

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Ярмеева Мария Маратовна

МИКОБИОТА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА SOLANACEAE

1.5.18 Микология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

д.б.н., в.н.с. Еланский С. Н.

Москва – 2025

Оглавление

Список встречающихся сокращений	4
ВВЕДЕНИЕ.....	5
Актуальность	5
Степень разработанности темы	6
Цель и задачи исследования	7
Объект исследования	7
Научная новизна.....	7
Теоретическая и практическая значимость работы.....	8
Методология и методы исследования.....	8
Положения, выносимые на защиту	9
Личный вклад автора	9
Степень достоверности и апробация результатов	9
Публикация результатов исследования	10
Структура диссертации	10
Благодарности	11
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.2. Возделывание картофеля, томата, баклажана, перца.....	13
1.3. Разнообразие возбудителей грибных инфекций культурных пасленовых.....	17
1.4. Базидиальные грибы — патогены картофеля и томата	18
1.5. Аскомицеты, поражающие пасленовые растения	18
1.5.1. <i>Colletotrichum</i>	18
1.5.2. <i>Fusarium</i>	23
1.6. Кросс-вирулентность	30
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	31
2.1. Места сбора.....	31
2.2. Выделение чистых культур.....	31
2.3. Морфологическое определение.....	32
2.4. Проверка патогенности штаммов.....	34
2.5. Выделение ДНК, ПЦР, секвенирование	35
3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	39

3.1. Базидиальные грибы на пасленовых растениях	44
Виды рода <i>Rhizoctonia</i>	44
Прочие базидиальные грибы на культивируемых пасленовых растениях	47
3.2. Виды рода <i>Colletotrichum</i>	54
3.3. Виды рода <i>Fusarium</i>	70
3.4. Прочие исследованные патогены пасленовых	87
3.5. Новые выявленные патогены картофеля, томата, перца и баклажана	93
4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	96
ВЫВОДЫ	98
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	100
ПРИЛОЖЕНИЯ	126
Приложение 1. Список штаммов <i>Rhizoctonia</i> , использованных в работе.	126
Приложение 2. Список штаммов <i>Colletotrichum</i> , использованных в работе	128
Приложение 3. Список штаммов <i>Fusarium</i>	131
Приложение 4. Список остальных штаммов, использованных в работе	134
Приложение 5. Филогенетические деревья рода <i>Fusarium</i>	136
Приложение 6. Сводная таблица встречаемости видов <i>Fusarium</i> на основных культивируемых пасленовых растениях (по данным за последние семь лет)	142

Список встречающихся сокращений

СА – сусло-агар

ОА – овсяный агар

КГА, PDA – картофельно-глюкозный агар

SNA – synthetic nutrient-poor agar

КМА – картофельно-морковный агар

МА – морковный агар

ITS, ITS1-5,8S-ITS2 – внутренний транскрибируемый спейсер

28S – большая субъединица рибосомы

gaphd – ген глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназы

act – ген актина

gs – ген глутамин-синтетазы

tefla – ген фактора элонгации

tub2 – ген β -тубулина

HS-полимераза – hot start polymerase, полимеразы с «горячим стартом»

МО – Московская область

FCSC – *Fusarium citricola* species complex,

FDSC – *Fusarium dimerum* species complex

FFSC – *Fusarium fujikuroi* species complex

FIESC – *Fusarium incarnatum-equiseti* species complex

FLSC – *Fusarium lateritium* species complex

FNSC – *Fusarium nisikadoi* species complex

FOSC – *Fusarium oxysporum* species complex

FSamSC – *Fusarium sambucinum* species complex

FSSC – *Fusarium solani* species complex

FLatSC – *Fusarium lateritium* species complex

КК – картофеля клубень

КС – картофеля стебель

КЛ – картофеля лист

ТП – томата плод

ТЛ – томата лист

ТС – томата стебель

ТК – томата корень

БП – баклажана плод

БЛ – баклажана лист

ПП – перца плод

ПК – перца корень

ССЛ – сахарной свеклы лист

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность

Растения семейства пасленовых (*Solanaceae*) являются широко известными сельскохозяйственными культурами, среди которых наиболее распространены картофель (*Solanum tuberosum* L.), томат (*Solanum lycopersicum* L.), перец стручковый (*Capsicum annuum* L.) и баклажан (*Solanum melongena* L.). Производство данных культур занимает примерно 39% плодоовощной отрасли мирового и 66% европейского рынка (Morris, Taylor, 2017).

