотрофных агарикоидных грибов исследуемых ценозов по периодам варьируется. Наибольшее число и биомасса базидиом за три периода наблюдений отмечена для березняка разнотравного, что обусловлено обилием базидиом распространенных видов грибов-ксилотрофов. По годам наблюдений (за август) максимальные “урожаи” грибов по числу базидиом в ельнике приручьевом отмечены в 1977 г., в остальных исследуемых биогеоценозах – в 1996 г., а по биомассе базидиом для ельника приручьевого в 1976, 1977, 1995 гг., а в ельнике кисличном и березняке разнотравном – в 1996 г. (рис. 4).

Таким образом, по сезонам наблюдений в исследуемых биогеоценозах число и биомасса базидиом ксилотрофных агарикоидных грибов значительно варьируются.

Значения индексов Шеннона по числу и биомассе базидиом (за август) по периодам и за все периоды наблюдений варьировались (табл. 3).

Для биоты ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов как по числу, так и по биомассе базидиом за все периоды наблюдений более благоприятным являлся ельник кисличный, т.к. биота ксилотрофов ельника кисличного была более разнообразна и ее составляющие наиболее выровнены ($H = 1.23; 1.20$). Следовательно, в ельнике кисличном большинство отмеченных нами базидиом ксилотрофов относилось к разным видам грибов, а в ельнике приручьевом и березняке разнотравном – лишь к некоторым видам.

На плодоношение агарикоидных базидиомицетов могут оказывать влияние различные факторы. Но чаще всего колебания обилия и разнообразия объясняют погодными условиями (Burova, 1971, 1986; Vasilyeva, 1973; Kalamees, 1975; Gorlenko,

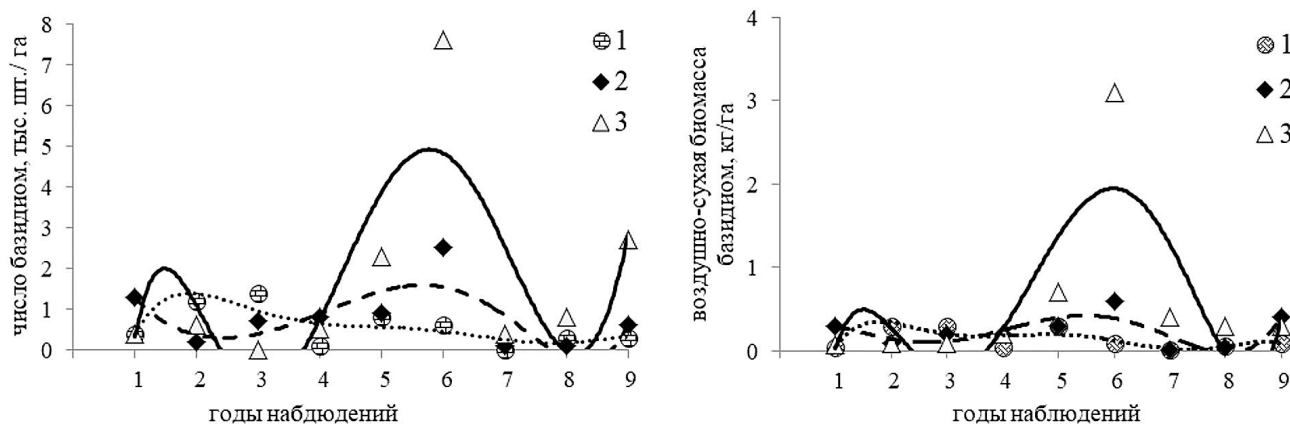


Рис. 4. Динамика числа и биомассы базидиом ксилотрофных агарикоидных базидиомицетов в исследуемых ценозах по годам наблюдений: 1 – ельник приручьевой (...), 2 – ельник кисличный (---), 3 – березняк разнотравный (—).

Таблица 3. Индексы Шеннона по числу и биомассе базидиом ксилотрофных грибов в исследуемых биогеоценозах

Периоды	Годы наблюдений	Значения индексов Шеннона (H) по числу базидиом			Значения индексов Шеннона (H) по биомассе базидиом		
		ЕПР	ЕК	БЕР	ЕПР	ЕК	БЕР
I	1975–1977	0.82	0.75	0.86	0.98	0.92	0.85
II	1994–1996	1.01	1.11	0.76	0.97	1.08	0.71
III	2010–2012	0.74	0.91	0.95	0.70	0.56	0.88
За все периоды		1.13	1.23	0.97	1.18	1.20	0.86

Примечание. ЕПР – ельник приручевой; ЕК – ельник кисличный; БЕР – березняк разнотравный.

1989; Perevedentseva, 1999; Straatsma, Ayer et al., 2001; Straatsma, Krisai-Greilhuber, 2003; De la Varga et al., 2013; Pešková et al., 2013; Ivanov, 2016; Tahvanainen et al., 2016). В связи с этим нами проведена статистическая обработка полученных результатов с помощью корреляционного анализа. Корреляционный анализ проводился с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s). Значение коэффициента корреляции r_s от 0.30 до 0.70 при $p < 0.05$ соответствовало средней корреляции между признаками. При значении $r_s \geq 0.70$ ($p < 0.05$) отмечалась сильная положительная и статистически значимая корреляция. Отрицательное значение r_s соответствует обратной корреляции (Trukhacheva, 2013).

В результате анализа данных по годам наблюдений установлено, что увеличение среднемесячной температуры воздуха в августе в ельнике кисличном отрицательно сказывается на числе базидиом ксилотрофов (коэффициент корреляции Спирмена: $r_s = -0.70$) (рис. 5).

Влияние метеорологических показателей на биоту ксилотрофных агарикоидных грибов по декадам наблюдений не выявлено.

Таким образом, в исследуемых биогеоценозах отмечена всего лишь одна статистически значимая отрицательная корреляция по годам наблюдений, а по декадам исследований их не было выявлено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате мониторинга в исследуемых типах леса за три периода наблюдений выявлено от 60 (ельник приручевой) до 66 (березняк разнотравный) видов ксилотрофных агарикоидных грибов. По периодам их число варьируется. В производном типе леса (березняк разнотравный) к третьему периоду наблюдений происходит увеличение числа видов ксилотрофов от 32 (I период) до 47 видов (III период). В ельнике приручевом число видов грибов-ксилотрофов было относительно стабильным (36–37 видов). В ельнике кисличном число выявляемых видов к III периоду снижается с 39 (I период) до 31 вида (III период).

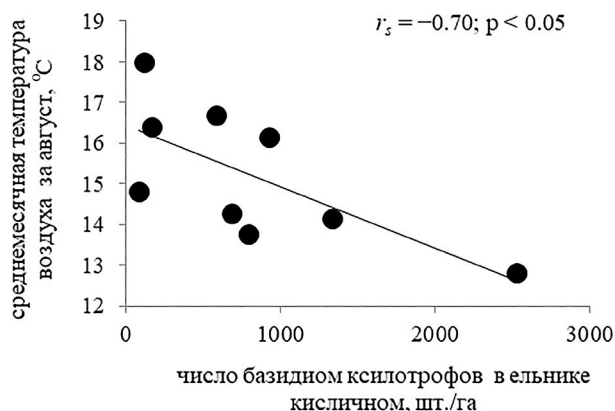


Рис. 5. Диаграмма рассеяния характеристик биоты ксилотрофных агарикомицетов и метеорологических показателей статистически значимых корреляций по годам наблюдений в исследуемых биогеоценозах.

Грибы-ксилотрофы входили, в основном, в состав семейств *Tricholomataceae*, *Strophariaceae* и *Pluteaceae*. Большинство видов (67–75%) обнаруживалось от двух до девяти раз, а 2–3% из них были постоянными, встречались ежегодно. В основном это были виды рода *Mycena*. Наименьшие коэффициенты сходства Жаккара для грибов-ксилотрофов во времени (по периодам наблюдений) были отмечены для березняка разнотравного ($J = 36–40$). В ельнике приручевом коэффициенты общности Жаккара по периодам варьировали от 43 до 45, а в ельнике кисличном от 37 до 50. Наибольшее сходство видового состава между ценозами (по периодам) отмечено для еловых лесов ($J = 44–52$), так как видовой состав древесных пород данных ценозов наиболее близок.

Продуктивность ксилотрофных агарикомицетов в исследуемых ценозах различается по годам наблюдений. Наибольшее число и биомасса базидиом за три периода наблюдений отмечена для березняка разнотравного, что обусловлено обилием базидиом распространенных видов грибов-ксилотрофов. Для биоты ксилотрофных агарикоидных грибов как по числу, так и по биомассе базидиом за все периоды наблюдений более благоприятным являлся ельник кисличный, т.к. биота ксилотрофов ельника кисличного

была более разнообразна и ее составляющие наиболее выровнены ($H = 1.23; 1.20$). В результате корреляционного анализа по годам наблюдений установлено снижение числа базидиом ксилотрофных агарикомитетов в ельнике кисличном при повышении среднемесячной температуры воздуха в августе ($r_s = -0.70$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Burova L.G. Ecology of macrofungi. Moscow, Nauka, 1986 (In Russ.).
- Burova L.G. The influence of grass and moss cover on the development and distribution of macrofungi in broad-leaved spruce forests of the Moscow region. II. Mikologiya i fitopatologiya. 1976. V. 10 (3) P. 81–85 (In Russ.).
- De la Varga H., Águeda B., Ágreña T. et al. Seasonal dynamics of *Boletus edulis* and *Lactarius deliciosus* extraradical mycelium in pine forests of central Spain. Mycorrhiza. 2013. V. 23 (5). P. 391–402. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0481-3>
- Gorlenko M.V. Macrofungi of the Zvenigorod biological station of Moscow State University. MSU, Moscow, 1989 (In Russ.).
- Greig-Smit P. Quantitative plant ecology. Mir, Moscow, 1967 (In Russ.).
- Illustrated keybook to plants of the Perm region. Book World, Perm, 2007 (In Russ.).
- Ivanov A.I. Fruiting of *Agaricomycetes* in natural communities of the Penza region in connection with cycles of solar activity and weather conditions. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50 (4). P. 219–229 (In Russ.).
- Kalamees K.A. Agaricoid fungi of Estonia (*Polyporales*, *Boletales*, *Russulales*, *Agaricales*). Systematics, ecology, distribution. Dr. Biol. Thesis. Tallinn, 1975 (In Russ.).
- Kovalenko A.E. Ecological survey of the fungi of the orders *Polyporales* s. str., *Boletales*, *Agaricales* s. str., *Russulales* in the mountain forests of the Central North-West Caucasus. Mikologiya i fitopatologiya. 1980. V. 14 (4). P. 300–314 (In Russ.).
- Leontyev D.V. Floristic analysis in mycology. PP Ranok-NT, Kharkov, 2008 (In Russ.).
- Megarran E. Ecological diversity and its measurement. Mir, Moscow, 1992 (In Russ.).
- Morozova O.V. Agaricoid basidiomycetes of the southern taiga subzone of the Leningrad region. Cand. Biol. Thesis. St. Petersburg, 2001 (In Russ.).
- Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (*Polyporales*, *Boletales*, *Agaricales*, *Russulales*). Kleine Kryptogamenflora. Bd. 2b/2. Fischer, Stuttgart, N.Y., 1983.
- Mycobank. Fungal Databases, Nomenclature and Species Banks. <https://www.mycobank.org>. Accessed 22.10.2023.
- Novozhilov YU.K., Malysheva V.F., Malysheva E.F. et al. Hidden diversity of fungi and fungus-like protists in nature ecosystems: problems and prospects. Biosphere. 2016. V. 8 (2). P. 202–215 (In Russ.).
- Perevedentseva L.G. Biota and ecology of agaricoid basidiomycetes of Perm Region. Dr. Biol. Thesis. Moscow, 1999 (In Russ.).
- Pešková V., Landa J., Modlinger R. Long term observation of mycorrhizal status and above-ground fungi fruiting body production in oak forest. Dendrobiology. 2013. V. 69. P. 99–110.
- Shmidt V.M. Mathematical methods in botany. Nauka, Leningrad, 1973 (In Russ.).
- Stolyarskaya M.V., Kovalenko A.E. Fungi of the Nizhnesvirsky reserve. I. 1. Macromycetes: annotated lists of species. SPb., 1996 (In Russ.).
- Straatsma G., Ayer F., Egli S. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. Mycol. Res. 2001. V. 105 (5). P. 515–523. <https://doi.org/10.1017/S0953756201004154>
- Straatsma G., Krisai-Greilhuber I. Assemblage structure, species richness, abundance, and distribution of fungal fruit bodies in a seven-year plot-based survey near Vienna. Mycol. Res. 2003. V. 107. (5). P. 632–640. <https://doi.org/10.1017/S09537562030007767>
- Sukachev V.N., Zonn E.V. Methodical instructions for studying of forest types. 2nd ed. Moscow, 1961 (In Russ.).
- Tahvanainen V., Miina J., Mikko K. et al. Modelling the yields of marketed mushrooms in *Picea abies* stands in eastern Finland. Forest Ecol. Managem. 2016. V. 362. P. 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.040>
- Trukhacheva N.V. Mathematical statistics in biomedical research using the Statistica package. Geotar-Media, Moscow, 2012 (In Russ.).
- Vasilyeva L.N. Agaricoid fungi of Primorsky Krai. Nauka, Leningrad, 1973 (In Russ.).
- Бурова Л.Г. (Burova) Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 224 с.
- Бурова Л.Г. (Burova) Влияние травяного и мохового покрова на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосквья. II // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10. № 3. С. 81–85.
- Васильева Л.Н. (Vasilyeva) Агариковые шляпочные грибы Приморского края. Л.: Наука, 1973. 330 с.
- Горленко М.В. (Gorlenko) Макромицеты Звенигородской биологической станции МГУ. М.: МГУ, 1989. 84 с.
- Грейг-Смит П. (Greig-Smit) Количественная экология растений. М.: Изд-во Мир, 1967. 359 с.
- Иванов А.И. (Ivanov) Плодоношение агарикомитетов (*Agaricomycetes*) в природных сообществах Пензенской области в связи с циклами солнечной активности и погодными условиями // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. №4. С. 219–229.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края (Illustrated) Пермь: Изд-во Книжный мир, 2007. 743 с.
- Каламез К.А. (Kalamees) Агариковые грибы Эстонии (*Polyporales*, *Boletales*, *Russulales*, *Agaricales*). Систематика, экология, распространение. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Таллин, 1975. 110 с.

- Коваленко А.Е. (Kovalenko) Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах Центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. № 4. С. 300–314.
- Леонтьев Д.В. (Leontyev) Флористический анализ в микологии. Харьков: ПП Ранок-НТ, 2008. 110 с.
- Морозова О.В. (Morozova) Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области. Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 250 с.
- Мэггарран Э. (Megarran) Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Новожилов Ю.К., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф. и др. (Novozhilov et al.) Скрытое разнообразие грибов и грибообразных протистов в природных экосистемах: проблемы и перспективы // Биосфера. 2016. Т. 8. № 2. С. 202–215.
- Переведенцева Л.Г. (Perevedentseva) Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1999. 48 с.
- Столярская М.В., Коваленко А.Е. (Stolyarskaya, Kovalenko) Грибы Нижнесвицкого заповедника. Вып. 1. Макромицеты: аннотированные списки видов. СПб.: НГПЗ, 1996. 59 с.
- Сукачев В.Н., Зонн Е.В. (Sukachev, Zonn) Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Трухачева Н.В. (Trukhacheva) Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета Statistica. М.: Гэотар-Медиа, 2012. 384 с.
- Шмидт В.М. (Shmidt) Математические методы в ботанике. Л.: Наука, 1973. 263 с.

Xylotrophic Agaricomycetes Monitoring in Some Types of Spruce and Birch Forests (Subzone of the Southern Taiga, Perm Territory, Russia)

A. S. Shishigin^{a,#}, L. G. Perevedentseva^{b,##}, and V. S. Botalov^{b,###}

^a Perm State Humanitarian Pedagogical University, Perm, Russia

^b Perm State University, Perm, Russia

[#]e-mail: shishigin1992@mail.ru

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

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

We have summarized the results of xylotrophic agaricoid basidiomycetes long-term monitoring in some types of indigenous and derived forests in the southern taiga subzone of Perm Krai. We carried out the research by a stationary method on the test 50×20 m areas, one in each type of forest: spruce forest at the brook, sorrel spruce forest and birch forest. We did the work in three periods: I – 1975–1977, II – 1994–1996, III – 2010–2012. The collection of material was carried out annually: in August 3 times with an interval of 10 days (the species composition, number and air-dry biomass of basidiomes were taken into account), and in September once (only the species composition of fungi was taken into account). To date, we have established that the number of xylotrophic agaricoid fungi in the studied forest types varies from 60 (sorrel spruce forest) to 66 (birch forest). Most of the identified species belong to the *Tricholomataceae* family (37.7–43.3% of the total number of xylotrophic fungi species in each of the biogeocoenoses). There was an annual accumulation of detectable fungal species, with the largest number of species (67–75%) detected from 2 to 9 times, and 2–3% of them were permanent, occurring annually. There was relative stability of the species composition of higher vascular plants (Jaccard generality coefficient: $J = 56–88$) over time and more significant changes in the species composition of xylotrophic fungi ($J = 36–50$). The spruce forests had the most similarity of fungi species composition between the cenoses by periods ($J = 44–52$), and for the entire observation period, the sorrel spruce forest and birch forest had the maximum Jaccard index between cenoses ($J = 56$). The yield of xylotrophic agaricoid fungi in the studied cenoses varies by years of observation. The birch forest had the largest number and biomass of basidiomata for all the three periods of the research. A decrease in the number of basidiomes of xylotrophic fungi in the sorrel spruce forest was established with an increase in the average monthly air temperature in August (Spearman correlation coefficient: $r_s = -0.70$). The sorrel spruce forest was the most favorable for the biota of xylotrophic agaricoid basidiomycetes, both in number (Shannon index: $H = 1.23$) and in biomass ($H = 1.20$), during all the research, since the biota of xylotrophes of the specified cenosis was more diverse and its components were most aligned.

