

## Грибы рода *Fusarium*, ассоциированные с древесными растениями на территории России

Ю. А. ЛИТОВКА<sup>1, 2</sup>, Х. ЧЕН<sup>3</sup>, В. ЛИ<sup>3</sup>, И. Н. ПАВЛОВ<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Сибирский государственный университет науки и технологий  
имени академика М. Ф. Решетнева  
660037, Красноярск, просп. им. газеты Красноярский рабочий, 31  
E-mail: litovkajul@rambler.ru

<sup>2</sup>Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50 / 28

<sup>3</sup>Институт защиты растений, Академия сельскохозяйственных наук Цзянсу  
210014, Китай, Цзянсу, Нанкин

Статья поступила 20.03.2023

После доработки 24.03.2023

Принята к печати 24.03.2023

### АННОТАЦИЯ

В настоящее время таксономия фузариоидных грибов претерпела существенные изменения за счет уточнения их статуса молекулярно-генетическими методами, что привело к появлению новых видов / родов и упразднению старых. Представление о видовом разнообразии и распространенности грибов рода *Fusarium* не всегда соответствует современной таксономии и требует тщательного пересмотра. В данной работе осуществлена систематизация многолетних данных по видовому составу и специализации грибов, ассоциированных с древесными растениями, на территории России (Дальний Восток, Сибирь, Северо-Западный регион, Крым). Проведена молекулярно-генетическая идентификация 53 изолятов, предварительно идентифицированных как *Fusarium* spp. По совокупности морфологических признаков, филогенетического анализа и экологических предпочтений выявлено пять видовых комплексов *Fusarium*; идентифицировано 11 видов *Fusarium* (*F. acuminatum*, *F. avenaceum*, *F. equiseti*, *F. oxysporum*, *F. redolens*, *F. reticulatum*, *F. sambucinum*, *F. sporotrichioides*, *F. torulosum*, *F. tricinctum*, *F. venenatum*) и один близкородственный вид рода *Neocosmospora* (*N. solani*). На древесных растениях наибольшим количеством видов представлен видовой комплекс *Fusarium tricinctum*: *F. acuminatum*, *F. avenaceum*, *F. reticulatum*, *F. torulosum* и *F. tricinctum*. Максимальное количество изолятов (17) относится к виду *F. avenaceum*, ассоциированному с различными растениями на всей изученной территории. В лесных питомниках (Средняя и Южная Сибирь) на ювенильных растениях, подверженных трахеомикозному увяданию, выявлено семь видов *Fusarium* и *N. solani*; при этом *F. oxysporum*, *F. equiseti* и *N. solani* были обнаружены только на сеянцах хвойных первого года вегетации. В естественных и парковых насаждениях, где фузариоидные грибы преимущественно являются сапротрофами и эндофитами, обнаружено девять видов *Fusarium*, из них *F. tricinctum*, *F. torulosum*, *F. venenatum* и *F. reticulatum* не выделялись из патологического и семенного материала в лесопитомниках.

**Ключевые слова:** фитопатогенные грибы, видовые комплексы, идентификация, растение-хозяин, древесные растения, фузариоидные грибы, *Fusarium*, *Neocosmospora*.

## ВВЕДЕНИЕ

Фузариоидные грибы являются представителями биологически неоднородной группы с различными жизненными стратегиями (сапротрофы, эндофиты, факультативные паразиты). Большинство из них обладает широкой филогенетической специализацией, строго не ограничено ареалом растения-хозяина и характеризуется различными экологическими потребностями. Фитопатогенные и токсинообразующие виды *Fusarium* и родственных родов вызывают заболевания широкого круга растений, включая ценные сельскохозяйственные культуры, плантационные и парковые растения, лесорастительный и семенной материал; способны причинять ущерб животным, человеку и, в целом, продовольственной безопасности. На плотность популяции грибов оказывают влияние биотические (наличие ростового субстрата, сортовые особенности растения-хозяина, состав микрофлоры), абиотические (осадки, температура, влажность) и технологические (севооборот, соотношение азота и фосфора в почве, сроки сева, применение фунгицидов) факторы [Билай, 1977; Дьяков, 1998; Семенкова, Соколова, 2004; Гагкаева и др., 2011].

Классификация грибов рода *Fusarium* более 200 лет является объектом многочисленных попыток исследователей оценить разнообразие их признаков, выявить и систематизировать реально существующие виды. С момента описания рода *Fusarium* (Link, 1809) его таксономическая структура претерпела ряд существенных изменений; за прошедшие годы опубликовано несколько таксономических систем, в которых число видов значительно варьировало. В 80-х годах XX в. широкое распространение приобрели системы Герлаха, Ниренберга [Gerlach, Nirenberg, 1982] и Нельсона, Тауссоуна, Маразаса [Nelson et al., 1983] с подробным руководством по морфологической идентификации, требующей достаточно длительного времени и высокой квалификации. Основная проблема морфологической диагностики заключается в использовании высокоизменчивых признаков, при этом варибельность микроструктур не имеет четко выраженных критериев. Наличие серповидно-веретеновидных макроконидий в настоящее время не является основополагающим критерием для отнесения гриба к роду

*Fusarium*, поскольку аналогичные структуры формируют и представители других родов [Leslie, Summerell, 2006; Гагкаева и др., 2011; O'Donnell et al., 2013; Lombard et al., 2019b; Crous et al., 2021; Wang et al., 2022]. Современные научные исследования изменили понимание сущности концепции вида в целом и представителей рода *Fusarium* в частности. Появился новый термин “видовой комплекс” (species complex), обобщающий характерные морфологические признаки. Однако выявление свойств определенного вида внутри комплекса требует дополнительных исследований, поскольку морфологически схожие изоляты могут обладать существенными генетическими различиями [Гагкаева и др., 2011; Crous et al., 2021; Wang et al., 2022]. В течение последних трех десятилетий активно публикуются описания новых видов *Fusarium* [Sandoval-Denis et al., 2018; Crous et al., 2021; Wang et al., 2022], для подтверждения видового статуса и выявления родственных связей которых используют молекулярно-генетические методы и анализ спектра вторичных метаболитов. Филогенетические исследования вышли на первый план, стали необходимым этапом для идентификации фузариоидных грибов и привели к существенным разногласиям среди таксономистов о родовых границах *Fusarium* [Gräfenhan et al., 2011; Schroers et al., 2011; Geiser et al., 2013]. Многие классические морфологические секции (по Волленвеберу и Рейнкину) оказались полифилетическими [O'Donnell et al., 2013]. Филогенетический анализ по 10 локусам позволил выделить новые рода, например *Bisifusarium* (комплекс видов *F. dimerum*), *Rectifusarium* (комплекс видов *F. ventricosum*), и восстановить старые родовые названия, например *Albonectria* (комплекс видов *F. decemcellulare*) и *Neocosmospora* (комплекс видов *F. solani*) [Lombard et al., 2015]. Повторное мультилокусное филогенетическое исследование фузариоидных таксонов в семействе Nectriaceae на основе объединенного набора данных ITS-LSU-rpb1-rpb2-tef1 показало [Crous et al., 2021], что концепция *Fusarium* в широком понимании в настоящее время охватывает 20 различных родов, включая четыре новых рода – *Luteonectria*, *Nothofusarium*, *Scolecofusarium*, *Setofusarium*. *Fusarium* sensu stricto включает комплексы 18 видов, которые являются представителями клады

*Gibberella* [O'Donnell et al., 2013; Lombard et al., 2015; Sandoval-Denis et al., 2018; Lombard et al., 2019b; Crous et al., 2021] и последовательно сочетают монофилию, морфологию половых и бесполовых морф, биохимические особенности.

Отсутствие универсального принципа классификации фузариоидных грибов осложняет их практическую идентификацию и приводит к наличию существенных противоречий среди исследователей. Учитывая важность грибов рода *Fusarium* и родственных видов, необходимо уточнение их видовой разнообразия и распространения в различных биоценозах в рамках современной таксономической структуры. Настоящая работа является одним из этапов по исследованию биоразнообразия фузариоидных таксонов на территории России и посвящено видам, ассоциированным с древесными растениями.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в шести регионах Российской Федерации: Дальний Восток (Камчатский край, 52–53° с. ш., 157–158° в. д.); Сибирь (Красноярский край, 53–57° с. ш., 92–96° в. д.; Республика Тыва, 51–52° с. ш., 92–95° в. д.); Томская область, 56° с. ш., 85° в. д.); Северо-Западный регион (Ленинградская область, 59° с. ш., 30° в. д.); Республика Крым (Южный берег Крыма, 44° с. ш., 34° в. д.) в период 2012–2022 гг.

Объектами исследований служили: семена (*Larix sibirica* Ledeb., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* DuTour, *Pinus sylvestris* L.); шишки (*Cupressus sempervirens* L., *Cupressus macrocarpa* Hartw., *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Cedrus atlantica* (Endl.) Monetti ex Carriere, *Cedrus libani* A. Rich., *P. sylvestris*); желуди (*Quercus robur* L., *Quercus pubescens* Willd); корни взрослых растений (*Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J. Buchh., *Trachycarpus* H. Wendl., *Betula ermanii* Cham., *Betula pendula* Roth, *Aesculus hippocastanum* L., *Vitis vinifera* L., *R. aureum*, *L. sibirica*) и сеянцев хвойных первого года вегетации (*L. sibirica*, *P. obovata*, *P. sibirica*, *P. sylvestris*); хвоя (*Juniperus communis* L., *P. nigra* subsp. *pallasiana*); листья (*Rhododendron aureum* Georgi, *Rhododendron camtschaticum* Pall.); побеги и керны (*Abies sibirica* Ledeb., *Abies numidica* de Lan-

noy ex Carrière, *Picea pungens* Engelm., *Berberis sibirica* Pall., *C. sempervirens*, *C. atlantica*, *C. libani*, *R. aureum*, *J. communis*, *P. obovata*, *P. sibirica*). Всего было обследовано 25 видов растений-хозяев; на территории Камчатского края – 3; в Красноярском крае – 9; в Республике Тыва – 2; в Томской области – 2; в Ленинградской области – 3; на Южном берегу Крыма – 10.