Среди биотических факторов, влияющих на возделывание пасленовых растений, одна из ключевых ролей отводится микроскопическим грибам. К концу XX века было известно более 200 возбудителей грибных болезней одного только томата (Jones et al., 1991; Lukyanenko, 1991; Поликсенова, 2008), каждый из которых воздействует на растение по-своему и требует специфического подхода к защите. Поэтому точная идентификация каждого патогена является критически важной для разработки эффективных методов борьбы с инфекцией. Потери урожая от грибных болезней могут быть очень значительными; в частности, повреждение клубней картофеля при эпифитотии фитофтороза может достигать 50-60%, а плодов томата — до 90% (Анисимов и др., 2009; Еланский и др., 2017). Кроме того, в последнее время болезни, ранее считавшиеся малозначительными (например, серебристая парша *Helminthosporium solani* Durieu & Mont. или черная пятнистость *Colletotrichum coccodes* (Wallr.) S. Hughes на клубнях картофеля), приобретают все большую важность на мировом и российском рынках в связи с ухудшением внешнего вида товара, даже если фактическая доля поражения невелика. Учитывая высокую экономическую значимость этих факторов, исследование видового и внутривидового разнообразия возбудителей болезней пасленовых растений представляется чрезвычайно актуальной и интересной задачей как в научно-теоретическом, так и в практическом плане.

Несмотря на развитие самых разнообразных методов диагностики (Farber et al., 2019), традиционные методы, требующие выделения агентов в чистую

культуру, позволяют более глубоко изучить каждый штамм и его биологические свойства. Такая возможность значима в первую очередь в силу того, что внутри одного и того же рода или даже одного вида (например, *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*) порой существуют как патогенные, так и непатогенные расы, что можно выяснить лишь при изучении каждого штамма в отдельности.

Степень разработанности темы

В мировом и Российском научных сообществах исследования микровицетов на различных культурных растениях ведутся очень давно. Однако в то время при определении видовой принадлежности фитопатогенных грибов авторы ориентировались исключительно на культурально-морфологические и редко биохимические признаки. В наше время определение видовой принадлежности базируется на определении специфических последовательностей ДНК, что привело к изменению систематики большинства видов грибов (Woudenberg et al., 2013; Talhinhos, Baroncelli, 2021; Geiser et al., 2021; O'Donnell et al. 2022). В частности, значительные изменения затронули патогенные рода *Fusarium* и *Colletotrichum*. К настоящему времени число фактически описанных в качестве патогенов пасленовых растений видов растет в первую очередь за счет добавления недавно описанных на основании молекулярных данных видов, значительная доля которых принадлежит родам *Fusarium* и *Colletotrichum*. Кроме того, полученные ранее, на основании морфологических признаков, данные требуют пересмотра, так что ревизия спектра видов-возбудителей болезней становится все более актуальной задачей.

В России исследованиями микробиоты пасленовых занимаются отдельные научные группы, из которых можно выделить коллектив ученых ВНИИ защиты растений, активно изучающих грибы рода *Fusarium* (Гагкаева др., 2023; Gavrilova et al., 2024), исследователей из ВНИИ фитопатологии (Kuznetsova et al., 2010, 2014; Filippov et al., 2009, 2015; Engalycheva et al., 2024), РУДН им. Патриса Лумумбы (Игнатов и др., 2019), РГАУ–МСХА им. К. А. Тимирязева (Приходько, Смирнов,

2019; Попов, Смирнов, 2024). Исследования проводятся и в нашей лаборатории (Kokaeva et al., 2022; Belosokhov et al., 2022; Белосохов и др., 2023).

Над изучением видового разнообразия фитопатогенных грибов также активно работают ученые из Китая, Нидерландов (Xia et al., 2019), США (Demers et al., 2019), Бразилии (Severo et al., 2014) и других стран. Детальное исследование микобиоты пасленовых растений с привлечением современных методов диагностики позволит расширить и углубить знания об инфекционных агентах пасленовых растений в нашей стране.