Keywords: birch forest, ecology of fungi, sorrel spruce forest, spruce forest at the brook, xylotrophic agaricoid basidiomycetes

ВЛИЯНИЕ МЕТОДОВ ХРАНЕНИЯ НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ И СКОРОСТЬ РОСТА МАКРОМИЦЕТОВ

© 2024 г. Н. С. Комиссаров^{1,*}, М. Ю. Дьяков^{1,**}, Л. В. Гарибова^{1,***}

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119234 Москва, Россия

*e-mail: macoloams@gmail.com

**e-mail: max_fungi@mail.ru

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

Поступила в редакцию 15.02.2024 г.

После доработки 12.03.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Работа посвящена сравнительному анализу методов хранения чистых культур макромицетов. В исследовании использовали 20 видов макромицетов из различных таксономических и эколого-трофических групп. Хранение осуществляли пятью методами: серийными пересевами, под слоем дистиллированной воды и тремя вариантами криохранения: протокол с использованием блоков агаризованной среды, “перлитовый протокол” и “зерновой протокол”. Для отобранных способов хранения в замороженном состоянии применяли различные криопротекторные соединения (глицерин, трегалоза). В качестве критерия состояния культур использовали радиальную скорость роста. Контролем были выбраны значения радиальной скорости роста, полученные сразу после выделения чистой культуры. Показано, что наиболее благоприятными для сохранения физиологической активности культур являются метод хранения под слоем дистиллированной воды, “перлитовый” и “зерновой” протоколы криохранения.

Ключевые слова: биотехнология, грибоводство, криохранение, физиологическая активность.

DOI: 10.31857/S0026364824040051, **EDN:** uwwnch

ВВЕДЕНИЕ

Многие виды макромицетов представляют значительный интерес для пищевой и биотехнологической промышленности, поскольку обладают чрезвычайно разнообразным биохимическим профилем и высокой пищевой ценностью. Плодовые тела макромицетов являются богатым источником питательных веществ и незаменимых аминокислот (Ahlawat et al., 2016; Vetter, 2019). При этом содержание витаминов и ряда микроэлементов в плодовых телах не уступает свежим овощам, сыру и яйцам (Mattila et al., 2001; Furlani, Godoy, 2008). Макромицеты также являются продуцентами различных активных соединений, обладающих высоким фармацевтическим и терапевтическим потенциалом. Так, ряд соединений *Ganoderma lucidum* обладает цитотоксическим эффектом по отношению к раковым клеткам, в том числе по отношению к саркоме 180 (Liu et al., 2002; Li et al., 2005; Xia et al., 2020). Герицерон, еринакол и еринацин из *Hericium erinaceus* обладают противовоспалительным, иммуномодулирующим и антиоксидантным действием (Wang et al., 2005; Liu et al., 2015; Li et al., 2018). Плодовые тела *Pleurotus ostreatus* содержат спектр соединений, обладающих высокой цитотоксичностью по отношению

к раковым клеткам (Patel et al., 2012; Deepalakshmi, Sankaran, 2014).

Для успешного промышленного применения макромицетов необходимо наличие коллекций чистых культур, играющих важную роль в сохранении жизнеспособности, микробиологической чистоты и генетической стабильности штаммов, а также в сохранении генофонда редких и исчезающих видов (Hawksworth, 1985; Mayorova et al., 2023). На сегодняшний день в коллекциях чистых культур с той или иной степенью успешности применяется широкий спектр методов хранения, включающий в себя группу протоколов хранения на агаризованных средах и в замороженном состоянии. Используемые методы изначально были разработаны для видов микромицетов, активно образующих различные анаморфные спороношения, которые обладают высокой устойчивостью к неблагоприятным условиям среды (Castellani, 1963; Hwang, 1960). В связи с тем, что у большинства макромицетов в культуре не формируются структуры бесполого спороношения (Bukhalo, 1988), использование стандартных протоколов часто бывает не оптимальным и в значительной степени ограничивает спектр видов, которые могут успешно переживать хранение

(Homolka et al., 2001). Ввиду высокого промышленного потенциала съедобных макромицетов, необходимым представляется изучение влияния хранения различными методами на сохранение жизнеспособности чистых культур для стабильного использования на биотехнологических производствах, а также разработка новых и модернизация известных протоколов хранения (Field et al., 1993; Reid, Paice, 1994; Sánchez, 2009; Albu et al., 2020).

Целью представленной работы является сравнительное изучение влияния различных методов хранения на жизнеспособность, морфолого-культуральные и физиологические характеристики штаммов макромицетов из разных таксономических и эколого-трофических групп.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Штаммы макромицетов. Основная часть коллекции штаммов макромицетов, используемых в работе, была получена из плодовых тел, собранных в природных экосистемах. Экспедиционная работа проводилась в Уссурийском государственном природном заповеднике ДВО РАН и Кавказском государственном природном биосферном заповеднике им. Х.Г. Шапошникова. Также изоляция чистых культур осуществлялась в Москве и на территории Звенигородской биологической станции МГУ им. С.Н. Скадовского. В состав коллекции также были включены производственные штаммы видов *Agaricus bisporus* (ООО “Сантана”), *Cordyceps militaris* (ООО “Агробиотехнология”) и *Pleurotus nebrodensis* (и.п. М. Прохоров).

Полученные культуры были заложены на хранение в коллекцию кафедры микологии и альгологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (табл. 1), зарегистрированной в электронной базе данных World Data Centre for Microorganisms. Ваучерные гербарные образцы соответствующих плодовых тел переданы на хранение в гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

Выделение изолятов проводили сразу после сбора плодовых тел в полевых условиях тканевым способом, помещая фрагменты трамы на следующие агаризованные среды: модифицированный сусло-агар (4 градуса по Баллингу) (Pidoplichko, 1953) и среда № 337 по стандарту American Type Culture Collection (АТСС) (картофель 300 г, глюкоза 20 г, дрожжевой автолизат 5 г, агар 15 г, дистиллированная вода 1000 мл) с добавлением антибиотиков цефалоспоринового ряда III поколения (цефтриаксон или цефотаксим) из расчета 0.75 мг/мл питательной среды.

Видовую идентификацию осуществляли по морфологии плодовых тел. Для части штаммов были

получены ДНК-штрихкоды по участку ITS, который сегодня признан универсальным генетическим маркером для грибов (Schoch et al., 2012; Lücking et al., 2020). ДНК из фрагментов мицелия выделяли при помощи СТАВ-буфера. Для идентификации штаммов амплифицировали участок ITS с праймерами ITS1F и ITS4 (White et al., 1990). ПЦР проводили в амплификаторе Bio-Rad T100 (США), в качестве реакционной смеси использовали смесь для ПЦР ScreenMix (Евроген, Москва). Амплификант визуализировали в 1%-м агарозном геле, для очистки ПЦР продукта использовали набор Cleanup Standard (Евроген, Москва). Секвенирование ДНК проводила компания “Евроген” с использованием праймеров ITS1F и ITS4 на секвенаторе Applied Biosystems 3730xl (Applied Biosystems, США). Для подтверждения видовой принадлежности, был проведен поиск сходных нуклеотидных последовательностей через алгоритм BLAST. Вновь полученные последовательности были депонированы в GenBank (табл. 1).

В работу включены штаммы видов, относящихся к разным таксономическим и эколого-трофическим группам, многие из которых нашли широкое применение как в пищевой, так и фармацевтической промышленности. Также в список вошли и малоизученные виды макромицетов, предположительно обладающие высоким биотехнологическим потенциалом.

Из 20 отобранных штаммов, 18 принадлежат видам из порядков *Agaricales*, *Auriculariales*, *Phallales*, *Polyporales* и *Russulales*, включенных в класс *Agaricomycetes* отдела *Basidiomycota*. Оставшиеся два штамма — *Cordyceps militaris* MR67 и *Sarcosoma globosum* MR61 — относятся соответственно к порядку *Hypocreales* класса *Sordariomycetes* и порядку *Pezizales* класса *Pezizomycetes* из отдела *Ascomycota* (табл. 1).

Принадлежность к эколого-трофическим группам устанавливалась по классификации А.Е. Коваленко (Kovalenko, 1980).

Методы хранения чистых культур. Для оценки влияния различных методов хранения чистых культур на жизнеспособность макромицетов, отобранные штаммы рабочей коллекции были помещены на хранение следующими способами:

- 1) хранение методом серийных пересевов (субкультивирование);
- 2) хранение под слоем дистиллированной воды;
- 3) хранение в замороженном состоянии (криохранение):
 - на агаровых блоках (Hwang, 1960);
 - по “перлитовому протоколу” (Homolka et al., 2001);
 - по “зерновому протоколу” (Colauto et al., 2011).

Таблица 1. Рабочая коллекция штаммов чистых культур макромицетов

Вид	Штамм	Порядок	Трофическая группа	Субстрат	№ в Генбанке
<i>Agaricus bisporus</i> (J.E. Lange) Imbach	PR58	<i>Agaricales</i>	Hu	коммерческий мицелий	—
<i>Auricularia auricula-judae</i> (Bull.) Quél.	MR16	<i>Auriculariales</i>	Le	валеж <i>Populus tremula</i>	—
<i>A. nigricans</i> (Sw.) Birkebak, Looney et Sánchez-García	FE25	<i>Auriculariales</i>	Le	валеж лиственной породы	—
<i>Cordyceps militaris</i> (L.) Fr.	MR67	<i>Hypocreales</i>	Pin	личинка мухи	—
<i>Fistulina hepatica</i> (Schaeff.) With.	RA04	<i>Agaricales</i>	Par	ствол живого <i>Quercus</i> sp.	—
<i>Flammulina rossica</i> Redhead et R.H. Petersen	MR55*	<i>Agaricales</i>	Le	валеж <i>Betula</i> sp.	PP916615
<i>Ganoderma lucidum</i> (Curtis) P. Karst.	MR40*	<i>Polyporales</i>	Le	пень <i>Betula</i> sp.	PP916612
<i>Hericium coralloides</i> (Scop.) Pers.	MR57*	<i>Russulales</i>	Le	валеж лиственной породы	PP916611
<i>H. erinaceus</i> (Bull.) Pers.	FE53*	<i>Russulales</i>	Le	валеж лиственной породы	PP916613
<i>H. flagellum</i> (Scop.) Pers.	RA09	<i>Russulales</i>	Le	валеж лиственной породы	—
<i>Lentinula edodes</i> (Berk.) Pegler	FE20	<i>Agaricales</i>	Le	валеж <i>Quercus mongolica</i>	—
<i>Lycoperdon pyriforme</i> Schaeff.	RA03	<i>Agaricales</i>	Le	валеж лиственной породы	—
<i>Mycetinis alliaceus</i> (Jacq.) Earle ex A.W. Wilson et Desjardin	RA01	<i>Agaricales</i>	Hu	почва	—
<i>Mycoleptodonoides vassiljevae</i> Nikol.	FE34*	<i>Polyporales</i>	Le	валеж лиственной породы	PP916616
<i>Phallus impudicus</i> L.	RA02	<i>Phallales</i>	Hu	почва	—
<i>Pleurotus citrinopileatus</i> Singer	FE27*	<i>Agaricales</i>	Le	валеж <i>Ulmus</i> sp.	PP916614
<i>P. nebrodensis</i> (Inzenga) Quél.	PR62	<i>Agaricales</i>	Le	коммерческий штамм	—
<i>P. ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm.	MR1*	<i>Agaricales</i>	Le	валеж <i>Populus tremula</i>	PP813756
<i>Sarcosoma globosum</i> (Schmidel) Casp.	MR61	<i>Pezizales</i>	Hu	почва	—
<i>Sparassis latifolia</i> Y.C. Dai et Zheng Wang	FE30*	<i>Polyporales</i>	Par	ствол живого <i>Pinus koraiensis</i>	PP920511

Примечание. MR — Московская обл.; FE — Уссурийский край; PR — промышленный штамм; RA — Республика Адыгея; Hu — гумусовый сапротроф; Le — сапротроф на древесине; Par — паразит на деревьях и кустарниках; Pin — паразит на насекомых. *Видовая принадлежность подтверждена молекулярно-генетическими методами.

Были выбраны как классические методы, широко применяемые в отечественных и зарубежных коллекциях штаммов (субкультивирование, хранение под слоем дистиллированной воды и криохранение агаровых блоков), так и экспериментальные протоколы — “перлитовый протокол” и “зерновой протокол”. Для всех способов период хранения составил шесть месяцев. Замораживание культур осуществляли с использованием следующих криопротекторов: 10%-й р-р

глицерина, 10%-й р-р трегалозы и комбинация 10%-х р-ров глицерина и трегалозы в соотношении 1 : 1. Все опыты проводили в пятикратной повторности. Подробное описание используемых методов хранения чистых культур было рассмотрено ранее (Komissarov et al., 2023).

Хранение методом серийных пересевов. Осуществляли с использованием питательной среды № 337. Пробирки со скошенной агаризованной средой инокулировали культурой исследуемых штаммов и инкубировали

в термостате при температуре 25 °С. После застарения поверхности среды мицелием, пробирки переносили в холодильную камеру (5 °С). Для культур, хранившихся на агаризованных средах в пробирках со скошенной средой, проводили серийные пересевы каждые два месяца.

Хранение под слоем дистиллированной воды. Блоки агаризованной среды № 337 с развившимся на ней мицелием исследуемого штамма помещали в стерильные полипропиленовые пробирки объемом 2 мл и покрывали стерильной дистиллированной водой. Хранение пробирок проводили в холодильных камерах (5 °С). После периода хранения проводили посев блоков с мицелием на среду № 337.

Криохранение. Криохранение штаммов проводили в морозильных камерах при –80 °С. Заморозку осуществляли при помощи контейнера для контролируемой заморозки Nalgene Mr. Frosty Cryo (производства Thermo Scientific), обеспечивающего плавное понижение температуры со скоростью –1 °С/мин, принятой как оптимальной для сохранения жизнеспособности (Houseknecht et al., 2012; Eichlerová, Homolka, 2014). Криопробирки помещали в указанный контейнер и переносили в морозильную камеру. По окончании периода хранения проводили посев на агаризованные среды и изучение радиальной скорости роста. Для изъятия с хранения, культуры размораживали путем погружения криопробирок в воду комнатной температуры. После размораживания, криопробирки вытирали бумажными полотенцами для удаления лишней влаги, края резьбы обрабатывали ватным тампоном, смоченным спиртом.

Протокол с использованием агаровых блоков. Для помещения на криохранение была выбрана модификация данного протокола, включающая в себя вырезание блоков агаризованной среды с развившимся мицелием изучаемого штамма, помещение их в стерильные криопробирки и внесение раствора криопротектора. После инкубации при комнатной температуре в течение 1 ч, что необходимо для проникновения криопротектора в клеточные покровы, проводили замораживание образцов (Hwang, 1968).

“Перлитовый протокол”. Данный протокол подразумевает применение в качестве субстрата-носителя вспененного перлита, покрытого слоем жидкой питательной среды с добавлением криопротекторных соединений, которые затем инокулируют исследуемым штаммом и инкубируют в течение 14 сут (Homolka et al., 2001). В работе использовали разработанную нами модификацию данного протокола, которая включает в себя проведение рыхления субстрата на седьмые сутки инкубации и внесение дополнительного объема жидкой питательной фракции, содержащей

криопротекторные соединения. Заморозку осуществляли на 14-е сутки инкубации.

“Зерновой протокол”. Подразумевает использование органического субстрата-носителя, зерен пшеницы (*Triticum aestivum*), подвергнутых отвариванию. Непосредственно замораживанию подвергается зерновой мицелий – обработанные зерна пшеницы с развившимся на них мицелием исследуемых штаммов, погруженные под слой раствора криопротектора (Colauto et al., 2011).