Для выделения, идентификации и хранения чистых культур использовали агаризованные питательные среды: селективный агар и 2 % мальт-экстракт агар (МЭА) с 0,5 % танина (выделение из растительных тканей); МЭА и овсяный агар (хранение культур); гвоздично-листовой агар (ГЛА) и синтетический агар с низким содержанием питательных веществ (SNA) (исследование микроструктур – на средах формируется обильное спороношение со стандартными размерами конидий и невысокой вариабельностью); картофельно-декстрозный агар (КДА) (пигментообразование); почвенный агар (ПА) (индукция хламидоспор) [Методы..., 1982; Nelson et al., 1983; Leslie, Summerell, 2006; Crous et al., 2021].

Выделение грибов из предварительно стерилизованного растительного материала (стерилизующий агент 70 % этанол, 2–3 мин, с последующей промывкой стерильной водой и подсушиванием) осуществляли методом накопления во влажной камере с последующим переносом культуры на питательную среду, а также методом раскладки растительных фрагментов непосредственно на питательную среду при 24–26 °С. Для ограничения радиальной скорости роста во избежание слияния быстрорастущих колоний в среду перед стерилизацией добавляли 0,5 % танина [Методы..., 1982; Nelson et al., 1983; Leslie, Summerell, 2006]. Моноспоровые культуры получали из спородохиев и пионот либо смеси гиф и конидий в стерильной воде на тонком слое 2%-го водного агара [Leslie, Summerell, 2006; Гагкаева и др., 2011].

Морфологию колоний и пигментацию определяли на КДА в течение 7–14 суток при 22–24 °С при 12-часовом фотопериоде (УФ-свет с длиной волны 320–400 нм / темнота) [Leslie, Summerell, 2006; Crous et al., 2021]; цвет реверса колонии (рис. 1) оценивали по шкале Корнерупа и Ваншера [Kornerup, Wansecher, 1978]. Радиальную скорость роста (мм/сут) определяли на среде Чапека с различными источни-

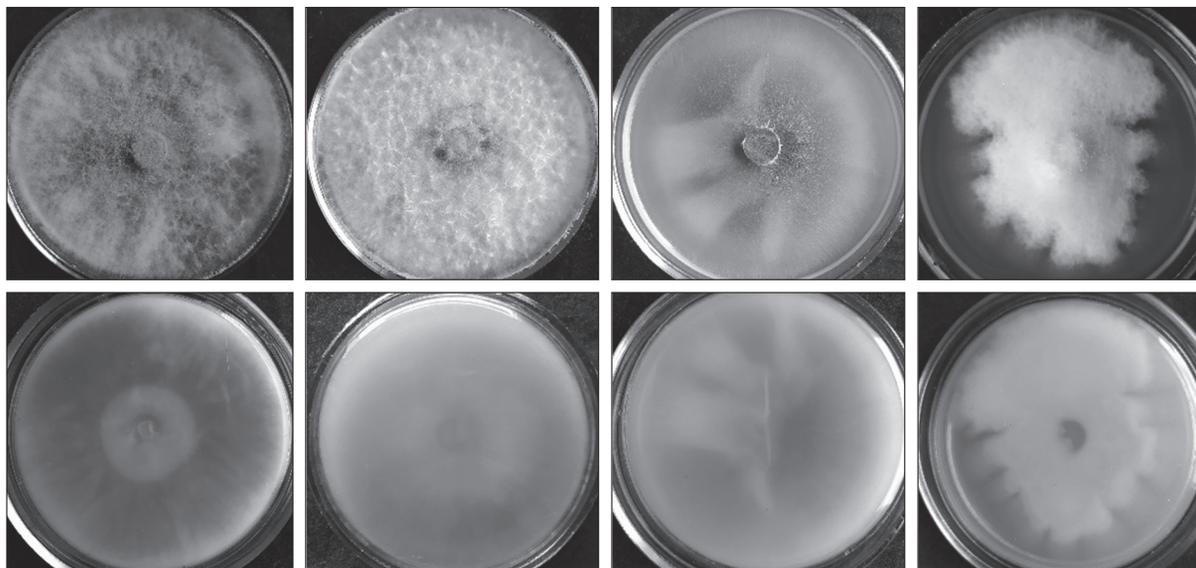


Рис. 1. Морфологические особенности мицелия (вверху) и пигментация реверса колоний (внизу) на картофельно-декстрозном агаре (10-е сутки, 25 °С) на примере нескольких видов *Fusarium*, ассоциированных с древесными растениями. Слева направо: *F. sporotrichioides*, *F. avenaceum*, *F. oxysporum*, *F. equiseti*

ками углеродного питания (глюкоза, сахароза, крахмал, целлюлоза) при 8, 18, 28 ± 1 °С.

Морфологию мицелия и репродуктивных структур (форма и строение макроконидий; строение конидиефоров; наличие, форма и расположение микроконидий и хламидоспор; наличие и особенности строения мезоконидий) исследовали на ГЛА, SNA и ПА при 24–26 °С в витальных микрокамерах и прижизненных препаратах [Leslie, Summerell, 2006; Crous et al., 2021]. Использовали световой микроскоп (Nikon Eclipse Ni-U, Токио, Япония) и цифровую камеру Nikon D5100 (увеличение 1000–1500 раз) (рис. 2) и растровый электронный микроскоп ТМ-1000 с увеличением до 10000 крат с разрешением 35 нм (рис. 3).

Геномную ДНК экстрагировали из мицелия семисуточных культур, выращенных на КДА, с использованием модифицированного протокола СТАВ; ДНК хранили при –20 °С. Для определения видовой принадлежности исследуемых штаммов грибов была использована технология секвенирования ДНК гена фактора элонгации трансляции (*TEF-1α*) и второй по величине субъединицы РНК-полимеразы (*RPB2*) [Crous et al., 2009, 2021].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование различных образцов древесных растений показало, что представленность

фузариоидных грибов варьирует в зависимости от растения-хозяина и географического региона. Виды были идентифицированы на основе сравнения морфологических особенностей и последовательностей ДНК генов *RPB2* и *TEF-1α* в сочетании с филогенетическим анализом. Филогении построены с использованием последовательностей из 69 изолятов, включая 12 новых штаммов фузариоидных грибов, секвенированных по одному или двум локусам. Последовательности для этих изолятов были выровнены и отсортированы по таксону *Atractium stilbaster* (Link) [Crous et al., 2021]; последовательности взяты из NCBI GenBank. Пять видовых комплексов *Fusarium* (*F. oxysporum* (FOSC), *F. redolens* (FRSC), *F. incarnatum-equiseti* (FIESC), *F. sambucinum* (FSAMSC), *F. tricinctum* (FTSC)) сформировали хорошо поддерживаемые клады (рис. 4), а также комплекс видов *Neocosmospora* (NSC), представленный видом *Neocosmospora solani* (Mart.) L. Lombard & Crous (панее *Fusarium solani* (Mart.)).

Таким образом, 53 изолята, предварительно идентифицированные как *Fusarium* spp., были отнесены к пяти видовым комплексам и 11 видам в пределах рода *Fusarium*; два изолята являлись представителями близкородственного рода *Neocosmospora*. У трех штаммов не удалось точно определить видовую принадлежность: два изолята были отне-