Цель и задачи исследования

Целью работы является изучение видового разнообразия микобиоты, ассоциированной с культивируемыми пасленовыми растениями в России, имеющими симптомы грибного поражения.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучение видового состава культивируемых грибов, поражающих органы картофеля (*Solanum tuberosum* L.), томата (*Solanum lycopersicum* L.), перца (*Capsicum annuum* L.) и баклажана (*Solanum melongena* L.) в европейской части России.
2. Изучение патогенности тестируемых штаммов.
3. Изучение видового и внутривидового разнообразия *Rhizoctonia solani*, *Fusarium* spp. и *Colletotrichum* spp.

Объект исследования

Культивируемые грибы из отделов Ascomycota и Basidiomycota, выделяемые из пораженных органов томата, стручкового перца, баклажана и картофеля.

Научная новизна

В исследовании с использованием современных молекулярных методов изучена микобиота, выделяемая из пораженных органов культивируемых растений из семейства пасленовых (Solanaceae). В результате работы выявлено значительное разнообразие грибов рода *Fusarium*: обнаружены 8 патогенных для томата видов, ранее не зарегистрированных в России, из них 5 впервые отмечены на томате в

мире. Все семь видов, найденных на перце, также являются новыми на данном растении как для России, так и для мировой науки. На картофеле впервые в России выявлено 15 новых фитопатогенных видов *Fusarium*, из которых 9 впервые отмечены на картофеле в мире. Для вида *Colletotrichum nigrum*, впервые выявленного в России на баклажанах, перце и томате, но отсутствующего на картофеле, продемонстрирована ранее не обнаруживаемая патогенность к картофелю. Впервые на томате зарегистрированы фитопатогены *Irpex latemarginatus*, *Geotrichum silvicola* и *Plectosphaerella oligotrophica*, а на перце — *Apiospora guangdongensis*. Впервые на клубнях картофеля обнаружены фитопатогенные штаммы *R. solani* группы AG 5, на стеблях картофеля – AG K, на перце – AG F.

Теоретическая и практическая значимость работы

В исследовании получены новые данные о видовом разнообразии микобиоты на томате, картофеле, баклажанах и перце. Выявлены виды грибов, ранее не зарегистрированные на данных культурах, изучена их патогенность по отношению к томату и картофелю, что имеет важное значение для сельского хозяйства. Полученные данные могут стать основой для разработки защитных мероприятий и оценки рисков потерь урожая от грибных болезней. Коллекция нашей лаборатории пополнена на 150 штаммов (85 с томата, 26 с картофеля, 27 с перца, 12 с баклажана), которые могут быть использованы для изучения эффективности новых фунгицидных препаратов и оценки устойчивости селекционного материала.

Методология и методы исследования

В работе использованы фитопатологические и микологические методы исследований (полевые сборы, инкубация растительного материала во влажных камерах, тестирование патогенности), культурально-морфологические (культивирование, световая микроскопия) и молекулярные (ПЦР, анализ последовательностей ДНК) методы диагностики.

Положения, выносимые на защиту

1. Использование последовательностей ДНК позволяет с высокой достоверностью идентифицировать видовую принадлежность грибов – патогенов растений семейства Solanaceae. При этом для разных таксономических групп грибов необходим подбор соответствующих маркерных участков ДНК.
2. Видовой состав патогенов культурных растений пополняется как за счет изменений в систематике, разделения и переопределения ранее известных видов, так и благодаря расширению ареала вида, освоения им новых эколого-трофических ниш.
3. Анализ патогенных свойств разных групп фитопатогенов показал сильные межштаммовые различия даже внутри четко определяемых видов, идентичных по культурально-морфологическим признакам и по последовательностям анализируемых участков ДНК.
4. Впервые установлена способность ксилотрофных базидиомицетов вызывать заражение плодов томата.

Личный вклад автора

Результаты данной работы получены при выполнении работ диссертантом лично и в рамках совместной деятельности. Автор принимал непосредственное участие в сборе материала, выделении и исследовании (морфологическом и молекулярном) чистых культур, планировании и постановке экспериментов, тестирование штаммов на патогенность, анализе и интерпретации данных секвенирования, систематизации и представления результатов, написании текста статей, глав в монографиях и материалов конференций.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность полученных результатов основана на использовании общепризнанных микологических и молекулярных методов, комплексном анализе видовой принадлежности чистых культур выделяемых изолятов методом двойной идентификации (по культурально-морфологическим признакам и с помощью

анализа последовательностей ДНК). Результаты тестирования на патогенность подтверждаются триадой Коха и наличием повторностей и контролей заражения. Результаты исследования опубликованы в рецензируемых российских и международных журналах.