Морфолого-культуральные исследования. Изъятые с хранения штаммы сеяли на чашки Петри со средой № 337 с дальнейшей инкубацией при 25 °С. Для исследования влияния различных методов хранения на физиологические характеристики культур макромицетов чашки Петри инкубировали в термостатируемой камере (25 °С) в течение 14 суток. Для вычисления радиальной скорости роста каждые 24 ч проводили замеры диаметров колоний в двух взаимно перпендикулярных направлениях. Из полученных значений диаметров колоний вычитали значения диаметров за предыдущие сутки, проводили подсчет среднего арифметического значения за весь период наблюдения (Burnett, 1976). Все опыты были поставлены в пятикратной повторности. Дисперсионный анализ данных осуществляли по методу Тьюки (уровень вероятности $P = 0.95$) (Tukey, 1949).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хранение на агаризованных средах

В процессе хранения методом серийных пересевов все изученные штаммы сохранили свою жизнеспособность. Тем не менее, наблюдали снижение значений скорости роста культур по сравнению с значениями, полученными для второго пассажа культур до помещения на хранение (табл. 2). Уменьшение значений скорости роста варьировалось в пределах от –0.01 мм/сут до –0.63 мм/сут. Особенно характерно это было для штаммов видов *Agaricus bisporus* (с 2.82 мм/сут до 2.33 мм/сут), *Auricularia auricula-judae* (с 5.89 мм/сут до 5.26 мм/сут), *Ganoderma lucidum* (с 4.73 мм/сут до 4.24 мм/сут), *Mycetinis alliaceus* (с 3.32 мм/сут до 2.77 мм/сут).

Вместе с негативным влиянием на морфолого-культуральные характеристики и имеющей место опасности контаминации культур, хранение методом серийных пересевов характеризуется высокими трудозатратами и необходимостью наличия больших объемов свободного пространства для хранения носителей мицелия (пробирки со скошенной средой, чашки Петри и т.д.). В то же время данный

метод сравнительно дешев и не высокотехнологичен, позволяет сохранять в жизнеспособном состоянии штаммы, для которых не подходит хранение другими способами (Humber, 1997). На данный момент хранение методом серийных пересевов активно применяется в отечественных и зарубежных коллекциях чистых культур (Ozerskaya et al., 2006; Kovalenko, 2022; Psurtseva, Kiyashko, 2022).

Хранение под слоем дистиллированной воды

Как и в случае с предыдущим методом, все исследованные штаммы сохранили свою жизнеспособность при хранении под слоем дистиллированной воды (табл. 2). В то же время было отмечено уменьшение значений скоростей роста в спектре от -0.01 мм/сут до -0.61 мм/сут. Наибольшее снижение значений радиальной скорости роста было характерно для штаммов видов *Agaricus bisporus* (с 2.82 мм/сут до 2.21 мм/сут), *Lycoperdon pyriforme* (с 2.99 мм/сут до 2.42 мм/сут) и *Hericium flagellum* (с 2.78 мм/сут до 2.45 мм/сут). При этом для *Agaricus bisporus* негативное влияние хранения под слоем дистиллированной воды было более явным, чем в варианте опыта с серийными пересевами. За исключением штаммов *Lycoperdon pyriforme* и *Pleurotus citrinopileatus*, подобное не регистрировалось для изучаемых штаммов ксилосапротрофных видов. Возможно, это связано с чувствительностью отдельных штаммов к недостатку кислорода.

Тем не менее в ряде исследований была показана высокая эффективность хранения чистых культур представителей разных таксономических и эколого-трофических групп под слоем дистиллированной воды (Burdall, Dorworth, 1994; Croan et al., 1999; Richter et al., 2010; Castro-Rios, Bermeo-Escobar, 2021). На сегодняшний день хранение под слоем дистиллированной воды, наряду с методом серийных пересевов, широко применяется в различных учебных и научных коллекциях. Использование данного метода позволяет увеличить продолжительность хранения и избежать частых пересевов на новые носители, что позволяет в значительной степени снизить трудовые и временные затраты, а также вероятность контаминации культур (Ozerskaya et al., 2006; Psurtseva, Kiyashko, 2022).

Криохраниение. Протокол с использованием агаровых блоков

Для штаммов, помещенных на хранение по данному протоколу, было отмечено сильное снижение значений скорости роста в спектре от -0.02 мм/сут (для *Pleurotus ostreatus*) до -4.54 мм/сут (для *Auricularia auricula-judae*). Штаммы видов *Cordyceps militaris*, *Fistulina hepatica*, *Hericium flagellum*, *Phallus impudicus*, *Sparassis latifolia* утратили жизнеспособность (табл. 2, 3). Необходимо отметить,

что большинство исследуемых штаммов продемонстрировало сравнительно более сильное развитие стелющегося по поверхности субстрата мицелия, поисковых гиф, в то время как воздушный мицелий формировался слабо и колонии были менее плотными.

Наиболее эффективными криопротекторами были 10%-й р-р трегалозы и смесь 10%-х р-ров глицерина и трегалозы. Использование 10%-го р-ра глицерина в качестве криопротекторного соединения в данном протоколе позволило сохранить жизнеспособность почти всех штаммов, при этом наблюдали сильное снижение значений скорости роста (от -0.16 мм/сут до -2.82 мм/сут). 10%-й р-р трегалозы был оптимален для штаммов видов, относящихся к эколого-трофической группе гумусовых сапротрофов. Следует отметить, что данный криопротектор также был оптимален и для *Auricularia auricula-judae*, *Hericium coralloides*, *Lentinula edodes*, ксилотрофных макромицетов (табл. 3). Исключением был штамм *Pleurotus nebrodensis*. После хранения культуры *P. nebrodensis* демонстрировали слабое развитие воздушного мицелия при значительном увеличении значений радиальной скорости роста (от 0.66 мм/сут до 1.5 мм/сут). Возможно, это связано с тем, что выбранный нами штамм является промышленным и мог претерпеть ряд целенаправленных изменений, в том числе связанных с увеличением его устойчивости к хранению в замороженном состоянии.

Протокол с использованием агаровых блоков нашел широкое применение во многих отечественных и зарубежных учебных и научных коллекциях благодаря своей относительной простоте и универсальности. Тем не менее многие виды базидиальных макромицетов утрачивают жизнеспособность после хранения по данному протоколу (Ito, Nakagiri, 1996; Danell, Flygh, 2002; Crahay et al., 2013; Sato et al., 2019).

Криохраниение. “Перлитовый протокол”

Почти все изучаемые штаммы сохранили жизнеспособность после хранения по “перлитовому протоколу”. Тем не менее для большинства штаммов чистых культур наблюдали значительное снижение значений средней скорости роста колоний (от -0.01 мм/сут до -4.53 мм/сут) (табл. 2, 3). В то же время штамм *Ganoderma lucidum* показал обратную динамику — повышение значений скорости роста в вариантах хранения с использованием глицерина и смеси криопротекторов на 0.18 мм/сут и 0.51 мм/сут соответственно. Колонии развивались быстрее, демонстрируя более сильное развитие поисковых субстратных гиф при более слабом развитии воздушного мицелия. Более слабое развитие воздушного мицелия было также свойственно штаммам ксилотрофных

Таблица 2. Средняя радиальная скорость роста колоний исследуемых штаммов до и после периода хранения

Вид	Штамм	К	Δ средней радиальной скорости роста, мм/сут				
			СП	ДВ	АБ	ПП	ЗП
Гумусовые сапротрофы							
<i>Agaricus bisporus</i>	PR58	2.82 ± 0.09	−0.49	−0.61	−2.33	−1.65	0.4
<i>Marasmius alliaceus</i>	RA01	3.32 ± 0.09	−0.55	−0.04	−1.43	−0.94	−0.88
<i>Phallus impudicus</i>	RA02	2.34 ± 0.04	−0.05	−0.2	—*	—	—
<i>Sarcosoma globosum</i>	MR61	4.16 ± 0.09	−0.41	−0.25	−1.71	−0.81	−0.49
Ксилосапротрофы							
<i>Auricularia auricula-judae</i>	MR16	5.89 ± 0.15	−0.63	−0.1	−4.54	−3.88	−2.67
<i>A. nigricans</i>	FE25	5.56 ± 0.14	−0.46	−0.2	−1.33	−3.55	−1.54
<i>Flammulina rossica</i>	MR55	7.11 ± 0.21	−0.2	−0.02	−1.4	−0.28	−3
<i>Ganoderma lucidum</i>	MR40	4.73 ± 0.11	−0.49	−0.08	−1.38	0.51	−0.18
<i>Hericium coralloides</i>	MR57	6.12 ± 0.12	−0.21	−0.11	−2.77	−0.61	−1.57
<i>H. erinaceus</i>	FE53	5.41 ± 0.09	−0.28	−0.11	−2.33	−1.2	−0.7
<i>H. flagellum</i>	RA09	2.78 ± 0.05	−0.37	−0.33	—	−1.77	—
<i>Lentinula edodes</i>	FE20	4.54 ± 0.08	−0.09	−0.02	−1.29	−2.46	−1.73
<i>Lycoperdon pyriforme</i>	RA03	2.99 ± 0.06	−0.14	−0.58	−0.67	−0.51	−0.41
<i>Mycoleptodonoides vassiljevae</i>	FE34	7.02 ± 0.17	−0.09	−0.01	−0.78	−0.1	−1.9
<i>Pleurotus citrinopileatus</i>	FE27	6.92 ± 0.13	−0.03	−0.15	−0.9	−0.27	−0.55
<i>P. nebrodensis</i>	PR62	5.57 ± 0.1	−0.36	−0.19	1.5	—	0.46
<i>P. ostreatus</i>	MR1	7.07 ± 0.18	−0.26	−0.02	−0.02	−0.01	−0.01
Паразиты древесных растений							
<i>Fistulina hepatica</i>	RA04	0.19 ± 0.01	−0.01	−0.01	—	—	—
<i>Sparassis latifolia</i>	FE30	0.54 ± 0.01	−0.01	−0.01	—	—	—
Паразиты насекомых							
<i>Cordyceps militaris</i>	MR67	3.14 ± 0.06	−0.36	−0.09	—	−1.35	−1.85

Примечание. К – контроль (средняя скорость роста до периода хранения, мм/сут); СП – серийные пересевы; ДВ – дистиллированная вода; АБ – протокол с использованием агаровых блоков; ПП – “перлитовый протокол”; ЗП – “зерновой протокол”. *Отсутствие данных по причине гибели культуры в процессе хранения. Для протоколов криохранения приведены значения скорости роста в вариантах опыта с оптимальными криопротекторами.

видов *Hericium coralloides*, *Mycoleptodonoides vassiljevae*, *Pleurotus citrinopileatus*, *P. ostreatus*. При этом для штамма вида *Lycoperdon pyriforme*, находившегося на хранении с добавлением 10%-го р-ра трегалозы, отмечали, что колония становилась более плотной, с бóльшим развитием воздушного мицелия.

Наилучшие результаты показали штаммы видов, включенных в группу ксилосапротрофов, в то время как паразиты древесных пород не смогли сохранить свою жизнеспособность после периода криохранения (табл. 2, 3). Для гумусовых сапротрофов оптимальным криопротекторным соединением был показан

10%-й р-р трегалозы, в то время как для ксилотрофов наиболее подходящими были 10%-й р-р трегалозы и смесь р-ров глицерина и трегалозы (табл. 3).

“Перлитовый протокол” был представлен как замена стандартному протоколу с использованием агаровых блоков, которая позволяет расширить список видов, которые могут сохранять жизнеспособность в процессе криохранения. В ряде исследований была показана его высокая эффективность, что, вкупе со сравнительной простотой, позволяет применять “перлитовый протокол” в учебных и научных коллекциях (Homolka et al., 2001; Sato et al., 2019).

Таблица 3. Средняя радиальная скорость роста колоний исследуемых штаммов до и после периода криохранения в зависимости от используемых криопротекторных соединений

Вид	К	Δ средней радиальной скорости роста, мм/сут								
		Агаровые блоки			“Перлитовый протокол”			“Зерновой протокол”		
		Г	Т	Г + Т	Г	Е	Г + Т	Г	Т	Г + Т
Гумусовые сапротрофы										
<i>Agaricus bisporus</i>	2.82 ± 0.09	−2.53	−2.33	−2.5	−2.21	−1.65	−*	−1.61	0.4	−0.09
<i>Marasmius alliaceus</i>	3.32 ± 0.09	−1.58	−1.43	−1.57	−1.31	−0.94	−	−1.28	−0.88	−1
<i>Sarcosoma globosum</i>	4.16 ± 0.09	−1.73	−1.75	−1.71	−0.94	−0.81	−0.93	−0.89	−0.49	−0.68
Ксилосапротрофы										
<i>Auricularia auricula-judae</i>	5.89 ± 0.15	−	−4.54	−	−4.53	−3.88	−	−3.96	−2.08	−2.58
<i>A. nigricans</i>	5.56 ± 0.14	−1.45	−1.75	−1.33	−2.65	−0.78	−1.65	−2.04	−1.54	−1.71
<i>Flammulina rossica</i>	7.11 ± 0.21	−2.68	−2.6	−1.4	−0.43	−0.41	−0.28	−3.04	−3.44	−3
<i>Ganoderma lucidum</i>	4.73 ± 0.11	−0.16	−1.38	−1.81	0.18	−1.01	0.51	−0.18	−0.92	−1.02
<i>Hericium coralloides</i>	6.12 ± 0.12	−2.54	−2.41	−3.33	−0.61	−0.77	−	−0.91	−0.55	−0.79
<i>H. erinaceus</i>	5.41 ± 0.09	−2.33	−2.58	−3.32	−1.2	−2.47	−3.1	−2.48	−0.7	−1.1
<i>H. flagellum</i>	2.78 ± 0.05	−	−	−	−	−1.77	−	−	−	−
<i>Lentinula edodes</i>	4.54 ± 0.08	−2.01	−1.29	−1.37	−	−2.88	−2.46	−3.28	−1.73	−2.37
<i>Lycoperdon pyriforme</i>	2.99 ± 0.06	−1.05	−0.75	−0.67	−	−0.51	−	−1.1	−0.76	−0.41
<i>Mycoleptodonoides vassiljevae</i>	7.02 ± 0.17	−1.57	−1.19	−0.78	−0.53	−0.1	−0.62	−1.9	−2.06	−2.13
<i>Pleurotus citrinopileatus</i>	6.92 ± 0.13	−2.82	−1.59	−0.9	−1.47	−0.32	−0.27	−1.36	−1.86	−0.55
<i>P. nebrodensis</i>	5.57 ± 0.1	0.66	1.37	1.5	−3.05	−4.46	−	−0.05	−0.62	0.46
<i>P. ostreatus</i>	7.07 ± 0.18	−1.02	−2.5	−0.02	−0.16	0	−0.01	−0.02	−0.01	0
Паразиты насекомых										
<i>Cordyceps militaris</i>	3.14 ± 0.06	−	−	−	−2.01	−1.8	−1.35	−1.85	−2.01	−1.95

Примечание. К – контроль (средняя скорость роста до периода хранения, мм/сут); Г – 10%-й р-р глицерина; Т – 10%-й р-р трегалозы; Г + Т – смесь 10%-х р-ров глицерина и трегалозы. *Отсутствие данных по причине гибели культуры в процессе хранения.

Криохранение. “Зерновой протокол”

В сравнении с “перлитовым протоколом”, замораживание штаммов по “зерновому протоколу” позволило сохранить жизнеспособность почти всех отобранных штаммов. “Зерновой протокол” показал наибольшую эффективность по сравнению с другими протоколами криохранения, позволив сохранить значения исследуемых морфолого-культуральных характеристик наиболее близкими к контрольным (табл. 2, 3). Это может быть связано с тем, что используемые криопротекторные соединения и носитель (подвергнутое тепловой обработке зерно пшеницы) могут служить дополнительными источниками питания для мицелия штаммов.

Большинство гумусовых сапротрофов, помещенных на хранение по “зерновому протоколу”, показали наилучшие характеристики для варианта опыта с использованием 10%-го р-ра трегалозы (кроме штамма

Marasmius alliaceus, для которого оптимальной была смесь 10%-х р-ров криопротекторов). Для *Agaricus bisporus*, помещенного на хранение под слоем 10%-й трегалозы, было показано повышение скорости роста на 0.4 мм/сут. Вместе с этим ксилосапротрофные виды показывали наибольшие значения как в вариантах опыта с смесью криопротекторов, так и с 10%-м р-ром трегалозы (табл. 3, рис. 1). На рисунках 1 и 2 приведены данные для штаммов *Agaricus bisporus* PR58, *Auricularia auricula-judae* MR16, *Ganoderma lucidum* MR40, *Hericium erinaceus* FE53 как наиболее наглядно демонстрирующих зависимость радиальной скорости роста от методов хранения.

Высокая эффективность применения “зернового протокола” была показана в ряде работ по криохранению зернового мицелия штаммов базидиомицетов (Mata, Pérez-Merlo, 2003; Colauto et al., 2011; Linde et al., 2018; Bertéli et al., 2022). Вместе с относительной простотой, несмотря на необходимость подготовки

зернового мицелия, данный протокол представляет собой достойную замену протокола с использованием агаровых блоков.

После периода хранения вышеперечисленными методами для подавляющего большинства штаммов наблюдалось снижение значений скорости роста (табл. 2). Метод серийных пересевов и хранения под слоем дистиллированной воды позволили сохранить жизнеспособность всех изученных штаммов. При этом снижение значений радиальной скорости роста для штаммов, находившихся на хранении под слоем дистиллированной воды, было более слабым (табл. 2, 3). Группа методов криохранения, в отличие от вышеуказанных методов, не была оптимальной для штаммов *Fistulina hepatica* и *Sparassis latifolia*, паразитов древесных растений, и для штамма *Phallus impudicus*, гумусового сапротрофа, которые утратили жизнеспособность в процессе хранения. Уменьшение скорости роста было наиболее значительным для штаммов, хранившихся на “агаровых блоках” (рис. 1). Использование “перлитового” и “зернового” протоколов позволило

сохранить в жизнеспособном состоянии большинство включенных в работу штаммов, в отдельных случаях увеличив скорость их роста (табл. 2, 3).