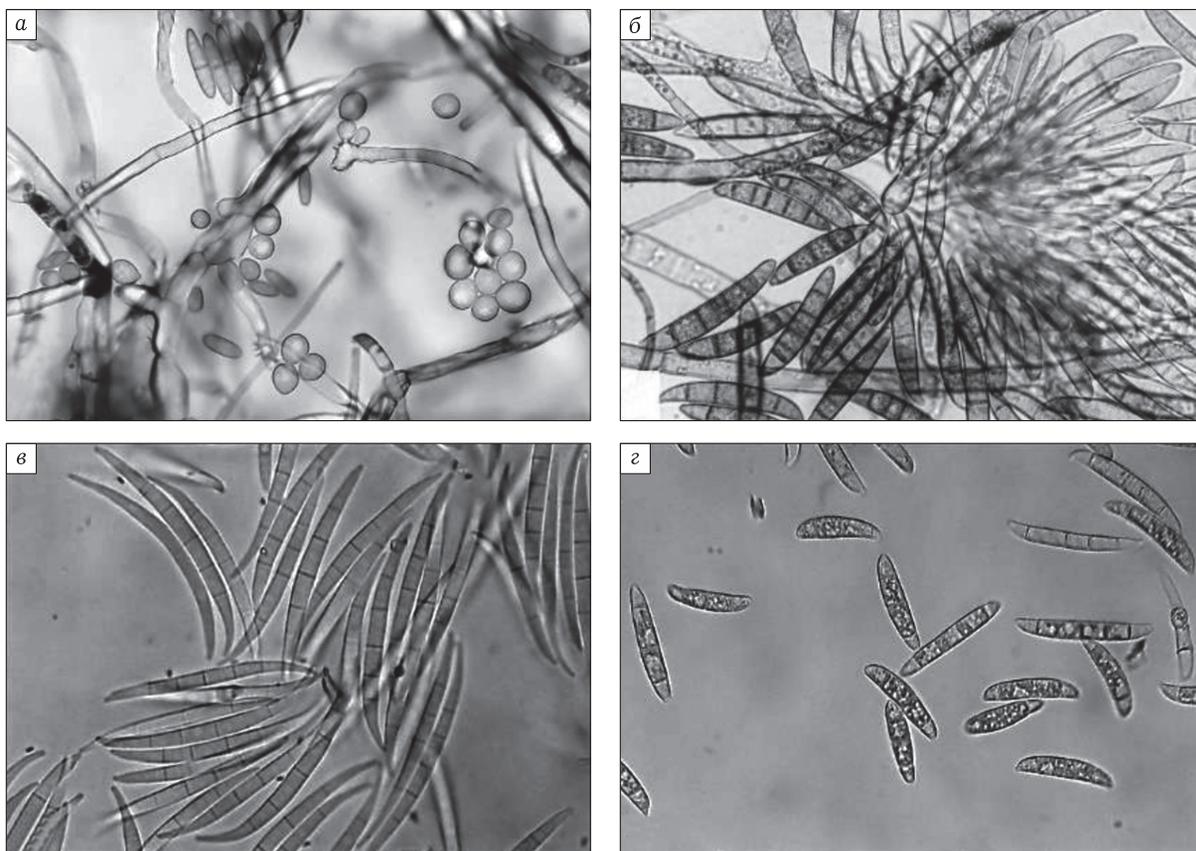


Рис. 2. Светопольная микроскопия ( $\times 1500$ ) микроструктур некоторых фузариоидных грибов: а – микроконидии *Fusarium sporotrichioides*; б – макроконидии *F. sambucinum*; в – макроконидии *F. avenaceum*; з – макроконидии *Neocosmospora solani*

сены к видовому комплексу *F. fujikuroi*, один изолят – к *Neocosmospora* sp. (табл. 1).

Наиболее широко (пять видов, 29 изолятов) на древесных растениях представлен видовой комплекс *Fusarium tricinctum* (FTSC): *Fusarium acuminatum* Ellis & Everh., *Fusarium avenaceum* (Fr.) Sacc., *Fusarium reticulatum* Mont., *Fusarium torulosum* (Berk. & M. A. Curtis) Nirenberg и *Fusarium tricinctum* (Corda) Sacc. Грибы были выделены из всех исследуемых родов растений-хозяев, за исключением *Cedrus* и *Aesculus*. Максимальное количество изолятов (17) относится к виду *F. avenaceum*, представленному на различных хвойных (*A. sibirica*, *J. communis*, *P. obovata*, *P. sibirica*, *P. sylvestris*, *S. giganteum*) и лиственных (*B. sibirica*, *Q. robur*, *R. aureum*) растениях на всей изученной территории (табл. 2), при этом 11 штаммов изолировано в Сибири. Пять изолятов *F. tricinctum* выделено из хвойных в Сибири (корни *A. sibirica* и *P. obovata*), Северо-Западном регионе (корень *L. sibirica*)

и Крыму (хвоя *P. pallasiana* и побег *P. pungens*). Вид *F. torulosum* (3 изолята) выявлен только на Дальнем Востоке на листе *R. camtschaticum*, корнях *R. aureum* и *B. ermanii*. Виды *F. acuminatum* (3 изолята) и *F. reticulatum* (1 изолят) обнаружены только в южных регионах и в незначительном количестве. Южно-сибирский штамм *F. acuminatum* выделен в Тыве из семян *L. sibirica*; два крымских штамма изолированы из корня *V. vinifera* и побега *C. sempervirens*. Единственный изолят *F. reticulatum* выделен в Крыму из корня *T. fortune*.

Вторым по видовому разнообразию является комплекс *Fusarium sambucinum* (FSAMSC), представленный на исследуемой территории тремя видами (8 изолятов): *Fusarium sambucinum* Fuckel, *Fusarium sporotrichioides* Sherb. и *Fusarium venenatum* Nirenberg. Максимальное количество изолятов (5) относится к виду *F. sporotrichioides*, обнаруженному на семенах и сеянцах хвойных (*L. sibirica*, *P. obovata*,

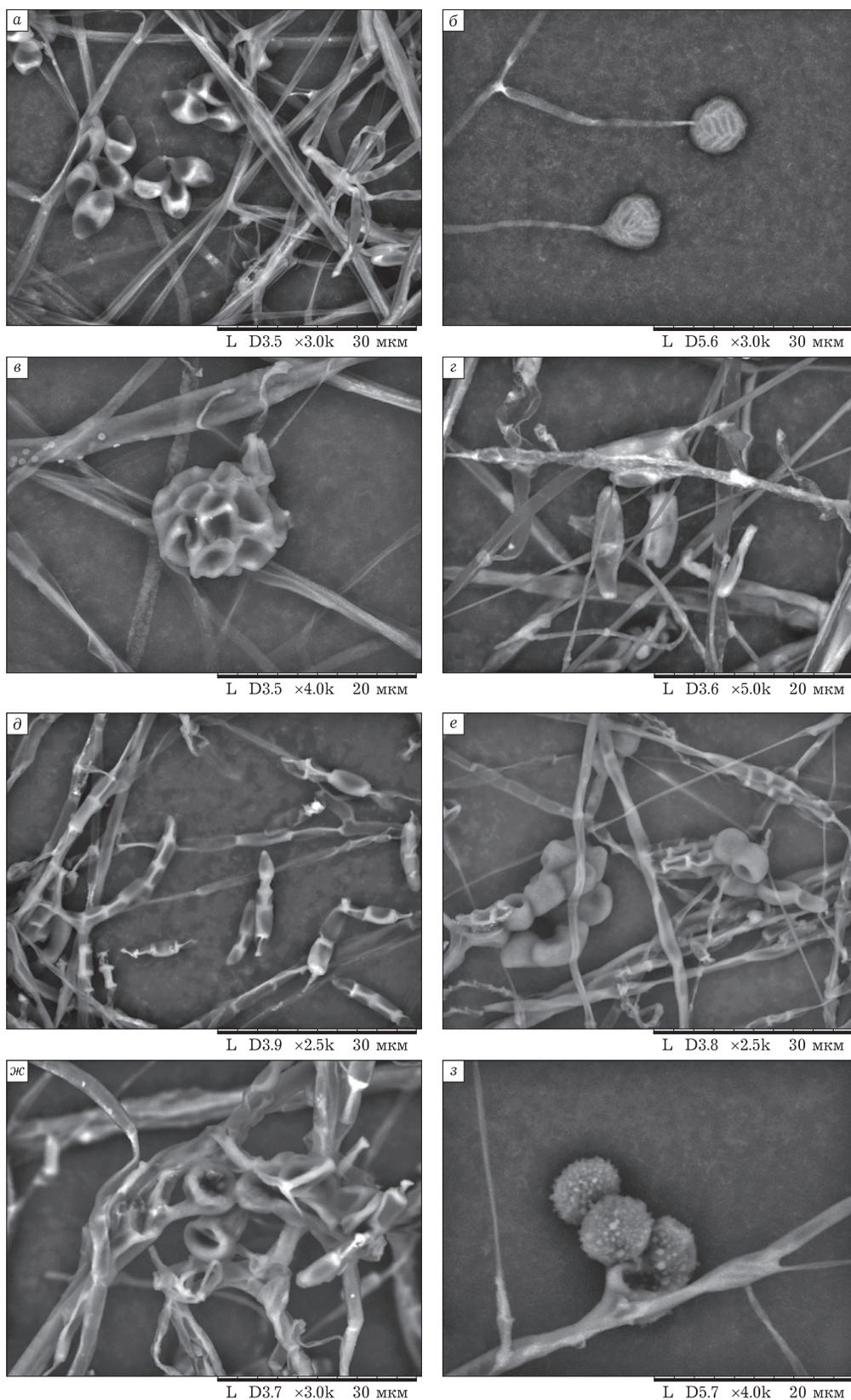


Рис. 3. Растровая электронная микроскопия ( $\times 3000-5000$ ) микроструктур грибов рода *Fusarium*: а-г – мидоформа и взаимное расположение микроконидий; д, е – макроконидии; ж – конидиофоры; з – хламидоспоры