Результаты работы были представлены на заседании кафедры микологии и альгологии Биологического факультета МГУ, на конференциях «Ломоносов 2021» (г. Москва, 2021), «Инновационные процессы в сельском хозяйстве» (г. Москва, 2021 г.), Пятом съезде микологов России (г. Москва, 2022), на конференции «Экология грибов и грибоподобных организмов: факты, гипотезы, тенденции» (г. Ярославль, 2023), Четвертом международном микологическом форуме (г. Москва, 2024), 14-й Молодежной школе-конференции «Актуальные аспекты современной микробиологии» (г. Москва, 2024) и международной конференции «Перспективы развития производства и переработки клубневых и корнеплодных культур» (г. Москва, 2024).

Публикация результатов исследования

По теме диссертации опубликовано 8 статей в отечественных и зарубежных журналах, индексируемых в базах данных Scopus и Web of Science, статья в журнале из перечня ВАК, 5 статей в сборниках материалов и тезисы 3 конференций.

Структура диссертации

Диссертация включает следующие разделы: введение, обзор литературы, материалы и методы, результаты и обсуждение, заключение и выводы. В диссертацию включены шесть приложений, содержащих подробную информацию об использованных в работе штаммах (прил. 1-4), филогенетические деревья (прил. 5) и сводную таблицу встречаемости видов рода *Fusarium* на пасленовых растениях (прил. 6). Общий объем составляет 145 страниц. Основной текст работы включает 16 рисунков и 18 таблиц. Список литературы содержит 246 источников, из которых 218 на иностранных языках.

Благодарности

Я благодарна своему научному руководителю Сергею Николаевичу Еланскому, а также всем сотрудникам его лаборатории, в особенности Арсению Белосохову, Людмиле Юрьевне Кокаевой, Елене Михайловне Чудиновой, Марине Александровне Побединской. Очень признательна Екатерине Юрьевне Благовещенской за ценные советы и замечания, помощь в обработке и представлении данных. Спасибо Алине Витальевне Александровой за ценные советы и помощь в идентификации. Выражаю благодарность Михаилу Курчаеву, Святославу Миславскому, Денису Скокову, Арчилу Цинделиани, Ирине Кутузовой за помощь на разных этапах работы с коллекцией, особенно при тестировании штаммов на патогенность. Благодарю своих родных и друзей, Александра Демидова и единомышленников из хора, Алекс Кейси, а также сотрудников кафедры микологии и альгологии за моральную поддержку, помощь в трудные моменты и ценные замечания.

Выражаю благодарность сотрудникам ВНИИ Биологической Защиты Растений, ФГБНУ «Федеральный научный центр риса» (Краснодарский край, г. Краснодар), ВНИИ карантина растений (Московская обл., пос. Быково,) и АБТД АТИ РУДН, а также Серафиму Глушкову и Александру Ерохину за помощь в сборе материала для исследований. Благодарю компанию «Рост», Михаила Владимировича Глушкова и Веронику Андреевскую за плоды томата для проведения тестов на патогенность штаммов.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Современное состояние исследований патогенной микобиоты растений

Год от года растет число публикаций по нескольким наиболее вредоносным и распространенным родам основных фитопатогенов (рис. 1). Наряду с этим нередко и единичные находки новых вредоносных родов и видов (Türkölmez et al., 2019; Baral et al., 2022).