В ходе исследования было обнаружено, что паразиты древесных растений наиболее чувствительны к негативным факторам замораживания, что выражалось в гибели культуры в процессе хранения. В то же время это было показано и для штамма RA02 вида *Ph. impudicus*. Это может быть связано как с видовыми особенностями, так и с использованием неоптимальных питательных сред. Отметим, что закономерностей между таксономической принадлежностью и способностью к сохранению жизнеспособности после периодов хранения отмечено не было.

Было показано, что штаммы видов гумусовых сапротрофов лучше сохраняют свою жизнеспособность и скорость роста при использовании 10%-го р-ра трегалозы в качестве криопротектора. Для ксилосапротрофных видов, в свою очередь, оптимальными

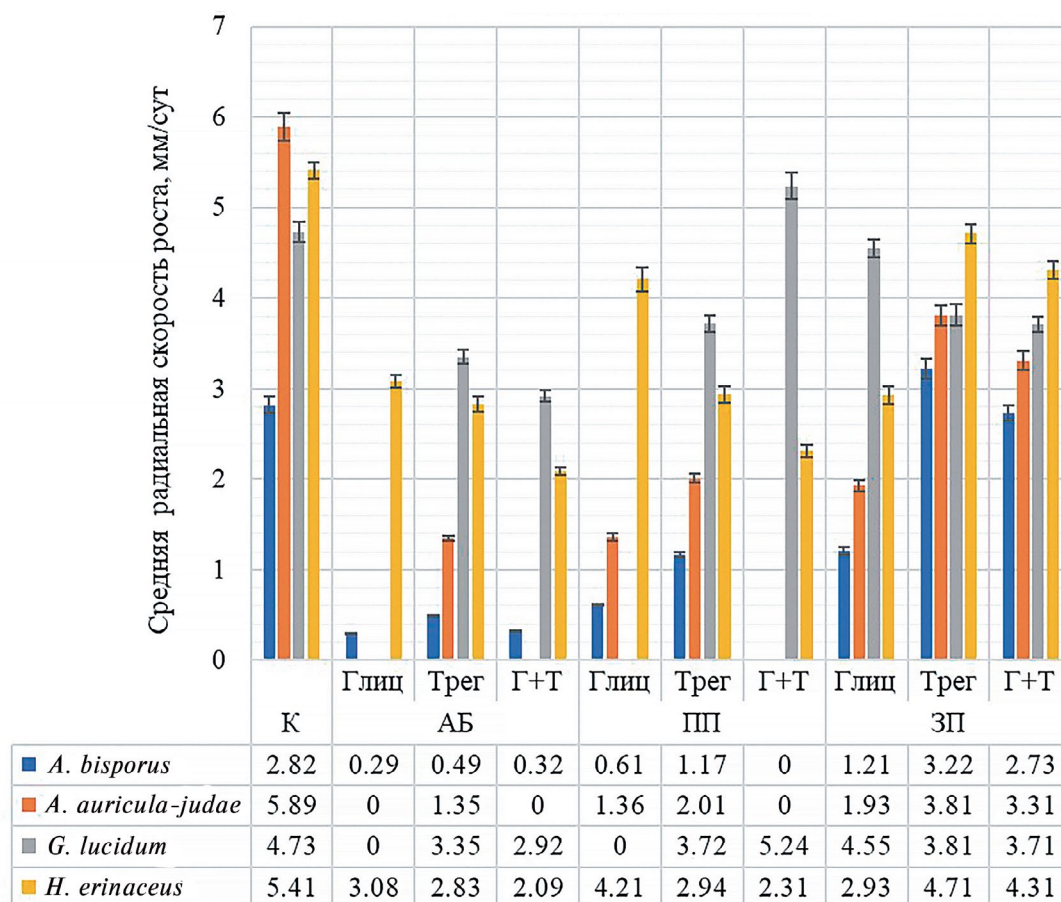


Рис. 1. Средняя радиальная скорость роста штаммов макромицетов до и после периода криохранения: К — контроль (средняя скорость роста до периода хранения, мм/сут); Глиц — 10%-й р-р глицерина; Трег — 10%-й р-р трегалозы; Г + Т — смесь 10%-х р-ров глицерина и трегалозы; АБ — протокол с использованием агаровых блоков; ПП — “перлитовый протокол”; ЗП — “зерновой протокол”.

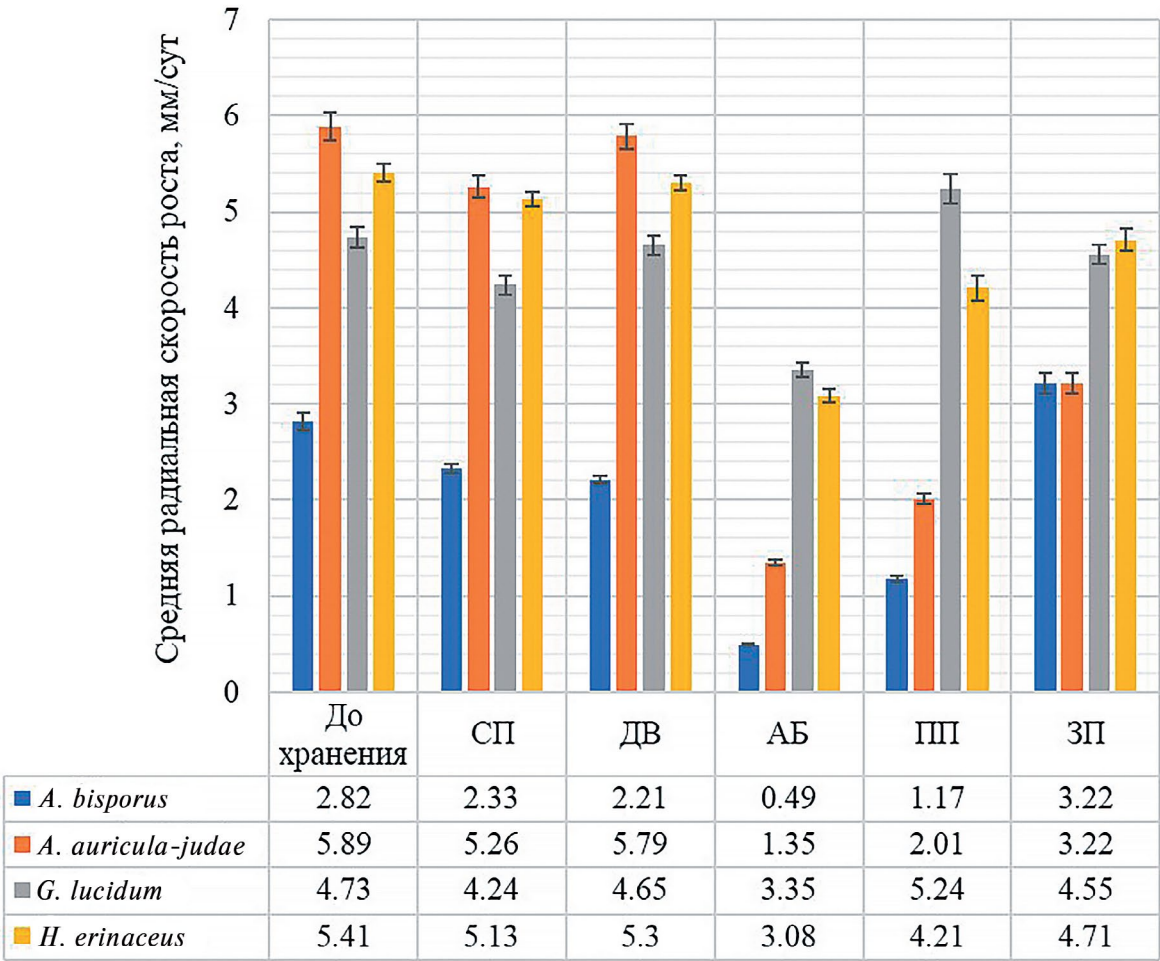


Рис. 2. Средняя радиальная скорость роста штаммов до и после периода хранения по всем протоколам: СП – серийные пересевы; ДВ – дистиллированная вода; АБ – протокол с использованием агаровых блоков; ПП – “перлитовый протокол”; ЗП – “зерновой протокол”. Для методов криохранения указаны данные скорости роста в вариантах с оптимальными криопротекторами (для *Agaricus bisporus* – 10%-й р-р трегалозы, *Auricularia auricula-judae* – 10%-й р-р трегалозы, *Ganoderma lucidum* – 10%-й р-р глицерина и смесь криопротекторов, *Hericium erinaceus* – 10%-й р-р глицерина и смесь криопротекторов).

были как 10%-й р-р трегалозы, так и смесь 10%-х р-ров глицерина и трегалозы (табл. 3; рис. 2).

Исходя из полученных данных, можно утверждать, что для изученных 20 штаммов макромицетов оптимальными были метод хранения под слоем дистиллированной воды, а также “перлитовый” и “зерновой” протоколы криохранения (табл. 2, 3). Стоит добавить, что отобранные штаммы ксилосапротрофных видов были менее чувствительными к выбору криопротекторных соединений, в отличие от гумусовых сапротрофов. Целесообразным представляется проведение индивидуального подбора методов хранения, криопротекторов, их концентраций и комбинаций для разных видов, а возможно, и для отдельных штаммов. Помимо этого, необходимым является расширение спектра изучаемых видов.

Выражаем искреннюю благодарность в.н.с. БИН РАН к.б.н. Н.В. Псурцевой за помощь в ознакомлении с основными методами хранения чистых культур макромицетов, в.н.с. кафедры микологии и альгологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова А.В. Александровой за ценные комментарии и помощь в оформлении статьи, коллективу ООО “Школы Грибоводства” за предоставление штамма *Agaricus bisporus*, Б.А. Борисову за штамм *Cordyceps militaris*, М. Прохорову за уникальную возможность выделить культуру *Pleurotus nebrodensis* и коллективу НОШ “Космос” космического факультета МГУ за предоставление необходимого оборудования. Работа выполнена с использованием оборудования, приобретенного за счет средств Программы развития Московского университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahlawat O.P., Manikandan K., Singh M. Proximate composition of different mushroom varieties and effect of UV light exposure on vitamin D content in *Agaricus bisporus* and *Volvariella volvacea*. Mushroom Research. 2016. V. 25 (1). P. 1–8.
- Albu C.V., Rădoi T.A., Diguță C.F. et al. Screening among micro and macromycetes for laccase production. AgroLife Scientific J. 2020. V. 9 (1). P. 11–16.
- Antropova A.B., Belozerskaya T.A., Belozersky M.A. et al. Workshop on the physiology and biochemistry of fungi. Moscow, 2017 (In Russ.).
- Belova N.V., Psurtseva N.V., Gachkova U.Yu. et al. Conservation of biodiversity of basidiomycetes *ex situ* in the specialized collection of crops LE (BIN). Mikologiya i fitopatologiya. 2005. V. 39 (2) 2. P. 1–10 (In Russ.).
- Bertéti M.B.D., Pinheiro C.R., Philadelpho B.O. et al. Long-term cryopreservation of *Lentinus crinitus* strains by wheat grain technique. J. Microbiological Methods. 2022. V. 198. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2022.106491>
- Borman A.M., Szekely A., Campbell C.K. et al. Evaluation of the viability of pathogenic filamentous fungi after prolonged storage in sterile water and review of recent published studies on storage methods. Mycopathologia. 2006. V. 161 (6). P. 361–368. <https://doi.org/10.1007/s11046-006-0023-z>.
- Bukhalo A.S. Higher edible basidiomycetes in pure culture. Naukova Dumka, Kiev, 1988 (In Russ.).
- Burdsall H.H. Jr., Dorworth E.B. Preserving cultures of wood-decaying *Basidiomycotina* using sterile distilled water in cryovials. Mycologia. 1994. V. 86 (2). P. 275–280. <https://doi.org/10.1080/00275514.1994.12026408>
- Burnett J.H. Fundamentals of mycology. Edward, L., 1976.
- Castellani A. Further researches on the long viability and growth of many pathogenic fungi and some bacteria in sterile distilled water. Mycopathologia. 1963. V. 20. (1). P. 1–6. <https://doi.org/10.1007/BF02054872>
- Castro-Rios K., Bermeo-Escobar L.P. Methods for the culture conservation of edible and medicinal fungi. J. Microbiol. Biotechnol. Food Sci. 2021. V. 10 (4). P. 620–625. <https://doi.org/10.15414/jmbfs.2021.10.4.620-625>
- Colaudo N.B., da Eira A.F., Linde G.A. Cryopreservation at –80 °C of *Agaricus blazei* on rice grains. World J. Microbiol. Biotechnol. 2011. V. 27 (12). P. 3015–3018. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0772-9>
- Crahay C., Declerck S., Colpaert J.V. et al. Viability of ectomycorrhizal fungi following cryopreservation. Fungal Biol. 2013. V. 117 (2). P. 103–111. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.12.003>
- Croan S.C., Burdsall H.H. et al. Preservation of tropical wood-inhabiting basidiomycetes. Mycologia. 1999. V. 91 (5). P. 908–916. <https://doi.org/10.1080/00275514.1999.12061098>
- Danell E., Flygh G. Cryopreservation of the ectomycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius*. Mycol. Res. 2002. V. 106 (11). P. 1340–1342. <https://doi.org/10.1017/S0953756202006706>
- Deepalakshmi K., Sankaran M. *Pleurotus ostreatus*: an oyster mushroom with nutritional and medicinal properties. J. Biochem. Technol. 2014. V. 5 (2). P. 718–726.
- Dowding E.S., Bulmer G.S. Notes on the cytology and sexuality of puffballs. Can. J. Microbiol. 1964. V. 10 (5). P. 783–789. <https://doi.org/10.1139/m64-099>
- Eichlerová I., Homolka L. Preservation of basidiomycete strains on perlite using different protocols. Mycoscience. 2014. V. 55 (6). P. 439–448. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2014.01.006>
- Field J.A., Jong E.D., Feijoo-Costa G. et al. Screening for ligninolytic fungi applicable to the biodegradation of xenobiotics. Trends in Biotechnology. 1993. V. 11 (2). P. 44–49. [https://doi.org/10.1016/0167-7799\(93\)90121-O](https://doi.org/10.1016/0167-7799(93)90121-O)
- Furlani R.P.Z., Godoy H.T. Vitamins B1 and B2 contents in cultivated mushrooms. Food Chemistry. 2008. V. 106 (2). P. 816–819. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.06.007>
- Hawksworth D.L. Fungus culture collections as a biotechnological resource. Biotechnology and Genetic Engineering Reviews. 1985. V. 3 (1). P. 417–453. <https://doi.org/10.1080/02648725.1985.10647820>
- Homolka L., Lisá L., Eichlerová I., Nerud F. Cryopreservation of basidiomycete strains using perlite. J. Microbiological Methods. 2001. V. 47 (3). P. 307–313. [https://doi.org/10.1016/S0167-7012\(01\)00338-4](https://doi.org/10.1016/S0167-7012(01)00338-4)
- Houseknecht J.L., Suh S.O., Zhou J.J. Viability of fastidious *Phytophthora* following different cryopreservation treatments. Fungal Biol. 2012. V. 116 (10). P. 1081–1089. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.08.001>
- Humber R.A. Fungi: preservation of cultures. In: L.A. Lacey (ed.). Manual of techniques in insect Pathology. Acad. Press, L., 1997. P. 269–279. <https://doi.org/10.1016/B978-012432555-5/50015-4>
- Huss M.J. Isozyme analysis of population structure and diversity in the puffball species *Lycoperdon pyriforme*. Mycologia. 1996. V. 88 (6). P. 977–985. <https://doi.org/10.2307/3761061>
- Hwang S.W. Effects of ultra-low temperatures on the viability of selected fungus strains. Mycologia. 1960. V. 52 (3). P. 527–529. <https://doi.org/10.2307/3755974>
- Hwang S.W. Investigation of ultra-low temperature for fungal cultures. I. An evaluation of liquid-nitrogen storage for preservation of selected fungal cultures. Mycologia. 1968. V. 60 (3). P. 613–621. <https://doi.org/10.1080/00275514.1968.12018610>
- Ito T., Nakagiri A. Viability of frozen cultures of basidiomycetes after fifteen-year storage. Microbiology and Culture Collections. 1996. V. 12 (2). P. 67–78.
- Kamzolkina O.V., Bogdanov A.G. Methodological manual on microscopy in the study of fungi and algae. KMK, Moscow, 2017 (In Russ.).