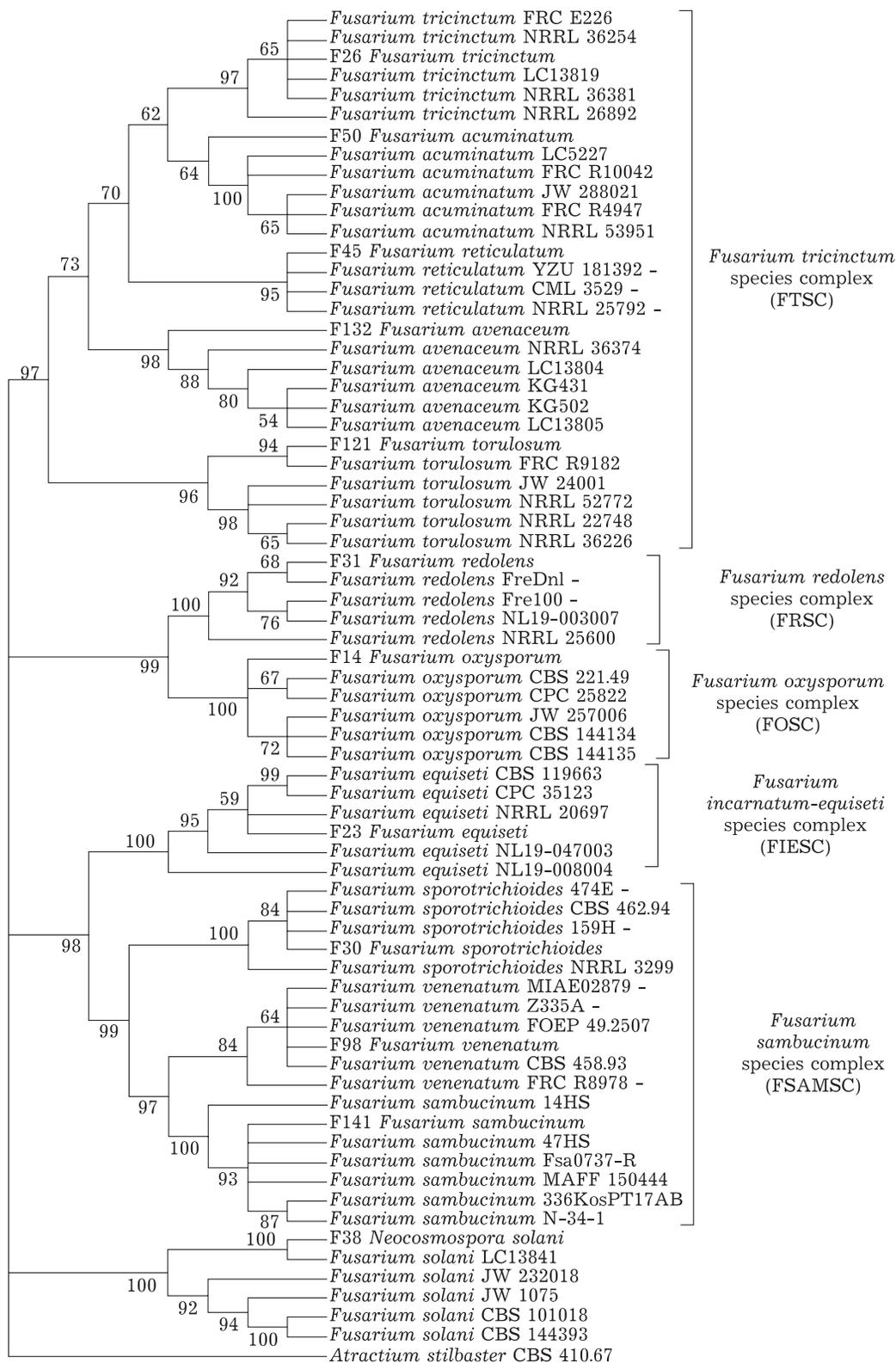


Рис. 4. Филогенетическое дерево на основе метода максимального правдоподобия (ML) 12 новых штаммов *Fusarium* spp. и последовательностей *Fusarium* sp. из NCBI GenBank с использованием праймеров TEF-1α. Бутстреп-значения более 50 % указаны рядом с кластерами. В качестве внешней группы использовали *Atractium stilbaster*

Результаты молекулярно-генетической и морфологической идентификации фузариоидных грибов, ассоциированных с древесными растениями в различных регионах России

Комплекс видов, вид	Регион	Растение-хозяин	Источник выделения	Количество изолятов	
1	2	3	4	5	
<b>Род <i>Fusarium</i></b>					
<i>Fusarium oxysporum</i> species complex, FO SC					
<i>F. oxysporum</i>	Красноярский край (Средняя Сибирь)	<i>Pinus sibirica</i>	Корень сеянца	2	
		<i>Pinus sylvestris</i>	Семена	1	
		<i>Picea abies</i>	»	1	
	Республика Тыва (Южная Сибирь)	<i>Larix sibirica</i>	Семена, корень сеянца	2	
<i>Fusarium redolens</i> species complex, FR SC					
<i>F. redolens</i>	Красноярский край	<i>Picea abies</i>	Семена	1	
		<i>Pinus sylvestris</i>	Корень сеянца	1	
	Южный берег Крыма	<i>Quercus pubescens</i>	Корень	1	
<i>Fusarium incarnatum-equiseti</i> species complex, FI ESC					
<i>F. equiseti</i>	Республика Тыва	<i>Larix sibirica</i>	Семена	1	
			Корень сеянца	2	
<i>Fusarium sambucinum</i> species complex, FS AM SC					
<i>F. sambucinum</i>	Красноярский край		<i>Abies sibirica</i>	Древесина, kern	1
			<i>Picea obovata</i>	Корень сеянца	1
<i>F. sporotrichioides</i>	Красноярский край		<i>Pinus sylvestris</i>	»	1
			<i>Picea obovata</i>	»	1
			<i>Larix sibirica</i>	Семена	1
			<i>Betula pendula</i>	Корень	1
				»	1
<i>F. venenatum</i>	Ленинградская область	<i>Aesculus hippocastanum</i>	»	1	
	Ленинградская область	<i>Aesculus hippocastanum</i>	»	1	
<i>Fusarium tricinctum</i> species complex, FT SC					
<i>F. acuminatum</i>	Республика Тыва	<i>Larix sibirica</i>	Семена	1	
	Южный берег Крыма		<i>Cupressus sempervirens</i>	Побег	1
			<i>Vitis vinifera</i>	Корень	1
<i>F. avenaceum</i>	Камчатский край		<i>Rhododendron aureum</i>	Лист	1
			Корень	1	
			Побег	1	
	Красноярский край		<i>Picea obovata</i>	Древесина, kern	1
			<i>Pinus sylvestris</i>	Семена	1
			<i>Juniperus communis</i>	Хвоя	1
			Побег	1	
	Томская область		<i>Berberis sibirica</i>	Побег	1
			<i>Abies sibirica</i>	Древесина, kern	4
			<i>Pinus sibirica</i>		2
			<i>Quercus robur</i>	Желудь	2
<i>F. reticulatum</i>	Южный берег Крыма	<i>Sequoiadendron giganteum</i>	Корень	1	
	Южный берег Крыма	<i>Trachycarpus fortunei</i>	»	1	
<i>F. torulosum</i>	Камчатский край		<i>Rhododendron camtschaticum</i>	Лист	1
			<i>Rhododendron aureum</i>	Корень	1
			<i>Betula ertmanii</i>	»	1
			<i>Abies sibirica</i>	»	1
<i>F. tricinctum</i>	Красноярский край		<i>Picea obovata</i>	»	1
			<i>Larix sibirica</i>	»	1
			<i>Picea pungens</i>	Побег	1
			<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i>	Хвоя	1

1	2	3	4	5
<i>Fusarium fujikuroi</i> species complex, FFSC				
<i>Fusarium</i> sp.	Красноярский край	<i>Picea abies</i> <i>Pinus sylvestris</i>	Хвоя Корень сеянца	1 1
<b>Род <i>Neocosmospora</i></b>				
<i>N. solani</i>	Красноярский край	<i>Pinus sylvestris</i>	Семена	1
<i>Neocosmospora</i> sp.	Ленинградская область	<i>Aesculus hippocastanum</i>	Почва	1

*P. sylvestris*) и корне *B. pendula* в Красноярском крае, а также на корне *A. hippocastanum* в Ленинградской области. Два изолята

*F. sambucinum* выделены из сеянца *P. obtusifolia* первого года вегетации и древесины *A. sibirica* в Красноярском крае. Единственный

Т а б л и ц а 2

**Видовые комплексы фузариоидных грибов по их представленности в регионе исследования (в порядке убывания) и на растении-хозяине**

	Видовой комплекс							
	FTSC*	<i>Fusarium avenaceum</i> **	FSAMSC	FRSC	FOSC	NCS	FFSC	FIESC
Количество регионов обнаружения грибов	6	5	2	2	2	2	1	1
Количество / % обследованных видов-хозяев, на которых грибы обнаружены***	17 / 68,0	9 / 36,0	6 / 50,0	3 / 15,8	4 / 36,4	2 / 16,7	2 / 22,2	1 / 50,0
Род / количество видов								
<i>Abies</i> / 2	x	x	x					
<i>Cedrus</i> / 2								
<i>Cupressus</i> / 2	x	x						
<i>Juniperus</i> / 1	x	x						
<i>Larix</i> / 1	x		x		x			x
<i>Picea</i> / 3	x	x	x	x	x		x	
<i>Pinus</i> / 3	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Sequoiadendron</i> / 1	x	x						
<i>Aesculus</i> / 1			x			x		
<i>Berberis</i> / 1	x	x						
<i>Betula</i> / 2	x		x					
<i>Quercus</i> / 2	x	x		x				
<i>Rhododendron</i> / 2	x	x						
<i>Trachycarpus</i> / 1	x							
<i>Vitis</i> / 1	x							

\* Комплексы видов: FTSC – *F. tricinctum*, FSAMSC – *F. sambucinum*, FRSC – *F. redolens*, FOSC – *F. oxysporum*, NCS – *Neocosmospora*, FFSC – *F. fujikuroi*, FIESC – *F. incarnatum-equiseti*.

\*\* Наиболее часто встречаемый вид из комплекса FTSC.

\*\*\* Количество обследованных видов в различных регионах неодинаково.

изолят *F. venenatum* обнаружен в Ленинградской области на корне *A. hippocastanum* (см. табл. 1).