- Komissarov N.S., Dyakov M.Yu., Garibova L.V. Methods for long-term storage of pure cultures of macrofungi. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2023. V. 57 (3) P. 155–171 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0026364823030054>
- Kovalenko A.E. Ecological review of fungi from the orders *Polyporales* s. str., *Boletales*, *Agaricales* s. str., *Russulales* in the mountain forests of the central part of the North-West Caucasus. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1980. V. 14 (4). P. 300–314. (In Russ.).
- Kovalenko S.A. Collection fund of basidiomycete strains of the Forest Institute of the National Academy of Sciences of Belarus. In: Problems of forest phytopathology and mycology: materials of the XI international conference, Petrozavodsk, October 10–14, 2022. Research Center RAS, Petrozavodsk, 2022, pp. 26–28 (In Russ.).
- Li C.H., Chen P.Y., Chang U.M. et al. Ganoderic acid X, a lanostanoid triterpene, inhibits topoisomerases and induces apoptosis of cancer cells. *Life Sciences*. 2005. V. 77 (3). P. 252–265. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2004.09.045>
- Li I.C., Lee L.Y., Tzeng T.T. et al. Neurohealth properties of *Hericum erinaceus* mycelia enriched with erinacines. *Behavioural Neurology*. 2018. <https://doi.org/10.1155/2018/5802634>
- Linde G.A., Luciani A., Lopes A.D. et al. Long-term cryopreservation of basidiomycetes. *Brazilian J. Microbiol.* 2018. V. 49 (2). P. 220–231. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.08.004>
- Liu J., Du C., Wang Y. et al. Anti-fatigue activities of polysaccharides extracted from *Hericum erinaceus*. *Experimental and Therapeutic Medicine*. 2015. V. 9 (2). P. 483–487. <https://doi.org/10.3892/etm.2014.2139>
- Liu X., Yuan J.P., Chung C.K. et al. Antitumor activity of the sporoderm-broken germinating spores of *Ganoderma lucidum*. *Cancer Letters*. 2002. V. 182 (2). P. 155–161. [https://doi.org/10.1016/S0304-3835\(02\)00080-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3835(02)00080-0)
- Lodge D.J., Ammirati J.F., O'Dell T.E. et al. Terrestrial and lignicolous macrofungi. In: G.M. Mueller, G.F. Bills, M.S. Foster (eds). *Biodiversity of Fungi: inventory and monitoring methods*. 1st edn. Elsevier Academic Press, Amsterdam, 2004, pp. 127–172.
- Lücking R., Aime M.C., Robbertse B. et al. Unambiguous identification of fungi: where do we stand and how accurate and precise is fungal DNA barcoding? *IMA Fungus*. 2020. V. 11 (14). P. 1–32. <https://doi.org/10.1186/s43008-020-00033-z>
- Ma G., Yang W., Mariga A.M. et al. Purification, characterization and antitumor activity of polysaccharides from *Pleurotus eryngii* residue. *Carbohydr. Polym.* 2014. V. 114. P. 297–305. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.07.069>
- Mata G., Pérez-Merlino R. Spawn viability in edible mushrooms after freezing in liquid nitrogen without a cryoprotectant. *Cryobiology*. 2003. V. 47 (1). P. 14–20. [https://doi.org/10.1016/S0011-2240\(03\)00064-6](https://doi.org/10.1016/S0011-2240(03)00064-6)
- Mattila P., Könkö K., Eurola M. et al. Contents of vitamins, mineral elements, and some phenolic compounds in cultivated mushrooms. *J. Agric. Food Chemistry*. 2001. V. 49 (5). P. 2343–2348. <https://doi.org/10.1021/jf001525d>
- Mayorova I.V., Sainchuk A.D., Psurtseva N.V. The influence of methods of long-term storage of basidiomycete strains on their morphological and physiological-biochemical characteristics. *Advances in medical mycology*. 2023. V. 25. P. 67–73.
- Mueller G.M., Schmit J.P., Leacock P.R. et al. Global diversity and distribution of macrofungi. *Biodiversity and Conservation*. 2007. V. 16. P. 37–48. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9108-8>
- Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E. et al. The state of collections of microorganisms in Russia. *Bulletin of biotechnology and physical and chemical biology named after Yu.A. Ovchinnikov*. 2006. V. 2. P. 51–61 (In Russ.).
- Patel Y., Naraian R., Singh V.K. Medicinal properties of *Pleurotus* species (Oyster Mushroom): A review. *World J. Fungal Plant Biol.* 2012. V. 3 (1). P. 1–12.
- Pidoplichko N.M. Fungal flora of roughage. Publishing House of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyev, 1953.
- Psurtseva N.V., Kiyashko A.A. Scientific and practical potential of the fungal gene pool in the collection of basidiomycete cultures of the BIN RAS. In: Collections as the basis for the study of genetic resources of plants and fungi: Abstracts of the All-Russian Conference. SPb., 2022, p. 42 (In Russ.).
- Reid I.D., Paice M.G. Biological bleaching of kraft pulps by white-rot fungi and their enzymes. *FEMS Microbiology Reviews*. 1994. V. 13 (2–3). P. 369–375. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.1994.tb00056.x>
- Richter D.L., Dixon T.G., Smith J.K. Revival of saprotrophic and mycorrhizal basidiomycete cultures after 30 years in cold storage in sterile water. *Can. J. Microbiol.* 2016. V. 62. P. 932–937. <https://doi.org/10.1139/cjm-2016-0272>
- Sakurai K., Yuasa M., Ohji S. et al. Gene mutations in *Ganoderma lucidum* during long-term preservation by repeated subculturing. *Biopreservation and Biobanking*. 2019. V. 17 (5). P. 395–400. <https://doi.org/10.1089/bio.2018.0149>
- Samšínková A., Kálalová S. The influence of a single-spore isolate and repeated subculturing on the pathogenicity of conidia of the entomophagous fungus *Beauveria bassiana*. *J. Invertebrate Pathol.* 1983. V. 42 (2). P. 156–161. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(83\)90057-5](https://doi.org/10.1016/0022-2011(83)90057-5)
- Sánchez C. Lignocellulosic residues: Biodegradation and bioconversion by fungi. *Biotechnol. Advances*. 2009. V. 27 (2). P. 185–194. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.11.001>
- Sato M., Inaba S., Sukenobe J. et al. A modified perlite protocol with a mixed dimethyl sulfoxide and trehalose cryoprotectant improves the viability of frozen cultures of ectomycorrhizal basidiomycetes. *Mycologia*. 2019. V. 111 (1). P. 161–176. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1520035>

- Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S. et al.* Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *PNAS*. 2012. V. 109 (16). P. 6241–6246.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- Sinityn A.P., Gusakov A.V., Chernoglazov V.M.* Bioconversion of lignocellulosic materials: Textbook. Moscow State University Publishing House, Moscow, 1995 (In Russ.).
- Stalpers J.A.* Identification of wood-inhabiting Aphyllophorales in pure culture. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn, 1978.
- Stolyarskaya M.V., Kovalenko A.E.* Fungi of the Nizhnesvirsky Reserve. V. 1. Macrofungi (mainly agaricoid basidiomycetes): Annotated lists of species. SPb., 1996 (In Russ.).
- Tan M., Mei J., Xie J.* The formation and control of ice crystal and its impact on the quality of frozen aquatic products: A review. *Crystals*. 2021. V. 11 (1).
<https://doi.org/10.3390/cryst11010068>
- Tukey J.W.* Comparing individual means in the analysis of variance. *Biometrics*. 1949. V. 5 (2). P. 99–114.
- Vetter J.* Biological values of cultivated mushrooms — a review. *Acta Alimentaria*. 2019. V. 48 (2). P. 229–240.
<https://doi.org/10.1556/066.2019.48.2.11>
- Wang J.C., Hu S.H., Wang J.T. et al.* Hypoglycemic effect of extract of *Hericium erinaceus*. *J. Sci. Food Agric*. 2005. V. 85 (4). P. 641–646.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.1928>
- White T.J., Bruns T., Lee S. et al.* Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *M.A. Innis et al.* (eds). *PCR Protocols: A guide to methods and applications*. N.Y., Academic Press, 1990, pp. 315–322.
- Xia J., Dai L., Wang L. et al.* Ganoderic acid DM induces autophagic apoptosis in non-small cell lung cancer cells by inhibiting the PI3K/Akt/mTOR activity. *ChemicoBiological Interactions*. 2020. V. 316.
<https://doi.org/10.1016/j.cbi.2019.108932>
- Zmitrovich I.V., Stolyarskaya M.V., Kalinovskaya N.I. et al.* Macrofungi of the Nizhne-Svirsky Nature Reserve (annotated list of species). SPb., 2015 (In Russ.).
- Антропова А.Б., Белозерская Т.А., Белозерский М.А. и др.* (Antropova et al.) Практикум по физиологии и биохимии грибов. Учебное пособие. М.: Изд. Биол. ф-та МГУ, 2017. 215 с.
- Белова Н.В., Псурцева Н.В., Гачкова У.Ю. и др.* (Belova et al.) Сохранение биоразнообразия базидиомицетов ex situ в специализированной коллекции культур LE (БИН) // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39. № 2. С. 1–10.
- Бухало А.С.* (Bukhalo) Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. Киев: Наук. думка, 1988. 143 с.
- Змитрович И.В., Столярская М.В., Калиновская Н.И. и др.* (Zmitrovich et al.) Макромицеты Нижне-Свирского заповедника (аннотированный список видов). СПб.: ООО “Свое издательство”, 2015. 185 с.
- Камзолкина О.В., Богданов А.Г.* (Kamzolkina, Bogdanov) Методическое пособие по микроскопии в исследованиях грибов и водорослей. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2017. 115 с.
- Коваленко А.Е.* (Kovalenko) Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. № 4. С. 300–314.
- Коваленко С.А.* (Kovalenko) Коллекционный фонд штаммов базидиомицетов Института леса НАН Беларуси // Проблемы лесной фитопатологии и микологии : материалы XI международной конференции, Петрозаводск, 10–14 октября 2022 года. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2022. С. 26–28.
- Комиссаров Н.С., Дьяков М.Ю., Гарибова Л.В.* (Komissarov et al.) Методы длительного хранения чистых культур макромицетов // Микология и фитопатология. 2023. Т. 57. № 3. С. 155–171.
- Майорова И.В., Сайнчук А.Д., Псурцева Н.В.* (Mayorova et al.) Влияние методов длительного хранения штаммов базидиомицетов на их морфологические и физиолого-биохимические характеристики // Успехи медицинской микологии. 2023. Т. 25. С. 67–73.
- Озерская С.М., Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е. и др.* (Ozerskaya et al.) Состояние коллекций микроорганизмов в России // Вестник биотехнологии и физико-химической биологии имени Ю.А. Овчинникова. 2006. Т. 2. № 3. С. 51–61.
- Пидопличко Н.М.* (Pidoplichko) Грибная флора грубых кормов. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 488 с.
- Псурцева Н.В., Кияшко А.А.* (Psurtseva, Kiyashko) Научно-практический потенциал генофонда грибов в коллекции культур базидиомицетов БИН РАН // Коллекции как основа изучения генетических ресурсов растений и грибов: Тезисы докладов Всероссийской конференции. Санкт-Петербург, 22–23 июня 2022 г. (в рамках Первого научного форума “Генетические ресурсы России”, 21–24 июня 2022 г.). СПб.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2022. С. 42.
- Синицын А.П., Гусаков А.В., Черноглазов В.М.* (Sinityn et al.) Биоконверсия лигноцеллюлозных материалов: Учебное пособие. М.: Издательство МГУ, 1995. 224 с.
- Столярская М.В., Коваленко А.Е.* (Stolyarskaya, Kovalenko) Грибы Нижнесвирского заповедника. Вып. 1. Макромицеты (преимущественно агарикоидные базидиомицеты): Аннотированные списки видов. СПб: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 1996. 59 с.

Influence of Storage Methods on the Vitality and Growth Rate of Macrofungi

N. S. Komissarov^{a,#}, M. Yu. Dyakov^{a,###}, and L. V. Garibova^{a,###}

^a *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

[#]*e-mail: macoloams@gmail.com*

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

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

The work contains a comparative analysis of methods for storing pure cultures of macrofungi. The study used 20 species of macrofungi from various taxonomic and ecological-trophic groups. Storage was carried out using five methods: serial subculturing, storage under a layer of distilled water and three cryopreservation protocols: a protocol using blocks of agar medium, a “perlite protocol” and a “grain protocol”. For the selected cryostorage methods, various cryoprotective compounds (glycerol, trehalose) were used. Radial growth rate was used as a criterion for the state of crops. The values of the radial growth rate obtained immediately after isolation of the pure culture were chosen as the control. It has been shown that the most favorable for preserving the physiological activity of cultures are the storage method under a layer of distilled water, “perlite” and “grain” cryopreservation protocols.

Keywords: biotechnology, cryostorage, mushroom growing, physiological activity

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4.01/.08

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ И СЕВЕРОКАВКАЗСКОЙ ПОПУЛЯЦИЙ *PUCCINIA STRIIFORMIS* F. SP. *TRITICI* ПО ВИРУЛЕНТНОСТИ И МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ В 2022 ГОДУ

© 2024 г. Е. И. Гультяева^{1,*}, Е. Л. Шайдаюк^{1,**}¹ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: eigulytaeva@gmail.com

**e-mail: eshaydayuk@bk.ru

Поступила в редакцию 15.02.2024 г.

После доработки 15.04.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Желтая ржавчина (возбудитель — *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, *Pst*) — потенциально опасное заболевание пшеницы. Генетическая защита пшеницы — экологически безопасный метод борьбы. Для ее успешного применения необходима информация о структуре региональных популяций патогена. Цель данных исследований — характеристика вирулентности и молекулярного полиморфизма российских популяций *Pst* в 2022 г. Листья пшеницы с урединопустулами *Pst* получены из Северо-Кавказского (Краснодарский край, Дагестан, Республика Калмыкия) и Северо-Западного (Ленинградская обл.) регионов. Анализ вирулентности проводили на 14 изогенных линиях (AvocetNIL) и 15 сортах-дифференциаторах. При молекулярном анализе оценили полиморфизм 20 микросателлитных локусов. Использовали SSR-маркеры, рекомендуемые Global Rust Reference Center. Изучили вирулентность 74 монопустульных изолятов: 29 дагестанских, 10 краснодарских, 5 калмыцких, 30 северо-западных. Устойчивость ко всем изолятам показали линии с генами *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr24*, *Yr26* и сорта Мого (*Yr10*, *YrMor*) и Nord Desprez (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*). В дагестанской и краснодарской популяциях впервые выделены изоляты, вирулентные к линии AvYr17. В северо-западной популяции они были представлены умеренно (13%). Существенное варьирование наблюдали на линиях и сортах с генами *Yr1* и *Yr3*. Отмечено снижение частот вирулентности к *Yr7* и *YrSp* по сравнению с 2019–2021 гг. 28 фенотипов (рас) определили при анализе вирулентности (15 в дагестанской, 11 в северо-западной, три в краснодарской и две в калмыцкой). Общий фенотип отмечен в трех северокавказских образцах *Pst*. Оценили генетические дистанции между выявленными фенотипами. На многомерной диаграмме большинство из них объединились в общую группу, за исключением трех дагестанских фенотипов с наименьшим числом аллелей вирулентности. Согласно индексу *Fst* высоким сходством характеризовались дагестанская и калмыцкая *Pst* коллекции; другие умеренно отличались от них. Оценили многолетнюю динамику вирулентности (2019–2022 гг.) *Pst* популяций в Северо-Западном и Северо-Кавказском регионах. Высокое сходство определено между всеми региональными образцами популяций 2019 и 2020 гг. Незначительно дифференцировались от них северо-западные и дагестанские в 2021 и 2022 гг. Краснодарские и калмыцкие популяции в 2022 г. выделились в отдельные группы, которые различались между собой и с основной группой. Многолетние результаты анализа вирулентности указывают на высокую динамичность структуры *Pst* популяций в России. При SSR-анализе использовали все северокавказские изоляты и 23 северо-западных. Шесть локусов (RYN3, RYN9, RYN12, WU6, RJO21, RJO24) оказались мономорфными. По три полиморфных аллеля выявлено в локусах RYN13 и RJO27 и по два — в остальных изученных. Значительные отклонения от равновесия Харди-Вайнберга отмечены для большинства локусов. Наблюдаемая гетерозиготность превышала ожидаемую, что для ржавчинных грибов указывает на клональное происхождение популяций. Изученная коллекция изолятов была представлена 20 мультилокусными генотипами (MGs) (дагестанская и северо-западная — по 11, краснодарская — тремя, калмыцкая — одним). Общие генотипы отмечены в дагестанской, краснодарской и северо-западной популяциях (MG_1); дагестанской, калмыцкой и северо-западной (MG_2); дагестанской и краснодарской (MG_3, MG_4). Оценили генетические дистанции между MGs. На многомерной диаграмме они разделились на четыре группы. Основная группа включала 80% MGs. Один дагестанский MG, два северо-западных MG и общий для дагестанской и краснодарской коллекций MG_3 значимо отличались от основной группы и различались между собой. Согласно индексу *Fst* большинство региональных коллекций умеренно дифференцировались между собой, за исключением дагестанской и калмыцкой, что согласуется с анализом вирулентности. Согласно тесту Мантеля выявлена умеренная корреляция результатов анализа вирулентности и SSR ($r = 0.6$). Это указывает на то, что оба анализа могут быть использованы для оценки генетического полиморфизма *Pst*. Высокая изменчивость российских популяций по признаку вирулентности и микросателлитным локусам предопределяет необходимость проведения ежегодного мониторинга региональных популяций *Pst* в России.

Ключевые слова: желтая ржавчина, популяции, SSR-маркеры, *Triticum aestivum*, *Yr*-гены

DOI: 10.31857/S0026364824040062, **EDN:** uwvxdx

ВВЕДЕНИЕ

Желтая ржавчина (возбудитель — *Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn., *Pst*) — потенциально опасное заболевание пшеницы. До недавнего времени заболевание имело региональное значение в зонах с умеренным климатом. Эпифитотийное развитие желтой ржавчины наблюдали в годы с прохладной температурой и высокой влажностью воздуха в период вегетации пшеницы. С 2000-х гг. отмечается расширение ареала вредоносности патогена и адаптация к высоким температурам. Эпифитотий болезни регулярно отмечаются в странах Зап. Европы, Сев. и Ю. Америки, Австралии, Африки, Средней и Вост. Азии (Novmøller et al., 2011; Sharma-Poudyal et al., 2013; Kokhmetova et al., 2020). Потери урожая варьируют от 10 до 70% (Chen, 2005; Zhou et al., 2022). Частично это обусловлено появлением новых групп рас, адаптированных к высоким температурам (*PstS1* и *PstS2*). Впервые раса *PstS1* была зарегистрирована в Восточной Африке в середине 1970-х гг. Раса *PstS2* является сестринской линей расы *PstS2*. Вирулентность обеих групп рас сходна. *PstS1* высоко представлена в Сев. Америке и Австралии, *PstS2* — в Азии и Сев. Африке (Walter et al., 2016; Novmøller et al., 2018). В западноевропейских популяциях *PstS2* появилась в 2000-х гг., но не получила широкого распространения (Novmøller et al., 2018, 2020). Высокий эволюционный потенциал и адаптация патогена обуславливают появление новых агрессивных *Pst* рас. Высокая миграционная способность патогена предопределяет их массовое распространение и занос в регионы, где заболевание ранее отсутствовало (Ali et al., 2014).

Повсеместное нарастание вредоносности желтой ржавчины на посевах пшеницы обусловило проведение глобальных популяционных исследований *Pst*. Комплексное изучение образцов *Pst* со всего мира проводится в Дании в Global Rust Reference Center (GRRC) (<https://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust>). Локальные исследования организованы в странах, где заболевание представляет экономическую значимость (США, Китай, Франция, Ю. Африка, Австралия и др.) (Wellings, 2007; Novmøller et al., 2011; Sharma-Poudyal et al., 2013; Chen et al., 2014; Wan et al., 2017; Liu et al., 2021; Malysheva et al., 2022).

Для ржавчинных грибов — облигатных паразитов — наиболее доступным и информативным фенотипическим признаком является вирулентность к специально подобранному сорту и изогенным линиям (Mikhaylova, 2006). Такие наборы подобраны для изучения всех видов возбудителей ржавчины пшеницы, включая *Pst*. В отличие от *P. triticea* Erikss. и *P. graminis* Pers.

лабораторный анализ возбудителя желтой ржавчины осложнен быстрой потерей жизнеспособности спор на сухих листьях пшеницы, что вызывает проблему при размножении патогена. Этот фактор лимитирует лабораторные фитопатологические исследования *Pst* во всем мире (Amil et al., 2020; <https://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust/>).

В связи с этим в исследования возбудителя желтой ржавчины стали широко привлекать молекулярные методы. Микросателлитный анализ (simple sequence repeats, SSRs) получил наибольшее практическое использование (Enjalbert et al., 2002). Международный набор, включающий 20 SSR-маркеров, применяют при глобальном скрининге патогена в GRRC и европейских странах (Amil et al., 2020; Ali et al., 2017a). Дополнительные SSR-маркеры используют в региональных исследованиях *Pst* популяций в США, Китае и Ю. Африке. (Bailey et al., 2013; Chen et al., 2009; Cheng et al., 2012, 2016; Liu et al., 2021; Luo et al., 2015; Visser et al., 2015). Чтобы исключить этап размножения спор и увеличить объем анализируемого материала (монопустульных изолятов), предложен метод экстракции ДНК из отдельных урединиопустул на листьях пшеницы, собранных в полевых условиях (Ali et al., 2011, 2017a).

В России, как и других странах мира, отмечается нарастание ареала вредоносности *Pst* (Zeleneva et al., 2022; Ivanova et al., 2019; Kokhmetova et al., 2023). Это предопределило проведение региональных исследований популяций патогена (Gulyaeva et al., 2022). В 2019–2021 гг. нами впервые охарактеризована вирулентность *Pst* коллекций, собранных в шести агроэкологических регионах РФ: Северо-Кавказском, Северо-Западном, Нижневолжском, Волго-Вятском, Центрально-Черноземном и Западно-Сибирском. Показано высокое фенотипическое (расовое) разнообразие патогена во всех российских регионах. Общие расы выявлены в географически отдаленных европейских и азиатских популяциях, что указывает на миграцию патогена на данной территории. С использованием SCAR-маркеров в северо-западной популяции в 2020 и в 2022 гг. и в дагестанской в 2022 г. выявлены изоляты, относящиеся к расе *PstS2* (Shaydayuk, Gulyaeva, 2023; Gulyaeva et al., 2023). Эти расы адаптированы к высоким температурам и характеризуются высоким уровнем изменчивости (Amil et al., 2020). Перманентный мониторинг с использованием традиционного анализа вирулентности и привлечением молекулярных маркеров является актуальным для оценки изменчивости региональных популяций *Pst*.

В 2022 г. высокое развитие желтая ржавчины отмечали на селекционных и производственных посевах

пшеницы в Северо-Кавказском и Северо-Западном регионах РФ. Цель данной работы — характеристика вирулентности и молекулярного полиморфизма популяций *Pst* в этих регионах и оценка многолетней динамики их изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Инфекционный материал (листья пшеницы с урединиопустулами *Pst*) получили из Северо-Кавказского (СК) и Северо-Западного (СЗ) регионов России. На Сев. Кавказе материал был собран в 2022 г. с коллекционных посевов пшеницы (Дагестанская опытная станция ВИР, Дербентский район; Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко, Краснодарский край) и производственных полей (Калмыкия, Краснодарский край). На Северо-Западе инфекционный материал собран с производственных полей, коллекционных посевов НИИ и Государственных сортоучастков в двух районах Ленинградской области (Ломоносовский и Гатчинский).

Анализ вирулентности. Для возобновления спороношения патогена использовали метод отрезков листьев, помещенных в р-р бензимидазола (Mikhailova et al., 1998; Gulyaeva, Solodukhina, 2008). Кусочки листьев пшеницы с отдельными урединиопустулами раскладывали в чашки Петри и прикрывали ватным валиком, смоченном в р-ре бензимидазола (0.004%). Чашки помещали в холодильник на 2–3 дня при температуре 3–5 градусов для стимулирования спороношения патогена. Размножение изолятов проводили методом микрокамер. Отрезки листьев с отдельными урединиопустулами закрепляли с помощью пищевой пленки на листьях 10–12-дневных растений восприимчивого сорта пшеницы и помещали в темную камеру с температурой 10 °C и влажностью 100%. Через сутки микрокамеры снимали, и растения переносили в климатическую камеру Versatile Environmental Test Chamber MLR-352H со следующими параметрами: 16 ч — день (освещение 15000–20000 люкс, температура 16 °C, влажность 80%) и 8 ч — ночь (температура 10 °C, влажность 70%). Сбор спор проводили на 16–18-й день и далее через 5 дней (до момента усыхания листьев пшеницы). Для проведения анализа вирулентности споры монопустульных изолятов суспензировали в малотоксичной для растений жидкости NOVEC7100 для лучшего их прилипания к листовой поверхности (концентрация 10^6 спор/мл) и с помощью аэрографа опрыскивали 10–12-дневные растения дифференциаторов. Дальнейшее инкубирование зараженных наборов проводили при выше описанных условиях.

При анализе вирулентности использовали 14 почти изогенных линий сорта Avocet и 15

сортов-дифференциаторов (табл. 1) (Hovmøller et al., 2017). Тип реакции определяли по шкале G. Gassner и W. Straib (1926). Растения с баллами 0–2 относили к устойчивым, а 3, 4 и X — к восприимчивым.

Всего изучили 74 монопустульных изолята *Pst*, в том числе 29 дагестанских, 10 краснодарских, 5 калмыкских, 30 северо-западных. Для SSR-анализа использовали все северокавказские изоляты и 23 северо-западных.

SSR-анализ. Выделение ДНК из спорового материала гриба выполнено по методике, описанной A. Justesen и соавторами (2002). Для получения ДНК-экстрактов использовали 5 мг спор каждого изолята *Pst*. Деструкцию спор проводили в гомогенизаторе FastPrep®-24 (MP Biomedicals). В пробирки со спорами добавляли 5 мг стеклянных шариков (Sigma, Glass beads, acid-washed, 71–1.180 мкм) и гомогенизировали 1 мин (6.5 об./мин). При SSR-анализе использовали 20 микросателлитных маркеров, подобранных в GRRC (Ali et al., 2017). Прямые праймеры данных маркеров были помечены флуоресцентными красителями FAM, TAMRA, HEX и ROX. ПЦР проводили в амплификаторе C1000 BioRad при следующих условиях: 95 °C — 3 мин., (95 °C — 30 с, 57 °C — 90 с, 72 °C — 30 с) — 35 циклов, 72 °C — 5 мин. Реакционная смесь (10 µL) содержала 1× Buffer (166mM (NH₄)₂SO₄; 670 mM Tris-HCL (pH 8.8 at 25 °C); 0.1% Tween-20), 1.5 mM MgCl₂, 200 mM dNTP (dCTP, dGTP, dGTP, dATP), 0.7–1 mM каждого праймера, 1U BioTaq полимеразы (5 U/µL; Диалат, <http://dialat.ru>) и 5–10 нг геномной ДНК. Перед постановкой SSR анализа 5 мкл ПЦР продукта анализировали в агарозном геле для определения концентрации. Проба для микросателлитного анализа включала 1 мкл маркера длины (внутренний стандарт S450); 8 мкл формамида и 1 мкл ПЦР-продукта. Генетический анализатор ABI Prism 3500XL (Applied Biosystems) использован для разделения аллелей. Размер аллелей определяли с использованием пакета программ Strand Analysis Software (<https://vgl.ucdavis.edu/STRand>).

Статистический анализ данных. Статистическую обработку результатов проводили в пакетах программ VAT (Virulence Analysis Tool) (Kosman et al., 2008; Schachtel et al., 2012) и GenAlex (Genetic Analysis in Excel 6.5 (Peakall et al., 2012)). VAT использовали для обработки результатов анализа вирулентности. Определяли частоты вирулентности, фенотипы (расы) и их представленность, среднее число аллелей вирулентности в каждой популяции и индексы внутривидового разнообразия (Нея, *Hs*; Шеннона, *Sh*; Космана, *Kw*). Параметры изменчивости популяций по микросателлитным локусам оценивали в пакете программ GenAlex. Определяли

Таблица 1. Частоты вирулентности *Puccinia striiformis* на Сев. Кавказе и Северо-Западе России (2022 г.)

Yr-гены	Линия, сорт пшеницы	Частота вирулентных изолятов <i>P. striiformis</i> (%)				
		СК_Д	СК_Кр	СК_К	Всего СК	Ленинградская обл.
<i>Yr1</i>	<i>Yr1/6*</i> Avocet S	41.4	100	20	52.3	13.3
<i>Yr5</i>	<i>Yr5/6*</i> Avocet S	0	0	0	0	0
<i>Yr6</i>	<i>Yr6/6*</i> Avocet S	100	100	100	100	100
<i>Yr7</i>	<i>Yr7/6*</i> Avocet S	27.6	0	0	18.2	13.3
<i>Yr8</i>	<i>Yr8/6*</i> Avocet S	100	100	100	100	100
<i>Yr9</i>	<i>Yr9/6*</i> Avocet S	86.2	100	100	90.9	93.3
<i>Yr10</i>	<i>Yr10/6*</i> Avocet S	0	0	0	0	0
<i>Yr15</i>	<i>Yr15/6*</i> Avocet S	0	0	0	0	0
<i>Yr17</i>	<i>Yr17/6*</i> Avocet S	13.8	10	0	11.4	13.3
<i>Yr18</i>	<i>Yr18/6*</i> Avocet S	100	100	100	100	100
<i>Yr24</i>	<i>Yr24/6*</i> Avocet S	0	0	0	0	0
<i>Yr26</i>	<i>Yr26/6*</i> Avocet S	0	0	0	0	0
<i>YrSp</i>	<i>YrSP/6*</i> Avocet S	17.2	0	0	11.4	6.7
<i>Yr27</i>	<i>Yr27/6*</i> Avocet S	100	100	100	100	46.7
<i>Yr1</i>	Chinese 166	41.4	100	20	52.3	13.3
<i>Yr7</i> , <i>Yr+</i>	Lee	100	100	100	100	100
<i>Yr6</i> , <i>Yr2</i>	Heines Kolben	100	100	100	100	100
<i>Yr3</i> , <i>Yr+</i>	Vilmorin 23	31	70	100	54.5	73.3
<i>Yr10</i> , <i>YrMor</i>	Moro	0	0	0	0	0
<i>YrSD</i> , <i>Yr+</i>	Strubes Dickkopf	48.3	70	100	65.9	33.3
<i>YrSu</i> , <i>Yr+</i>	Suwon 92/Omar	93.1	100	100	95.5	100
<i>Yr4</i> , <i>Yr+</i>	Hybrid 46	79.3	100	100	86.4	33.3
<i>Yr7</i> , <i>Yr+</i>	Reichersberg 42	79.3	100	100	86.4	73.3
<i>Yr6</i> , <i>Yr+</i>	Heines Peko	79.3	100	100	81.8	80
<i>Yr3</i> , <i>YrND</i> , <i>Yr+</i>	Nord Desprez	0	0	0	0	0
<i>Yr8</i> , <i>Yr19</i>	Compare	65.5	70	80	68.2	73.3
<i>Yr32</i> , <i>Yr+</i>	Carstens V	72.4	100	100	81.8	40
<i>YrSP</i> , <i>Yr+</i>	Spaldings Prolific	13.8	0	0	9.1	6.7
<i>Yr2</i> , <i>Yr+</i>	Heines VII	62.1	100	100	75	66.7
Восприимчивый контроль	Jupateco S, Avocet S	100	100	100	100	100
Число изолятов		29	10	5	44	30

Примечание. СК – Северный Кавказ; Д – Дагестан; Кр – Краснодарский край; К – Калмыкия. *Yr+* сорта имеют дополнительные неидентифицированные *Yr*-гены.

мультилокусные (молекулярные) генотипы (MGs), представленность MGs, число аллелей на локус (N_a), число эффективных аллелей (N_e), ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность, коэффициент инбридинга (F_{is}) и индекс Шеннона (I). Отклонения фактических частот генотипов от теоретически ожидаемых из соотношения Харди – Вайнберга

оценивали с помощью критерия χ^2 (Chi-Square Tests for Hardy-Weinberg Equilibrium). Генетическая дифференциация между популяциями по вирулентности и микросателлитным локусам выполнена по индексу F_{st} , вычисленному с помощью алгоритма AMOVA. Тест Мантеля использован для сравнения результатов микросателлитного анализа и вирулентности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ вирулентности

Частоты вирулентности *Pst* к AvNIL и сортам-дифференциаторам показаны в табл. 1. Изоляты, вирулентные к линиям с генами *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr24*, *Yr26* и сортам Moro (*Yr10*, *YrMor*) и Nord Desprez (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*), не выявлены. Устойчивые линии и сорта могут быть рекомендованы для селекции пшеницы на устойчивость к желтой ржавчине в России. В дагестанской и краснодарской популяциях впервые отмечены изоляты, вирулентные к линии Avocet с геном *Yr17*. В северо-западной популяции они имели умеренную встречаемость (13.3%), как и в предыдущие годы (Gulyaeva et al., 2022). Сорта с геном *Yr17* возделываются в Центральном, Центральном-Черноземном и Северо-Кавказском регионах (Морозко, Сварог, Маркиз, Гомер, Приз, Раздолье, Немчиновская 25, Токката, Одетта, Гаренда) (Gulyaeva, Shaydayuk, 2023). Большинство из них устойчивы к желтой ржавчине (<https://gossortrf.ru/publication/reestry.php>). Расширение зоны вирулентности к *Yr17* указывает на возможную потерю эффективности этого гена в России.

Стабильно высокие частоты вирулентности отмечены на линиях AvNIL с генами *Yr6*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr18*, *Yr27* и сортах-дифференциаторах Lee, Heines Kolben, Suwon 92/Omar, Hybrid 46, Heines VII, Heines Peko, Reichersberg 42, Compare, Carstens V в 2019–2022 гг. Существенное варьирование наблюдали на линиях и сортах с генами *Yr1*, *Yr3*, *Yr7* и *YrSp*. Вирулентность к *Yr1* в 2022 г. осталась без изменений в дагестанской и краснодарской популяциях (42 и 41.4%; 95 и 100%; 2019–2021 гг. и 2022 г. соответственно), но снизилась в северо-западной популяции (55 и 13.3%). В дагестанской популяции в 2022 г. отмечено существенное снижение частоты вирулентности к сорту Vilmorin 23 (*Yr3*) (69 и 24.1%). В северокавказских *Pst* коллекциях они остались стабильно высокими. В обоих регионах отмечено снижение частот изолятов, вирулентных к линиям Av*Yr7* (СК: 76 и 18.2%; СЗ: 95 и 13.3%) и Av*YrSp* (СК: 69 и 9.1%; СЗ: 29 и 6.7%).