Остальные видовые комплексы *Fusarium* представлены единичными видами и небольшим количеством изолятов. Следует отметить, что штаммы из комплексов *F. oxysporum*, *F. incarnatum-equiseti* и *F. fujikuroi* выделены только в Сибири, преимущественно из семян хвойных (*L. sibirica*, *P. abies*, *P. sylvestris*) и корневой системы больных сеянцев (*L. sibirica*, *P. sibirica*, *P. sylvestris*). *Fusarium equiseti* (Corda) Sacc. был ассоциирован только с семенами и сеянцами *L. sibirica* в Южной Сибири (Тыва), а изоляты *F. fujikuroi* SC – с сеянцами *P. sylvestris* и хвоей *P. abies* в Средней Сибири (Красноярский край). Три изолята *Fusarium redolens* Wollenw. обнаружены в различных географических регионах: два сибирских штамма выделены из семян *P. abies* и корневой системы больного сеянца *P. sylvestris* в лесопитомниках Красноярского края; крымский штамм изолирован из корня *Q. pubescens*. Помимо представителей рода *Fusarium* в исследуемом растительном материале выявлены два изолята из близкого рода *Neocosmospora*: сибирский штамм *N. solani* выделен из семян *P. sylvestris*; северо-западный штамм *Neocosmospora* sp. изолирован из корня *A. hippocastanum*.

Как показало исследование, фузариоидные грибы чаще выявлялись на представителях рода *Pinus* различных возрастов, на которых обнаружены все видовые комплексы, за исключением *F. incarnatum-equiseti* (в нашем случае ассоциированным только с сеянцами *L. sibirica* в Тыве). На видах рода *Picea* обнаружено пять видовых комплексов (за исключением *F. incarnatum-equiseti* и *Neocosmospora*); на *L. sibirica* – четыре видовых комплекса (см. табл. 2). На видах родов *Abies*, *Aesculus* и *Quercus* выявлено по два видовых комплекса; на остальных растениях – по одному комплексу (у всех FTSC); на двух видах *Cedrus* фузариоидные грибы обнаружить не удалось.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Грибы рода *Fusarium* обладают достаточно широкой специализацией, в том числе филогенетической и органотропной; некоторые виды являются главной причиной воз-

никновения болезней у различных растений-хозяев. Распространение фузариоидных грибов в агроценозах, лесопитомниках и естественных биоценозах существенно варьирует в зависимости от их биоэкологических особенностей, при этом микогеография видов обстоятельно исследована преимущественно на сельскохозяйственных культурах. Грибы рода *Fusarium* распространены во всех зерносеющих регионах, включая районы со сложными почвенно-климатическими условиями для жизнедеятельности грибов (Якутия, Архангельская область, Поволжье, Красноярский край и др.).

Гораздо в меньшей степени исследован видовой состав фузариоидных грибов в лесных питомниках, где при невысоком разнообразии выращиваемого лесопосадочного материала (вплоть до условий монокультуры) снижается супрессивность почв, увеличивается численность почвообитающих фитопатогенов за счет активизации доминирующих агрессивных видов, что способствует развитию эпифитотий. Сосудистый микоз сеянцев первого года вегетации наносит существенный ущерб, в большинстве лесничеств наблюдается выпад в пределах 15–20 %, а при неблагоприятных почвенно-климатических условиях – до 75–80 %. К заболеванию более восприимчивы посевы хвойных (*Larix*, *Picea* и *Pinus*), в меньшей степени – посевы лиственных пород [Драчков, Тырышкина, 1970; Крутов, 1994; Громовых и др., 2005; Stewart et al., 2019; Dobbs et al., 2023].

В разные годы в лесных питомниках Западной Сибири выявлены виды *Fusarium bulbigenum* Cooke & Masee, *Fusarium graminearum* Schwabe, *Fusarium javanicum* Koord., *Fusarium moniliforme* J. Sheld. и *Fusarium nivale* (Fr.) Sorauer [Жуков, 1978]. В Красноярском крае обнаружены *F. avenaceum*, *Fusarium culmorum* (Wm. G. Sm.) Sacc., *Fusarium heterosporum* Nees & T. Nees, *Fusarium solani* (Mart.) Sacc., *F. oxysporum*, *F. moniliforme*, *Fusarium sporotrichiella* Bilaĭ. [Гукасян, Кухарская, 1971; Якименко, Гродницкая, 1997; Громовых и др., 2005]. В Средней и Южной Сибири фузариозный комплекс представлен видами *Fusarium dimerum* Penz., *F. acuminatum*, *F. avenaceum*, *F. culmorum*, *F. equiseti*, *F. oxysporum*, *F. solani*, *F. sporotrichioides*, *Fusarium verticillioides* (Sacc.) Nirenberg [Литовка, Про-

мовых, 2008; Литовка, Рязанова, 2014]. В лесопитомниках Сахалина обнаружены виды *F. avenaceum*, *F. culmorum*, *Fusarium gibbosum* Appel & Wollenw., *F. graminearum*, *Fusarium lateritium* Nees, *F. oxysporum*, *F. sambucinum*, *Fusarium semitectum* Berk. & Ravenel и *F. sporotrichiella* [Новохатка, 1969]. В Мурманской области, Карелии и Чувашии доминирует вид *F. oxysporum* [Кузнецов, 1991; Крутов, 1994; Ведерников, Тихонов, 1996].

В почвах лесопитомников США распространены виды *F. oxysporum*, *Fusarium commune* K. Skovg., O'Donnell & Nirenberg, *F. redolens*, *Fusarium proliferatum* (Matsush.) Nirenberg, *Fusarium fujikuroi* Nirenberg, *F. acuminatum*, *Fusarium annulatum* Bugnic., *F. avenaceum*, *Fusarium brachygibbosum* Padwick, *Fusarium clavus* J. W. Xia, L. Lombard, Sand.-Den., X. G. Zhang & Crous, *Fusarium cugenangense* Maryani, L. Lombard, Kema & Crous, *Fusarium diversisporum* Sherb., *Fusarium elaeagni* M. M. Wang & L. Cai, *Fusarium elaeidis* L. Lombard & Crous, *Fusarium fredkrugeri* Sand.-Den., Crous & W. J. Swart, *F. verticillioides*, *Neocosmospora metavorans* (Al-Hatmi, S. A. Ahmed & de Hoog) Sand.-Den. & Crous, *Neocosmospora pisi* (F. R. Jones) Sand.-Den. & Crous и *N. solani* [Stewart et al., 2019; Dobbs et al., 2023]. Из больных сеянцев *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco выделены изоляты *F. oxysporum* и *F. commune* [Stewart et al., 2012].

Вид *F. proliferatum* является основным возбудителем заболевания сеянцев хвойных с закрытой корневой системой в контейнерных питомниках. Ущерб также наносят виды *F. acuminatum*, *F. solani*, *F. sporotrichioides*, *F. sambucinum* и *F. avenaceum* [James, Dumroese, 2007]. В питомнике на юге Италии выявлено усыхание у декоративных видов *Dipladenia* и *Grevillea*, вызываемое видами *F. nirenbergiae* и *F. elaeidis* [Aiello et al., 2022].

Наши исследования грибов рода *Fusarium*, ассоциированных с древесными растениями различного возраста, позволили уточнить видовой состав и специализацию отдельных видов с учетом современной таксономии и выявили различия по видовому составу между растениями в лесных питомниках и лесных / парковых насаждениях. Так, видовой состав фузариоидных грибов, ассоциированных с хвойными растениями ювенильно-

го периода в лесных питомниках Сибири, представлен семью видами *Fusarium* (*F. avenaceum*, *F. equiseti*, *F. redolens*, *F. oxysporum*, *F. sporotrichioides*, *F. acuminatum*, *F. sambucinum*), неидентифицированными изолятами из видового комплекса *F. fujikuroi* и видом *Neocosmospora solani*. В патологическом материале (больные и погибающие сеянцы) и семенах чаще обнаруживались представители *F. oxysporum* (32 % от общего количества изолятов) и *F. sporotrichioides* (21 %), а виды *F. equiseti* и *F. oxysporum* выделены только в лесных питомниках и не выявлялись во взрослых насаждениях (рис. 5, а).

Сведения о представленности грибов рода *Fusarium* на древесных растениях в лесных и парковых биоценозах еще более фрагментарны и недостаточны для понимания экологической роли этой группы грибов; информация об их видовом разнообразии и специализации практически отсутствует. В большей степени исследован видовой состав на плантациях культивируемых декоративных или съедобных древесных растений.

Например, в язвах цитрусовых деревьев в Греции, Италии и Испании выявлено 11 видов *Fusarium* и *Neocosmospora* с доминированием *Fusarium sarcocroum* (Desm.) Sacc., *F. oxysporum* и *N. solani*; описаны новые виды *Fusarium citricola* Guarnaccia, Sand.-Den. & Crous, *Fusarium salinense* Sand.-Den., Guarnaccia & Polizzi, *Fusarium siculi* Sand.-Den., Guarnaccia & Polizzi, *Neocosmospora croci* Guarnaccia, Sand.-Den. & Crous и *Neocosmospora macrospora* Sand.-Den., Guarnaccia & Polizzi [Sandoval-Denis et al., 2018].

Из усыхающих ветвей и листьев 4–5-летних яблонь в Китае выделен вид *F. tricinctum* [Zhang et al., 2022]; в отмирающей ксилеме диких яблонь в Синьцзяне обнаружены виды *F. avenaceum*, *F. solani*, *F. tricinctum*, *F. proliferatum* и *F. sporotrichioides* [Cheng et al., 2019]. На оливковых деревьях в Тунисе выявлены *F. solani*, *F. oxysporum*, *Fusarium chlamydosporum* Wollenw. & Reinking, *F. acuminatum*, *F. brachygibbosum* [Trabelsi et al., 2017]. Из листьев черешневых деревьев в Китае выделены *Fusarium luffae* M. M. Wang, Qian Chen & L. Cai, *F. lateritium*, *Fusarium compactum* (Wollenw.) Raillo, *Fusarium nygatai* L. W. Burgess & Trimboli, *Fusarium citri* M. M. Wang, Qian Chen & L. Cai, *Fusari-*

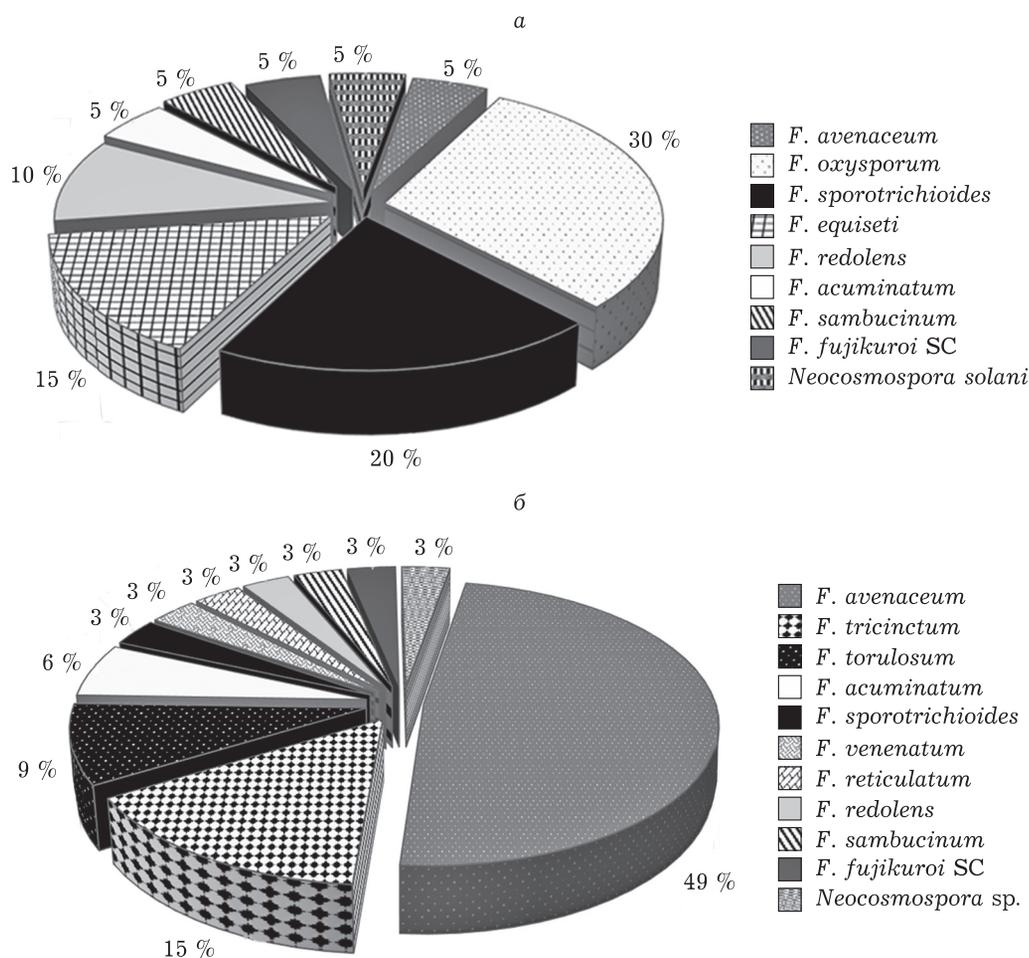


Рис. 5. Видовой состав фузариоидных грибов в лесных питомниках на сеянцах хвойных 1–2 года вегетации (а) и в естественных / парковых насаждениях на взрослых растениях (б)

*um ipomoeae* M. M. Wang, Qian Chen & L. Cai и *Fusarium curvatum* L. Lombard & Crous [Zhou et al., 2022]. На деревьях пекан (*Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch) обнаружены виды *F. chlamydosporum*, *F. graminearum*, *F. proliferatum* и *F. oxysporum* [Lazarotto et al., 2014]; из тканей *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. в Китае изолированы новые виды *Fusarium zanthoxyli* X. Zhou, T. Aoki, K. O'Donnell & Z. M. Cao и *Fusarium continuum* X. Zhou, T. Aoki, K. O'Donnell & Z. M. Cao [Zhou et al., 2016].

Из тканей кроны и листьев финиковых пальм (*Phoenix*), растущих в садах, общественных парках и естественных рощах на Канарских островах, выделены *Fusarium oxysporum* f. sp. *canariensis* и *F. proliferatum* [Hernández-Hernández et al., 2010]. В буковых лесах в Центральной Европе обнаружены комплексы видов *F. oxysporum*, *F. sambucinum*

и *F. tricinatum*; наиболее часто из буковых орехов и проростков выделяли *F. avenaceum* и *F. sporotrichioides* [Stepniewska et al., 2021]. В лубе и заболони лесных деревьев в различных климатических районах Ирана выявлены виды *F. oxysporum*, *F. solani* и *F. eumartii* [Chehri et al., 2010].

Проведенные нами исследования показали, что в естественных и парковых насаждениях в шести регионах России на взрослых деревьях видовой состав представлен девятью видами *Fusarium* (*F. avenaceum*, *F. tricinatum*, *F. torulosum*, *F. acuminatum*, *F. sporotrichioides*, *F. venenatum*, *F. reticulatum*, *F. redolens*, *F. sambucinum*), неидентифицированными изолятами из комплекса *F. fujikuroi* и *Neocosmospora* sp. Доминирующее положение занимает вид *F. avenaceum* (до 50% от общего количества изолятов) вне зависимости от региона и растения-хозяина. Виды *F. reticula-*

*tum*, *F. torulosum*, *F. tricinatum*, *F. venenatum* были обнаружены нами только в растительном материале из естественных и парковых насаждений и не выявлялись в лесных питомниках (рис. 5, б).

Во взрослых древостоях фузариоидные грибы играют, по всей видимости, роль сапротрофов и эндофитов, за исключением *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell, который вызывает “смоляной рак” и обнаружен более чем на 60 видах *Pinus* и пихте Дугласа [Gordon et al., 2015]. *F. circinatum* ассоциирован преимущественно с корнями (*Pinus radiata* D. Don, *Pinus halepensis* Mill.) и в надземных частях зараженных деревьев не обнаруживается [Elvira-Recuenco et al., 2020]. Смоляной рак получил широкое распространение на юго-востоке США, где он продолжает вызывать проблемы при выращивании сосны на плантациях и в питомниках. В наших исследованиях характерная симптоматика, вызываемая *F. circinatum*, не выявлена как в естественных и парковых древостоях, так и в лесных питомниках.

В отличие от взрослых древостоев, в лесопитомниках отдельные виды фузариоидных грибов наносят существенный ущерб при выращивании лесопосадочного материала. Трахеомикозному увяданию в большей степени подвержены сеянцы 3–4-недельного возраста: у пораженных растений появляется перетяжка в районе корневой шейки, ствол теряет тургор, растение увядает. Если инфицирование корневой системы происходит позднее, то перетяжка не образуется и сеянцы высыха-

ют стоя. В лесных питомниках Сибири развитию заболевания (помимо высокой концентрации сеянцев на единице площади, нарушения технологии выращивания и высокого инфекционного пула в почве) способствуют неблагоприятные почвенно-климатические условия. Представленность отдельных видов в различных экосистемах во многом определяется влиянием абиотических факторов, и в частности температуры, особенно в условиях резко-континентального климата.

У подавляющего большинства видов *Fusarium* диапазон значений pH составляет 2–9 с оптимумом 3,5–5, температурные границы находятся в пределах 0–35 °С. Оптимальная температура роста *in vitro* у различных видов варьирует: в среднем изоляты *F. graminearum* лучше растут при 25 °С, *F. culmorum* – при 20–25 °С, *F. avenaceum* – при 20 °С, *F. verticillioides* – при 30 °С; оптимальная температура роста *F. sporotrichioides*, *F. poae* и *F. langsethiae* – 24 °С. При увеличении температуры до 30 °С скорость роста *F. sporotrichioides* составляет 86 % от оптимальной, *F. poae* – 55 %, *F. langsethiae* – 8 % [Билай, 1977; Nelson et al., 1983; Дьяков, 1998; Leslie, Summerell, 2006; Гагкаева и др., 2011].

Сибирские штаммы рода *Fusarium*, выделенные нами из растительного материала в лесных питомниках, способны расти в температурном диапазоне от 5 до 35 °С, однако подавляющее большинство изолятов являются типичными мезофилами, оптимальная температура развития которых составляет 18–28 °С (табл. 3). При температуре  $8 \pm 1$  °С средняя радиальная

Т а б л и ц а 3

**Ростовые показатели сибирских штаммов фузариоидных грибов на картофельно-декстрозном агаре при различной температуре**

Вид	Радиальная скорость роста, мм/сут		
	8 °С	18 °С	28 °С
<i>F. acuminatum</i>	1,5 ± 0,25	3,3 ± 0,17	4,3 ± 0,21
<i>F. equiseti</i>	1,8 ± 0,14	5,1 ± 0,13	5,7 ± 0,14
<i>F. oxysporum</i>	1,7 ± 0,13	4,1 ± 0,16	3,9 ± 0,19
<i>F. redolens</i>	1,9 ± 0,17	4,3 ± 0,17	3,1 ± 0,20
<i>F. sambucinum</i>	1,6 ± 0,17	5,1 ± 0,24	5,3 ± 0,21
<i>F. sporotrichioides</i>	1,9 ± 0,09	6,1 ± 0,19	5,9 ± 0,17
<i>F. fujikuroi</i> SC	1,6 ± 0,15	4,6 ± 0,22	4,8 ± 0,18
<i>N. solani</i>	2,2 ± 0,14	5,7 ± 0,12	5,5 ± 0,14

скорость роста на КДА находилась в пределах 1,5–2,2 мм/сут; при  $18 \pm 2$  °C – 3,3–6,1 мм/сут; при  $28 \pm 1$  °C – 3,1–5,9 мм/сут.