Показатели внутривидового разнообразия изученных популяций по признаку вирулентности представлены в табл. 2. 28 фенотипов (рас) определено в региональных коллекциях изолятов. Наибольшее число фенотипов (15) выявлено в дагестанской популяции. Частота доминирующего фенотипа составила 14%. 11 фенотипов встречались с частотой 7%. Три фенотипа были единичными (один фенотип – один изолят). В северо-западной популяции выявлено 11 фенотипов, среди них два были наиболее представленными (27 и 13%). Другие

девять фенотипов встречались с частотой 7%. В краснодарской *Pst* коллекции определено три фенотипа (частота 70, 20 и 10%), в калмыцкой – два (частота 80 и 20%). Один общий фенотип выявлен в дагестанской, краснодарской и калмыцкой популяциях. Оценили генетическое родство между фенотипами (опция Genetic distance, GenAlex). На многомерной диаграмме (рис. 1) большинство из них сгруппировались в один кластер, за исключением трех дагестанских фенотипов с наименьшим числом аллелей вирулентности.

Изученная коллекция изолятов характеризовалась высоким внутривидовым разнообразием по признаку вирулентности (индексы *Hs*, *Sh*, *Kw*) (табл. 2), что согласуется с результатами предыдущих лет исследований (Gulyaeva et al., 2022). Согласно индексу *Fst* высоким сходством характеризовались дагестанская и калмыцкая *Pst* коллекции (*Fst* = 0.06, *P* = 0.08); другие умеренно отличались от них. Многолетняя динамика изменчивости региональных *Pst* популяций в 2019–2022 гг. представлена на диаграмме (рис. 2). Высоким сходством характеризовались все образцы популяций в 2019 и 2020 гг. Северо-западные и дагестанские популяции в 2021 и 2022 гг. незначительно отличались от них. Краснодарские и калмыцкие популяции в 2022 г. выделились в отдельные группы, которые различались между собой и отличались от основной группы. Многолетние результаты анализа вирулентности указывают на высокую изменчивость структуры *Pst* популяций в России.

SSR-анализ

Для генотипирования *Pst* изолятов использовали 20 микросателлитных маркеров (Ali et al., 2017). Шесть локусов (RYN3, RYN9, RYN12, WU6, RJO21, RJO24) оказались мономорфными. Для маркеров RYN3, RYN9, RYN12, WU6 наши результаты согласуются с полученными в других странах, где также определена их низкая дифференцирующая способность (Amil et al., 2020). По три аллеля определено в локусах RYN13 и RJO27 и по два – в остальных изученных (табл. 2). Значительные отклонения от равновесия Харди – Вайнберга отмечены для большинства локусов (табл. 2). Наблюдаемая гетерозиготность превышала ожидаемую, что для ржавчинных грибов указывает на клональное происхождение популяций.

Показатели полиморфизма по микросателлитным локусам для каждой из популяций представлены в табл. 2. Всего определено 20 мультилокусных генотипов (MGs). Дагестанская и северо-западная популяции были представлены одиннадцатью MGs, краснодарская – тремя MGs, калмыцкая – одним MG. Общие MGs обнаружены в дагестанской, краснодарской

Таблица 2. Показатели внутрипопуляционного генетического разнообразия популяций *Puccinia striiformis* по признаку вирулентности и микросателлитным локусам в 2022 г.

Показатель	Д	К	Кр	СЗ
Анализ вирулентности				
Число изолятов	29	5	10	30
Число фенотипов	15	2	2	11
Частота доминантного фенотипа, %	14	80	70	27
Среднее число аллелей вирулентности	14.5	16.2	17.8	12.8
Индексы внутрипопуляционного генетического разнообразия:				
Индекс Нея, <i>Hs</i>	0.21	0.03	0.02	0.18
Индекс Шеннона, <i>Sh</i>	0.79	0.31	0.35	0.66
Индекс Космана, <i>Kw</i>	0.29	0.04	0.03	0.26
Доминирующие фенотипы и их представленность (%)				
№ 1	7	20	30	0
№ 2	0	0	70	0
SSR-анализ				
Число изолятов	29	5	10	30
Число мультилокусных генотипов (MG)	11	1	3	11
Частота доминантного MG	27	100	40	17
Среднее число аллелей на локус (<i>Na</i>)	1.6	1.4	1.6	1.6
Число эффективных аллелей (<i>Ne</i>)	1.4	1.4	1.4	1.4
Наблюдаемая гетерозиготность (<i>Ho</i>)	0.34	0.34	0.37	0.32
Ожидаемая гетерозиготность (<i>He</i>)	0.18	0.2	0.24	0.21
Коэффициент инбридинга (<i>Fis</i>)	−0.41	−0.41	−0.52	−0.42
Процент полиморфных локусов	61	35	57	61
Доминирующие MG и их представленность (%):				
MG_1	7	0	30	9
MG_2	14	100	0	9
MG_3	7	0	40	0
MG_4	3	0	30	0
MG_5	28	0	0	0
MG_6	0	0	0	17

Примечание. СК – Северный Кавказ; Д – Дагестан; Кр – Краснодарский край; К – Калмыкия.

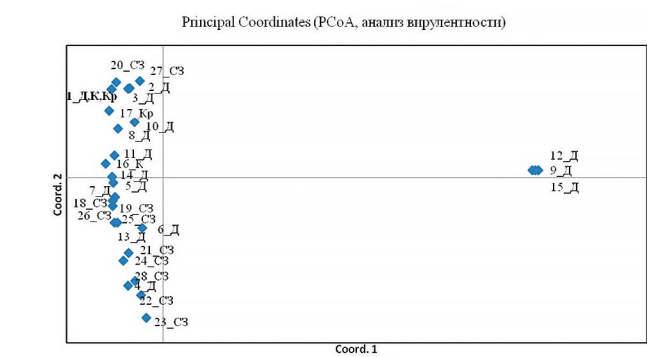


Рис. 1. Генетические расстояния между фенотипами вирулентности *Puccinia striiformis* в 2022 г. (индекс *Fst*): Д – Дагестан; Кр – Краснодар; К – Калмыкия; СЗ – Северо-Западный регион (Ленинградская обл.). Жирным шрифтом выделен фенотип вирулентности, отмеченный в нескольких популяциях.

и северо-западной коллекциях (MG_1); в дагестанской, калмыцкой и северо-западной (MG_2); в дагестанской и краснодарской (MG_3, MG_4) выборках. Частота этих генотипов представлена в табл. 2. Молекулярное разнообразие изученных популяций было несколько ниже, чем по признаку вирулентности (табл. 2).

Оценили генетическое родство между мультилокусными генотипами (GenAlEx, опция Genetic Distance) (рис. 3). На многомерной диаграмме SSR-генотипы кластеризовались в четыре группы. Основная группа включала 80% MGs. Один дагестанский MG, два северо-западных MGs и MLG_3, общий для дагестанской и краснодарской коллекции, значительно отличались от основной группы и различались между собой.

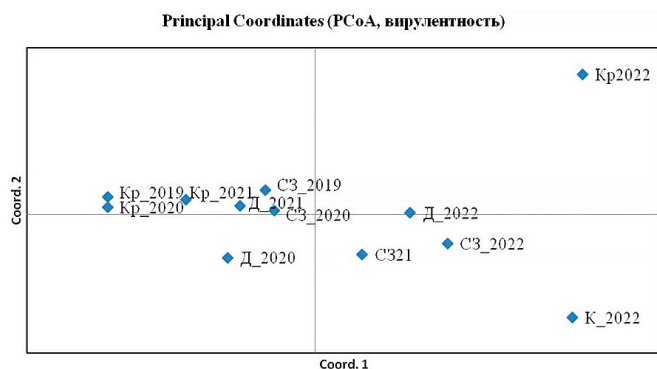


Рис. 2. Генетические расстояния между региональными коллекциями *Puccinia striiformis* в 2019–2022 гг. по признаку вирулентности (индекс *Fst*): Д – Дагестан; Кр – Краснодар; К – Калмыкия; СЗ – Северо-Западный регион (Ленинградская обл.).

Показатели внутривидового разнообразия по микросателлитным локусам (среднее число аллелей на локус и число полиморфных аллелей) были близкими во всех проанализированных *Pst* коллекциях (табл. 2). Наблюдаемая гетерозиготность была выше ожидаемой для отдельных популяций и для

всей коллекции в целом (табл. 2, 3). Коэффициент инбридинга имел отрицательные значения, что подтверждает клональное происхождение популяций и отсутствие половой стадии на промежуточном растении-хозяине. Эти результаты согласуются с популяционными исследованиями возбудителей бурой и стеблевой ржавчины пшеницы в России (Gulyaeva et al., 2017; Skolotneva et al., 2023), а также желтой ржавчины в других странах (Amil et al., 2020; Ali et al., 2014).

Наиболее представленные молекулярные генотипы MG_1 и MG_4 включали изоляты, относящиеся к трем фенотипам вирулентности; MG_2 – к шести фенотипам; MG_3 – к двум фенотипам; MG_5 – к четырем фенотипам. Изоляты, относящиеся к фенотипу вирулентности № 1, отмеченному во всех северокавказских *Pst* коллекциях, были представлены тремя молекулярными генотипами (MG_2, MG_4, MG_5). Широко распространенный в краснодарской популяции фенотип № 2 включал два молекулярных генотипа (MG_1, MG_3). Следует отметить, что дагестанские и северо-западные изоляты, ранее отнесенные к инвазивной группе *PstS2* (Gulyaeva et al., 2023a, 2023b), относились к молекулярным генотипам

Таблица 3. Характеристика SSR локусов при изучении российских популяций *Puccinia striiformis* (2022 г.)

SSR локус	Повтор (пн)	No аллелей	Размер аллелей (пн)	Гетерозиготность ^a		Коэффициент инбридинга F_{IS} ⁶	χ^2 ^b
				H_o	H_e		
RYN2	2	2	170–172	0.12	0.11	–0.06	ns
RYN3	2	1	347	0	0		
RYN4	2	2	260–262	0.28	0.24	–0.16	ns
RYN5	2	2	222–224	0.27	0.23	–0.15	ns
RYN6	3	2	316–319	0.91	0.5	–0.82	***
RYN8	3	2	308–311	0.94	0.5	–0.89	***
RYN9	2	1	337	0	0	#Н/Д	
RYN10	3	2	226–229	0.79	0.5	–0.59	***
RYN11	2	2	175–177	0.78	0.47	–0.63	***
RYN12	3	1	198	0	0		
RYN13	3	3	153–165	0.16	0.15	–0.09	ns
RYO3	2	2	204–206	1	0.5	–1	***
RJO4	2	2	206–208	0.13	0.15	0.11	ns
RYO18	3	2	334–340	0.94	0.5	–0.89	***
RJO20	3	2	287–290	0.34	0.28	–0.21	ns
RJO21	3	1	176	0	0		
RJO24	3	1	287	0	0		
RJO27	2	3	230–243	0.07	0.22	0.66	***
WU6	2	1	209	0	0		
WU12	3	2	326–329	1	0.5	–1	***

Примечание. ^a H_o – наблюдаемая гетерозиготность; H_e – ожидаемая гетерозиготность; ⁶ F_{IS} = (среднее значение H_o – среднее значение H_e)/среднее значение H_e ; ^bЗначимость отклонений от равновесия Харди – Вайнберга согласно χ^2 ; ns = незначительные; *** $P < 0.001$.

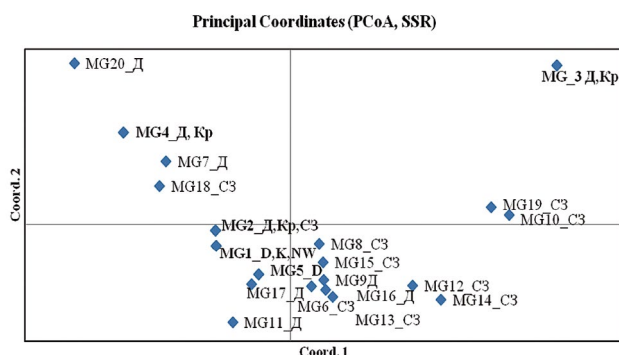


Рис. 3. Генетические расстояния между молекулярными генотипами *Puccinia striiformis* в 2022 г. по SSR-анализу (индекс *Fst*). Происхождение: Д – Дагестан; Кр – Краснодар; К – Калмыкия; СЗ – Северо-Западный регион (Ленинградская обл.). Жирным шрифтом выделены молекулярные генотипы (MG), отмеченные в нескольких популяциях.

MG_5 и MG_2 соответственно. Полученные данные указывают на отсутствие корреляции между фенотипами вирулентности и MGs. Аналогичные результаты получены при изучении популяций в Сирии, Ливане (Amil et al., 2020) и США (Liu et al., 2021).

Согласно индексу *Fst*, региональные коллекции умеренно различались между собой по микросателлитам, за исключением дагестанской и калмыцкой ($Fst = 0.12$, $P = 0.05$), что согласуется с результатами анализа вирулентности. Тест Мантеля применили для сравнения результатов популяционных исследований *Pst* по вирулентности и микросателлитам (по индексу *Fst*). Умеренная корреляция выявлена между результатами двух анализов ($r = 0.61$). Это указывает на то, что оба анализа могут быть использованы для оценки генетического полиморфизма *Pst*. Полученные результаты согласуются с ранее проведенными исследованиями для возбудителя бурой ржавчины пшеницы (Gulyaeva et al., 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Охарактеризован полиморфизм по вирулентности и микросателлитным локусам у популяций *Pst*, собранных в Северо-Кавказском и Северо-Западном регионах в 2022 г. Показано высокое генетическое разнообразие региональных коллекций по обоим маркерам. Полиморфизм по вирулентности был несколько выше, чем в SSR-анализе, что согласуется с результатами популяционных исследований *Pst* в других странах (Ali et al., 2017b; Amil et al., 2020). Высокое генетическое разнообразие возделываемых в разных регионах сортов пшеницы предопределяет высокую изменчивость патогена и оказывает существенное влияние на

результаты анализа вирулентности. Микросателлитные маркеры селективно нейтральны, имеют кодоминантное наследование и высокую воспроизводимость результатов, в связи с чем, они могут служить дополнительным инструментом для комплексного анализа популяций. Применение их в глобальном скрининге в Global Rust Reference Center позволило уточнить центр происхождения патогена, направления миграции и детально охарактеризовать другие микроэволюционные процессы в популяциях *Pst* (Ali et al., 2014, 2017b).

В большинстве регионов мира патоген имеет неполный цикл развития. Половая стадия определена только для популяций *Pst* из предгорных районов Гималаев (Ali et al., 2014, 2017b). Полученные нами результаты о клональном происхождении популяций патогена в России согласуются с мировыми исследованиями.

В нашей работе подтверждена высокая миграционная способность патогена. При анализе вирулентности общие фенотипы выявлены в географически отдаленных точках Северного Кавказа (Дагестан, Краснодар, Калмыкия). При молекулярном анализе идентичные SSR генотипы обнаружены на Северном Кавказе и Северо-Западе.

В глобальном скрининге *Pst* в GRRC российские изоляты отсутствовали, но широко был представлен материал из приграничных с Россией стран: Латвии, Литвы, Украины, Узбекистана, Азербайджана и Финляндии (<https://agro.au.dk/forskning/internationale-plattform/wheatrust>). В каждой из этих стран идентифицирован определенный набор *Pst* рас и общая для всех раса *PstS7* (Warrior). *PstS7* впервые обнаружена в Западной Европе в 2011 г. Она вирулентна к линиям с генами *Yr1*, *Yr2*, *Yr3*, *Yr4*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr9*, *Yr17*, *Yr25*, *Yr32*, *YrSp* и авирулентна к *Yr5*, *Yr8*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr24*, *Yr27*. Спектр вирулентности многих российских *Pst* изолятов был близок к этой расе, но отличался вирулентностью к *Yr8*, *Yr27*, и авирулентностью к *Yr17*, *YrSp*. В Global Rust Research Centre идентификация этой и других групп рас проводится с использованием анализа вирулентности и микросателлитных маркеров. Характеристика вирулентности новых рас представляется в ежегодных отчетах (<https://agro.au.dk/forskning/internationale-plattform/wheatrust>). При этом информация о результатах молекулярного тестирования (размеров идентифицируемых аллелей, SSR генотипах) и ключа для сопоставления анализа вирулентности и молекулярного в открытом доступе не отражена. Это не позволяет сравнить результаты молекулярного анализа российских популяций с полученными в других странах.

Проведенный комплексный анализ указывает на определенные изменения российских региональных популяций в 2021–2022 гг. по сравнению с предыдущим периодом (2019–2020 гг.). Высокая изменчивость патогена определяет необходимость проведения ежегодного мониторинга региональных популяций патогена с использованием признака вирулентности и молекулярных маркеров.