Установлены температурные предпочтения для изолятов *F. redolens*, выделенных из наиболее северных регионов Средней Сибири (южная тайга): максимальная радиальная скорость роста 4,3 мм/сут отмечена при 18 °C. Изоляты *F. acuminatum* и *F. equiseti*, выделенные из южных регионов (горно-черневая тайга, южно-сибирская горная зона), характеризуются более высокой скоростью роста при температуре 28–30 °C – 4,0 и 5,7 мм/сут соответственно. В группу быстрорастущих видов (средняя радиальная скорость роста на КДА более 5 мм/сут) при температуре 18–28 °C входят *F. equiseti* (5,1–5,7 мм/сут), *F. sambucinum* (5,1–5,3 мм/сут), *F. sporotrichioides* (6,1–5,9 мм/сут) и *N. solani* (5,7–5,5 мм/сут).

Культивирование сибирских штаммов фузариоидных грибов на среде Чапека с различными источниками углеродного питания показало, что подавляющее большинство изолятов предпочитает моно- и дисахариды: при температуре 18–28 °C на этих средах штаммы характеризуются как средне- и быстрорастущие. Показатели радиальной скорости роста на глюкозосодержащем субстрате находились в пределах 3,4–6,3 мм/сут, ростового коэффициента – 74–166 ед.; на среде с сахарозой скорость роста составила 2,8–5,8 мм/сут; ростовой коэффициент 62–154 ед. На крахмалосодержащей среде скорость роста варьировала в диапазоне 2,4–5,3 мм/сут, значения ростового коэффициента составили 41–93, что характеризует штаммы как средне- и медленнорастущие в данных условиях. Целлюлозосодержащая среда оказалась менее доступной: скорость роста составила 1,2–2,6 мм/сут, ростовой коэффициент 9–29. Максимальные значения ростового коэффициента в температурном диапазоне 18–28 °C зафиксированы у изолятов *F. sporotrichioides* и *F. oxysporum* на средах с глюкозой и сахарозой (116–154); у изолята из комплекса *F. fujikuroi* – на глюкозосодержащем субстрате (117–128). Снижение температуры до 8 °C существенно замедлило ростовые процессы на всех субстратах, однако в меньшей степени на средах с глюкозой и сахарозой.

Степень распространения и экологической пластичности фузариоидных грибов также во

многом обеспечивается особенностями цикла развития и формированием различных типов инфекционного начала. Подавляющее число изолятов характеризуется высокой скоростью роста на КДА *in vitro* и характерной пигментацией реверса. Представители 10 видов из 12 выявленных на древесных растениях разного возраста формируют разнообразные типы инфекционного начала – хламидоспоры, макро- и микроконидии; один вид – макроконидии и хламидоспоры; один вид – макро- и микроконидии. В наиболее разнообразном видовом комплексе *F. tricinctum* виды *F. tricinctum*, *F. acuminatum*, *F. reticulatum* и *F. torulosum* образуют все типы пропагул, тогда как у наиболее часто встречаемого вида *F. avenaceum* в жизненном цикле присутствуют преимущественно макроконидии и редко – микроконидии.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинговые исследования древесных растений из различных географических регионов России, основанные на комплексном использовании морфологических особенностей, филогенетического анализа и экологических предпочтений, позволили систематизировать и расширить знания о видовом разнообразии фузариоидных таксонов. Выявлено пять видовых комплексов *Fusarium*; идентифицировано 11 видов рода *Fusarium* и один вид рода *Neocosmospora*. Наиболее широко на древесных растениях представлен комплекс видов *F. tricinctum*: идентифицировано пять видов (*F. acuminatum*, *F. avenaceum*, *F. reticulatum*, *F. torulosum* и *F. tricinctum*), при этом максимальное количество изолятов (17) относится к виду *F. avenaceum*.

Фузариоидные грибы чаще выявлялись на представителях рода *Pinus* различных возрастов, на которых обнаружены все видовые комплексы, за исключением *F. incarnatum-equiseti*. На видах рода *Picea* отмечено пять видовых комплексов; на *L. sibirica* – четыре видовых комплекса; на остальных растениях-хозяевах выявлено по 1–2 видовых комплекса, за исключением двух видов *Cedrus*, на которых фузариоидные грибы обнаружены не были.

Показаны различия видового разнообразия растений ювенильного возраста в лесных питомниках и взрослых растений в естественных / парковых насаждениях: на сеянцах

хвойных первого года вегетации выявлено семь видов *Fusarium* (*F. avenaceum*, *F. equiseti*, *F. redolens*, *F. oxysporum*, *F. sporotrichioides*, *F. acuminatum*, *F. sambucinum*) и *N. solani*; на взрослых деревьях обнаружено девять видов *Fusarium* (*F. avenaceum*, *F. tricinctum*, *F. torulosum*, *F. acuminatum*, *F. sporotrichioides*, *F. venenatum*, *F. reticulatum*, *F. redolens*, *F. sambucinum*). Установлены температурные и субстратные предпочтения сибирских штаммов фузариоидных грибов, выделенных из патологического материала и семян в лесных питомниках.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-26-00052, <https://rscf.ru/project/23-26-00052/>

#### ЛИТЕРАТУРА

Билай В. И. Фузариоз. Киев: Наук. думка, 1977. 443 с.

Ведерников Н. М., Тихонов П. Т. Выращивание сеянцев в питомниках Чувашской Республики // Лесн. хоз-во. 1996. № 1. С. 40–41.

Гагкаева Т. Ю., Гаврилова О. П., Левитин М. М., Новожилов К. В. Фузариоз зерновых культур // Прил. к журн. "Защита и карантин растений". 2011. № 5. С. 70–112.

Громовых Т. И., Литовка Ю. А., Андреева О. Н. Биологический контроль болезней сеянцев хвойных в лесных питомниках Средней Сибири. Красноярск: СибГТУ, 2005. 264 с.

Гукасян А. Б., Кухарская Л. К. Особенности роста и развития штаммов грибов рода *Fusarium* – возбудителей заболеваний сеянцев сосны // Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск: ИЛИД, 1971. С. 159–164.

Драчков В. Н., Тырышкина В. А. Фузариоз и меры борьбы с ним в питомниках // Лесн. хо-во. 1970. № 1. С. 76–78.

Дьяков Ю. Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. М.: Изд. дом. "Муравей", 1998. 382 с.

Жуков А. М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 246 с.

Крутов В. И. Грибные болезни молодняков хвойных пород. М.: ВНИИЦлес ресурс, 1994. 41 с.

Кузнецов А. И. Полегание сеянцев хвойных пород в условиях Мурманской области и меры борьбы с ним // Микробиологические и фитопатологические исследования на Кольском Севере. Апатиты, 1991. С. 87–91.

Литовка Ю. А., Громовых Т. И. Видовой состав и патогенность грибов рода *Fusarium* на сеянцах хвойных пород в лесных питомниках Средней Сибири // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, № 1. С. 35–42.

Литовка Ю. А., Рязанова Т. В. Ареал и представленность микромицетов рода *Fusarium* в лесных питомниках Средней и Южной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2014. Т. XXXII, № 1-2. С. 18–24.

Методы экспериментальной микологии / под ред. В. И. Билай. Киев: Наук. думка, 1982. 550 с.

Новохатка В. Т. Важнейшие болезни сеянцев хвойных пород в лесопитомниках Сахалина: автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток, 1969. 18 с.

Семенкова И. Г., Соколова Э. С. Лесная фитопатология. М.: Академия, 2004. 345 с.

Якименко Е. Е., Гродницкая И. Д. Инфекционное полегание сеянцев хвойных в лесных питомниках Красноярского края // Микология и фитопатология. 1997. Т. 30, № 2. С. 57–63.

Aiello D., Gusella G., Vitale A., Polizzi G. Characterization of *Fusarium nirenbergiae* and *F. elaeidis* causing diseases on *Dipladenia* and *Grevillea* plants // Eur. J. Plant Pathol. 2022. Vol. 162. P. 885–896.

Chehri K., Salleh B., Soleimani M. J., Reddy K. R. N., Zakaria L. Occurrence of *Fusarium* spp. associated with root tissues and rhizosphere soils of forest trees and assessment of their pathogenicity on *Prunus amygdalus* seedlings // Australian J. Bot. 2010. Vol. 58 (8). P. 679–686.

Cheng Y., Zhao W., Lin R., Yao Y., Yu S., Zhou Z., Zhang X., Gao Y., Hua W. *Fusarium* species in declining wild apple forests on the northern slope of the Tian Shan Mountains in north-western China // Forest Pathol. 2019. Vol. 49 (4). P. e12542.

Crous P. W., Groenewald J. Z., Summerell B. A., Wingfield B. D., Wingfield M. J. Co-occurring species of *Teratosphaeria* on *Eucalyptus* // Persoonia. 2009. Vol. 22. P. 38–48.

Crous P. W., Lombard L., Sandoval-Denis M., Seifert K. A., Schroers H.-J., Chaverri P., Thines M. *Fusarium*: more than a node or a foot-shaped basal cell // Stud. Mycol. 2021. Vol. 98. P. 100116.

Dobbs J. T., Kim M.-K., Reynolds G. J., Wilhelmi N., Dumroese R. K., Klopfenstein N. B., Fraedrich S. W., Cram M. M., Bronson J., Stewart J. E. *Fusarium* community diversity associated with conifer seedlings in forest nurseries across the contiguous USA // Front. Plant Sci. 2023. Vol. 14. P. 104675.

Elvira-Recuenco M., Cacciola S. O., Sanz-Ros A. V., Garbelotto M., Aguayo J., ... Varentsova E. Yu. Potential Interactions between Invasive *Fusarium circinatum* and Other Pine Pathogens in Europe Forests. 2020. Vol. 11 (1), N 7. 32 p.

Geiser D. M., Aoki T., Bacon C. W., Baker S. E., Bhattacharyya M. K., ... Zhang N. One fungus, one name: Defining the genus *Fusarium* in a scientifically robust way that preserves longstanding use // Phytopathology. 2013. Vol. 103. P. 400–408.

Gerlach W., Nirenberg H. The genus *Fusarium* – a Pictorial Atlas. Berlin: Mitt. Biol. Bundesanst. Ld., 1982. 406 p.

Gordon T. R., Swett C. L., Wingfield M. J. Management of *Fusarium* diseases affecting conifers // Crop Protection. 2015. Vol. 73. P. 28–39.

Gräfenhan T., Schroers H.-J., Nirenberg H. I., Seifert K. A. An overview of the taxonomy, phylogeny, and typification of nectriaceous fungi in *Cosmospora*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Stilbella* and *Volutella* // Stud. Mycol. 2011. Vol. 68. P. 79–113.

Hernández-Hernández J., Espino A., Rodríguez-Rodríguez J. M., Pérez-Sierra A., Leyn M., Abad-Campos P., Armengol J. Survey of diseases caused by *Fusarium* spp. on palm trees in the Canary Islands // Phytopathologia Mediterranea. 2010. Vol. 49, N 1. P. 84–88.

James R. L., Dumroese R. K. Investigations of *Fusarium* diseases within Inland Pacific Northwest forest nurseries / Proc. of the 53rd Western Int. Forest Disease Work Conf. 2007. Ogden (UT): USDA Forest Service, Intermountain Region. P. 3–11.

- Kornerup A., Wanscher J. H. Methuen handbook of colour. London: E. Methuen, 1978. 252 p.
- Lazarotto M., Milanesi P. M., Muniz M. F. B., Reininger L. R. S., Beltrame R., Harakava R., Blume E. Morphological and molecular characterization of *Fusarium* spp. pathogenic to pecan tree in Brazil // Genet. Mol. Res. 2014. Vol. 13 (4). P. 9390–9402.
- Leslie J. F., Summerell B. A. The *Fusarium* laboratory manual. USA: Blackwell Publ., 2006. 388 p.
- Lombard L., Sandoval-Denis M., Lamprecht S. C., Crous P. W. Epitypification of *Fusarium oxysporum* – clearing the taxonomic chaos // Persoonia. 2019a. Vol. 43. P. 1–47.
- Lombard L., van der Merwe N. A., Groenewald J. Z., Crous P. W. Generic concepts in Nectriaceae // Stud. Mycol. 2015. Vol. 80. P. 189–245.
- Lombard L., van Doorn R., Crous P. W. Neotypification of *Fusarium chlamydosporum* – a reappraisal of a clinically important species complex // Fungal System. Evol. 2019b. Vol. 4. P. 183–200.
- Nelson P. E., Toussoun T. A., Marasas W. F. O. *Fusarium* species: an illustrated manual for identifications. USA: The Pennsylvania State University Press, 1983. 193 p.
- O'Donnell K., Rooney A. P., Proctor R. H., Brown D. W., McCormick S. P., Ward T. J., Frandsen R. J. N., Lysoe E., Rehner S. A., Aoki T., Robert V. A. R. G., Crous P. W., Groenewald J. Z., Kang S., Geiser D. M. Phylogenetic analyses of RPB1 and RPB2 support a middle Cretaceous origin for a clade comprising all agriculturally and medically important fusaria // Fungal Genet. Biol. 2013. Vol. 52. P. 20–31.
- Sandoval-Denis M., Guarnaccia V., Polizzi G., Crous P. W. Symptomatic Citrus trees reveal a new pathogenic lineage in *Fusarium* and two new *Neocosmospora* species // Persoonia. 2018a. Vol. 40. P. 1–25.
- Sandoval-Denis M., Swart W. J., Crous P. W. New *Fusarium* species from the Kruger National Park, South Africa // Mycokeys. 2018b. Vol. 34. P. 63–92.
- Schroers H.-J., Gräfenhan T., Nirenberg H. I., Seifert K. A. A revision of *Cyanonectria* and *Geejayessia* gen. nov., and related species with *Fusarium*-like anamorphs // Stud. Mycol. 2011. Vol. 68. P. 115–138.
- Stepniewska H., Jankowiak R., Bilanski P., Hausner G. Structure and Abundance of *Fusarium* Communities Inhabiting the Litter of Beech Forests in Central Europe // Forests. 2021. Vol. 12. P. 811.
- Stewart J. E., Abdo Z., Dumroese R. K., Klopfenstein N. B., Kim M.-S. Virulence of *Fusarium oxysporum* and *F. commune* to Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings // Forest Pathology. 2012. Vol. 42. P. 220–228.
- Stewart J. E., Dobbs J. T., Fraedrich S., Reynolds G. J., Dumroese R. K., Klopfenstein N. B., Kim M.-S. Molecular characterization of *Fusarium* species associated with damping-off of conifer seedlings in tree nurseries // Proc. of the 66th Western Int. Forest Disease Work Conf., 3–7 June 2019. Estes Park. P. 217–219.
- Trabelsi R., Sellami H., Gharbi Y., Krid S., Cheffi M., Kammoun S., Dammak M., Mseddi A., Gdoura R., Triki M. A. Morphological and molecular characterization of *Fusarium* spp. associated with olive trees dieback in Tunisia // Biotech. 2017. Vol. 7 (1). P. 2.
- Wang M. M., Crous P. W., Sandoval-Denis M., Han S. L., Liu F., Liang J. M., Duan W. J., Cai L. *Fusarium* and allied genera from China: species diversity and distribution // Persoonia. 2022. Vol. 48. P. 1–53.
- Zhang S., Chen J., Ma L., Li E., Ji B., Sun C., Zhou J.-J., Xu B. First Report of a New Disease Caused by *Fusarium tricinctum* on Apple Tree in China // Plant Disease. 2022. Vol. 106, N 5. P. 1524.
- Zhou X., O'Donnell K., Aoki T., Smith J. A., Kasson M. T., Cao Z.-M. Two novel *Fusarium* species that cause canker disease of prickly ash (*Zanthoxylum bungeanum*) in northern China form a novel clade with *Fusarium torreyae* // Mycologia. 2016. Vol. 108 (4). P. 668–681.
- Zhou Y., Zhang W., Li X., Ji S., Chethana K. W. T., Hyde K. D., Yan J. *Fusarium* Species Associated with Cherry Leaf Spot in China // Plants. 2022. Vol. 11 (20). P. 2760.

# *Fusarioid* fungi associated with woody plants in Russia

Yu. A. LITOVKA<sup>1, 2</sup>, H. CHEN<sup>3</sup>, W. LI<sup>3</sup>, I. N. PAVLOV<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>*Reshetnev Siberian State University of Science and Technology  
660037, Krasnoyarsk, Krasnoyarskiy rabochiy av., 31  
E-mail: litovkajul@rambler.ru*

<sup>2</sup>*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28*

<sup>3</sup>*Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences  
210014, China, Jiangsu, Nanjing*

At present, the taxonomy of fusarioid fungi has changed significantly due to the clarification of their taxonomic status by molecular genetic methods. This led to the emergence of new species / genera and the abolition of old ones. Data on the diversity and distribution of *Fusarium* species do not always correspond to modern taxonomy and require careful revision. In this work, we systematized long-term data on the species composition and specialization of fusarioid fungi associated with woody plants in Russia (Far East, Siberia, Northwestern region, Crimea). Molecular genetic identification of 53 isolates previously identified as *Fusarium* spp. was carried out. Using morphological characters, phylogenetic analysis, and ecological features, five *Fusarium* species complexes have been identified. 11 *Fusarium* species have been identified (*F. acuminatum*, *F. avenaceum*, *F. equiseti*, *F. oxysporum*, *F. redolens*, *F. reticulatum*, *F. sambucinum*, *F. sporotrichioides*, *F. torulosum*, *F. tricinctum*, *F. venenatum*) and 1 closely related species of the genus *Neocosmospora* (*N. solani*). On woody plants, the *Fusarium tricinctum* species complex is represented by the largest number of species: *F. acuminatum*, *F. avenaceum*, *F. reticulatum*, *F. torulosum* and *F. tricinctum*. The maximum number of isolates (17) belong to the *F. avenaceum* associated with various plants throughout the study area. In forest nurseries (Central and Southern Siberia) on juvenile plants with symptoms of mycosis, seven species of *Fusarium* and *N. solani* were identified. *F. oxysporum*, *F. equiseti* and *N. solani* were found only on seedlings of conifers in the first year of vegetation. In forest and park stands, where fusarioid fungi are predominantly saprotrophs and endophytes, nine *Fusarium* species were found, of which *F. tricinctum*, *F. torulosum*, *F. venenatum* and *F. reticulatum* were not isolated from pathological and seed material in forest nurseries.

**Key words:** phytopathogenic fungi, species complexes, identification, host plant, woody plants, fusarioid fungi, *Fusarium*, *Neocosmospora*.