Исследования поддержаны Российским научным фондом, проект № 19-76-30005. Благодарим всех коллег за присланный инфекционный материал возбудителя желтой ржавчины.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ali S., Gautier A., Leconte M. et al. A rapid genotyping method for an obligate fungal pathogen, *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, based on DNA extraction from infected leaf and Multiplex PCR genotyping. BMC Research Notes. 2011. V. 4. P. 240. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-4-240>
- Ali S., Gladieux P., Leconte M. et al. Origin, migration routes and worldwide population genetic structure of the wheat yellow rust pathogen *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. PLOS Pathog. 2014. V. 10. (1). P. e1003903. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003903>
- Ali S., Khan M.R., Gautier A. et al. Microsatellite genotyping of the wheat yellow rust pathogen *Puccinia striiformis*. In: Sambasivam Periyannan (ed.). Wheat rust diseases: methods and protocols, methods in molecular biology. V. 1659. N.Y., 2017a, pp. 59–70.
- Ali S., Rodriguez-Algaba J., Thach T. et al. Yellow rust epidemics worldwide were caused by pathogen races from divergent genetic lineages. Front. Plant Sci. 2017b. V. 8. P. 1057. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01057>
- Amil R.E., Ali S., Bahri B. et al. Pathotype diversification in the invasive *PstS2* clonal lineage of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* causing yellow rust on durum and bread wheat in Lebanon and Syria in 2010–2011. Plant Pathol. 2020. V. 69 (4). P. 618–630. <https://doi.org/10.1111/ppa.13164>
- Bailey J., Karaoglu H., Wellings C. et al. Isolation and characterisation of 25 genome-derived simple sequence repeat markers for *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Mol. Ecol. Resour. 2013. V. 13 (4). P. 760–762. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12121>
- Chen C.Q., Zheng W.M., Buchenauer H. et al. Isolation of microsatellite loci from expressed sequence tag library of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Mol. Ecol. Resour. 2009. V. 9 (1). P. 236–238. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2008.02423.x>
- Chen W., Wellings C., Chen X. et al. Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Mol. Plant Pathol. 2014. V. 15 (5). P. 433–446 <https://doi.org/10.1111/mpp.12116>
- Chen X.M. Epidemiology and control of stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) on wheat. Can. J. Plant Pathol. 2005. V. 27 (3). P. 314–337. <https://doi.org/10.1080/07060660509507230>
- Cheng P., Chen X.M., See D.R. Grass hosts harbor more diverse isolates of *Puccinia striiformis* than cereal crops. Phytopathology. 2016. V. 106. P. 362–371. <https://doi.org/10.1094/phyto-07-15-0155-R>
- Cheng P., Chen X.M., Xu L.S. et al. Development and characterization of expressed sequence tag-derived microsatellite markers for the wheat stripe rust fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Mol Ecol Resour. 2012. V. 12 (4). P. 779–781. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2012.03155.x>
- Enjalbert J., Duan X., Giraud T. et al. Isolation of twelve microsatellite loci, using an enrichment protocol, in the phytopathogenic fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Mol. Ecol. Notes. 2002. V. 2 (4). P. 563–565. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00322.x>
- Gassner G., Straib W. Untersuchungen über die Infektionsbedingungen von *Puccinia glumarum* und *Puccinia graminis*. Arb. Biol. Reichsanst. Land-Forst- wirtsch Berlin-Dahlem. 1929. V. 16 (4). P. 609–629.
- GRRC – Global Rust Reference Center. <https://agro.au.dk/forskning/internationale-plattform/wheatrust>. Accessed 22.01.2024.
- Gulyaeva E., Shaydayuk E. Resistance of modern Russian winter wheat cultivars to yellow rust. Plants. 2023, V. 12 (19). P. 3471. <https://doi.org/10.3390/plants12193471>
- Gulyaeva E.I., Solodukhina O.V. Rusts diseases in cereals. Izuchenie geneticheskikh resursov zernovykh kultur po ustojchivosti k vrednym organizmam. 2008. P. 5–11 (In Russ.).
- Gulyaeva E.I., Aristova M.K., Shaydayuk E.L. et al. Genetic differentiation of *Puccinia triticina* Erikss. in Russia. Russ. J. Genet. 2017. V. 53 (9). P. 998–1005. <https://doi.org/10.1134/s1022795417070031>
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Smirnova R.E. et al. Virulence diversity of the yellow rust pathogen population in Dagestan. Proceed. Appl. Botany, Genetics and Breeding. 2023. V. 184 (4). P. 190–204. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-4-190-204>
- Gulyaeva E., Shaydayuk E., Kosman E. Virulence diversity of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in common wheat in Russian regions in 2019–2021. Agriculture. 2022. V. 12 (11). P. 1957. <https://doi.org/10.3390/agriculture12111957>
- Hovmøller M.S., Rodriguez-Algaba J., Thach T. et al. Report for *Puccinia striiformis* race analyses and molecular genotyping 2017. 2018. GRRC, Aarhus University, Denmark. https://agro.au.dk/fileadmin/Summary_of_Puccinia_striiformis_race_analysis_2017.pdf. Accessed 22.01.2024.
- Hovmøller M.S., Patpour M., Rodriguez-Algaba J. et al. Stem- and yellow rust genotyping and race analyses. 2020. GRRC, Aarhus University, Denmark. Available at: https://agro.au.dk/fileadmin/www.grcc.au.dk/International_Services/Pathotype_YR_results/Summary_

- of *Puccinia striiformis*_molecular_genotyping_2018.pdf. Accessed 22.01.2024.
- Hovmöller M.S., Rodriguez-Algaba J., Thach T. et al. Race typing of *Puccinia striiformis* on wheat. In: Sambasivam Periyannan (ed.). Wheat rust diseases: methods and protocols, methods in molecular biology. V. 1659. N.Y., 2017, pp. 29–40.
- Hovmöller M.S., Sørensen C.K., Walter S., Justesen A.F. Diversity of *Puccinia striiformis* on cereals and grasses. Annu. Rev. Phytopathol. 2011. V. 49 (1). P. 197–217. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095230>
- Ivanova Yu.N., Rosenfread K.K., Stasyuk A.I. et al. Raise and characterization of a bread wheat hybrid line (Tulaykovskaya 10 × Saratovskaya 29) with chromosome 6Agi2 introgressed from *Thinopyrum intermedium*. Vavilov J. Genet. Breed. 2021. V. 25 (7). P. 701–712 (In Russ.). <https://doi.org/10.18699/VJ21.080>
- Justesen A.F., Ridoutb C.J., Hovmöller M.S. The recent history of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Denmark as revealed by disease incidence and AFLP markers. Plant. Pathol. 2002. V. 51 (1). P. 13–23. <https://doi.org/10.1046/j.0032-0862.2001.00651.x>
- Kokhmetova A., Rathana N.D., Sehgal D. et al. QTL mapping for seedling and adult plant resistance to stripe and leaf rust in two winter wheat populations. Front. Genet. 2023. V. 14. P. 1265859. <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1265859>
- Kokhmetova A.M., Atishova M.N., Galymbek K. Identification of wheat germplasm resistant to leaf, stripe and stem rust using molecular markers. Bulletin of NAS RK. 2020. V.2 (384). P. 45–52. <https://doi.org/10.32014/2020.2518-1467.40>
- Kosman E., Dinooor A., Herrmann A. et al. Virulence Analysis Tool (VAT). User Manual. 2008. <https://en-lifesci.tau.ac.il/profile/kosman>. Accessed 22.01.2024.
- Liu Y., Bai Q., Wang M. et al. Genotyping *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* isolates with SSR and SP-SNP markers reveals dynamics of the wheat stripe rust pathogen in the United States from 1968 to 2009 and identifies avirulence associated markers. Phytopathology. 2021. V. 111 (10). P. 1828–1839. <https://doi.org/10.1094/phyto-01-21-0010-R>
- Luo H., Wang X., Zhan G. et al. Genome-wide analysis of simple sequence repeats and efficient development of polymorphic SSR markers based on whole genome re-sequencing of multiple isolates of the wheat stripe rust fungus. PLOS One. 2015. V. 10 (6). P. e0130362. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130362>
- Malysheva A.A., Kokhmetova A.M., Kumarbayeva M.K. et al. Identification of carriers of *Puccinia striiformis* resistance genes in the population of recombinant inbred wheat lines. International J. Biol. Chem. 2022. 15(1). P. 4–10. <https://doi.org/10.26577/ijbch.2022.v15.i1.01>
- Mikhaylova L.A. Genetics of relationship of leaf rust activator and wheat. By M.M. Levitin (ed.). SPb., VIZR, 2006 (In Russ.).
- Mikhaylova L.A., Gulyaeva E.I., Mironenko N.V. Methods for studying the structure of populations of the leaf rust causative agent. In: Guidelines for plant protection. VIZR, St. Petersburg, 1998, pp. 105–126 (In Russ.).
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. Bioinformatics. 2012. V. 28. P. 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Schachtel G.A., Dinooor A., Herrmann A. et al. Comprehensive evaluation of virulence and resistance data: a new analysis tool. Plant Dis. 2012. 96 (7). P. 1060–1063. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-12-0114-SR>
- Sharma-Poudyal D., Chen X.M., Wan A.M. et al. Virulence characterization of international collections of the wheat stripe rust pathogen, *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2013. V. 97 (3). P. 379–386. <https://doi.org/10.1094/pdis-01-12-0078-re>
- Shaydayuk E.L., Gulyaeva E.I. Characterization of the North-western population of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* on the basis of virulence and representation of invasive *PstS1* and *PstS2* races. Mikologiya i fitopatologiya. 2023. V. 57 (6). P. 435–446 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0026364823060>
- Skolotneva E.S., Kosman E., Kelbin V.N. et al. SSR Variability of stem rust pathogen on spring bread wheat in Russia. Plant Dis. 2023. V. 107 (2). P. 493–499. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-22-2373-RE>
- State commission of the Russian Federation for testing and protection of breeding achievements (FSBI “Gossortkomissiya”). <https://gossortrf.ru/publication/reestry.php>. Accessed 22.01.2024.
- Strand Analysis Software. <https://vgl.ucdavis.edu/STRand>. Accessed 22.01.2024.
- Visser B., Herselman L., Pretorius Z.A. Microsatellite characterisation of South African *Puccinia striiformis* races. South African J. Plant and Soil. 2016. V. 33 (3). P. 161–166. <https://doi.org/10.1080/02571862.2015.1125957>
- Walter S., Ali S., Kemen E. et al. Molecular markers for tracking the origin and worldwide distribution of invasive strains of *Puccinia striiformis*. Ecol. Evol. 2016. V. 6 (9). P. 2790–2804. <https://doi.org/10.1002/ece3.2069>
- Wan A., Muleta K.T., Zegeye H. et al. Virulence characterization of wheat stripe rust fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Ethiopia and evaluation of Ethiopian wheat germplasm for resistance to races of the pathogen from Ethiopia and the United States. Plant Dis. 2017. V. 101 (1). P. 73–80. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-16-0371-RE>
- Wellings C.R. *Puccinia striiformis* in Australia: A review of the incursion, evolution and adaptation of stripe rust in the period 1979–2006. Austr. J. Agric. Res. 2007. V. 58 (6). P. 567–575. <https://doi.org/10.1071/AR07130>
- Zeleneva Y.V., Sudnikova V.P., Buchneva G.N. Immunological characteristics of soft winter wheat varieties in conditions of the CBR. Trudy Kubanskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta. 2022. N 96. P. 95–99 (In Russ.). <https://doi.org/10.21515/1999-1703-96-95-99>

- Zhou X., Fang T., Li K. et al. Yield losses associated with different levels of stripe rust resistance of commercial wheat cultivars in China. *Phytopathology*. 2022. V. 112 (6). P. 1244–1254.
https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-21-0286-R
- Гультяева Е.И., Солодухина О.В. (Gulyaeva, Solodukhina) Ржавчинные болезни зерновых культур // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. 2008. С. 5–11.
- Гультяева Е.И., Шайдаюк Е.Л., Смирнова Р.Е. и др. (Gulyaeva et al.) Разнообразие дагестанской популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы по вирулентности // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2023. Т. 184 (4). С. 190–204.
- Зеленева Ю.В., Судникова В.П., Бучнева Г.Н. (Zeleneva et al.) Иммунологическая характеристика сортов озимой мягкой пшеницы в условиях ЦЧР // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2022. № 96. С. 95–99.
- Иванова Ю.Н., Розенфрeid К.К., Стасюк А.И. и др. (Ivanova et al.) Получение и характеристика линии мягкой пшеницы (Тулайковская 10 × Саратовская 29) с интрогрессией хромосомы пырея *Thinopyrum intermedium* 6Ag12 // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2021. Т. 25 № 7. С. 701–712.
- Михайлова Л.А. (Mikhaylova) Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы / Под ред. акад. РАСХН М.М. Левитина. СПб.: ВИЗР, 2006. 80 с.
- Михайлова Л.А., Гультяева Е.И., Мироненко Н.В. (Mikhaylova et al.) Методы исследований структуры популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы // Сборник методических рекомендаций по защите растений. СПб.: ВИЗР; 1998. С. 105–126.
- Шайдаюк Е.Л., Гультяева Е.И. (Shaydayuk, Gulyaeva) Характеристика северо-западной популяции *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* по признаку вирулентности и представленности инвазивных рас PstS1 и PstS2 // Микология и фитопатология. 2023. Т. 57. № 6. С. 435–446.

Diversity of Northwestern and North Caucasian Populations of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* by Virulence and Microsatellite Loci in 2022

E. I. Gulyaeva^{a,*} and E. L. Shaydayuk^{2,##}

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

*e-mail: eigulyaeva@gmail.com

##e-mail: eshaydayuk@bk.ru

Yellow rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, *Pst*) is a potentially dangerous disease of wheat. Genetic protection of wheat is an environmentally safe method of control. For its successful application, information on the structure of regional populations of the pathogen is needed. The purpose of these studies is to characterize the virulence and molecular polymorphism of Russian *Pst* populations in 2022. Wheat leaves with *Pst* urediniopustules were obtained from the North Caucasus (Krasnodar Territory, Dagestan, Kalmykia) and Northwestern (Leningrad region) regions. Virulence analysis was performed on 14 isogenic lines (AvocetNIL) and 15 differentiator varieties. The polymorphism of 20 microsatellite loci was evaluated in molecular analysis. We used SSR markers recommended by the Global Rust Reference Center. Virulence was studied in 74 monopustular isolates: 29 Dagestan, 10 Krasnodar, 5 Kalmyk, 30 northwestern. Resistance to all isolates was shown for lines with genes *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr24*, *Yr26* and varieties Moro (*Yr10*, *YrMor*) and Nord Desprez (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*). Isolates virulent to the *AvYr17* line were detected for the first time in Dagestan and Krasnodar populations. They were moderately represented in the northwestern population (13%). Significant variation was observed in lines and varieties with the *Yr1* and *Yr3* genes. There was a decrease in virulence to *Yr7* and *YrSp* compared to 2019–2021. 28 phenotypes (races) were determined in the virulence analysis (15 in Dagestan, 11 in North West, 3 in Krasnodar and 2 in Kalmyk). A common phenotype was noted for three North Caucasian *Pst* samples. The genetic distances between the identified phenotypes were estimated. In the multidimensional diagram, most of them combined together in a common group, with the exception of three Dagestan phenotypes with the fewest virulence alleles. According to the *Fst* index, Dagestan and Kalmyk *Pst* collections were characterized by high similarity; others differed moderately from them. The long-term virulence dynamics (2019–2022) of *Pst* populations in the Northwestern and North Caucasian regions was assessed. High similarity was determined between all regional population samples in 2019 and 2020. The northwestern and Dagestan populations differed slightly from them in 2021 and 2022. In 2022, the Krasnodar and Kalmyk populations were divided into separate groups, which differed from each other and from the main group. Long-term results of virulence analysis indicate a high dynamic of the structure of *Pst* populations in Russia. All North Caucasian isolates and 23 Northwestern isolates were used in the SSR analysis. Six loci (RYN3, RYN9, RYN12, WU6, RJO21, RJO24) were monomorphic. Three polymorphic alleles were identified in the RYN13 and RJO27 loci and two in the remaining studied ones. Significant deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium are noted for most loci. The observed heterozygosity exceeded the

expected one, which indicates an excess of heterozygotes and the clonal origin of the population. The studied collection of isolates was represented by 20 multilocus genotypes (MGs) (Dagestan and Northwestern – 11 each, Krasnodar – 3, Kalmyk – 1). Common genotypes were detected in Dagestan, Krasnodar and Northwestern populations (MG_1); Dagestan, Kalmyk and Northwestern (MG_2); Dagestan and Krasnodar (MG_3, MG_4). The genetic distances between MGs were estimated. In the multidimensional diagram, they are divided into 4 groups. The main group included 80% of MGs. One Dagestan MG, two Northwestern MG and MG_3 common for Dagestan and Krasnodar collections, significantly differentiated from the main group and among themselves. According to the *Fst* index, most regional *Pst* collections were moderately differentiated among themselves, with the exception of Dagestan and Kalmyk, which is consistent with the virulence analysis. According to the Mantel test, a moderate correlation was found between the results of virulence analysis and SSR ($r = 0.6$). This indicates that both analyses can be used in assessing the genetic polymorphism of *Pst*. The high variability of Russian populations based on virulence and microsatellite loci determines the need for annual monitoring of regional *Pst* populations in Russia.

Keywords: population, SSR markers, *Triticum aestivum*, yellow rust, *Yr* genes