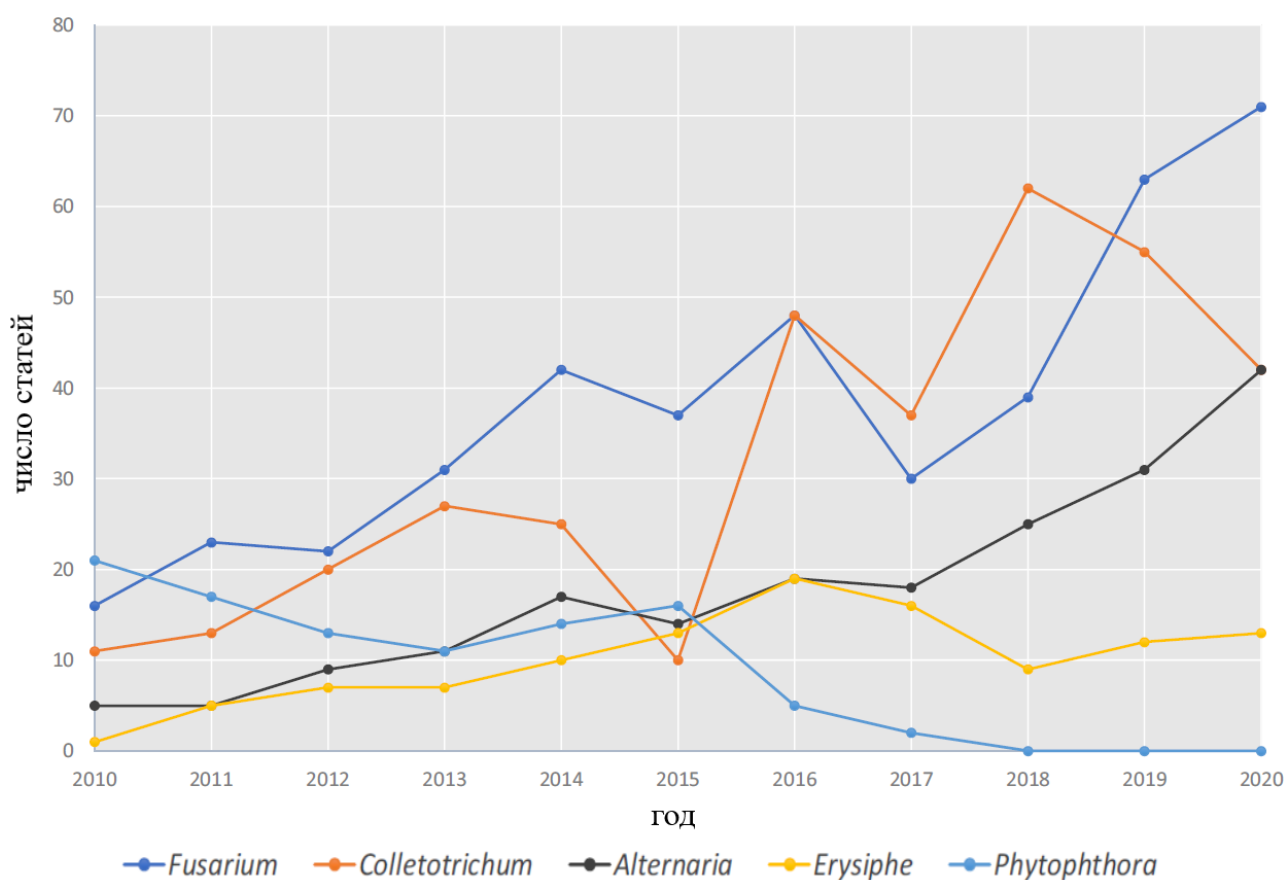


Рисунок 1. Число публикаций в журнале Plant Disease (Diseases Caused by Fungi and Fungus-Like Organisms) по пяти наиболее изучаемым родам фитопатогенных грибов (по Talhinhos, Baroncelli, 2021)

Согласно ГОСТу, семенной и прочий материал необходимо проверять лишь к ограниченному числу инфекционных агентов. В это число не входят многие возбудители грибных заболеваний, в том числе виды рода *Fusarium* или *Colletotrichum*, которые также способны распространяться при импорте и экспорте продукции. При этом важно учитывать, что даже неспециализированные

инфекционные агенты способны нанести значительный ущерб, в том числе за счет продукции токсинов (виды родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*). Передача инфекции может происходить по воздуху или с водой, с зараженным оборудованием, с семенами. Так, с семенным материалом обнаружена передача инфекций, вызываемых *Fusarium* spp. (*F. solani*, *F. moniliformae*, *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*), *Aspergillus* spp., *Rhizopus stolonifer*, *Curvularia* spp. и других патогенов, приводящих к интоксикациям или некрозам (Chohan et al., 2016).

Борьба с патогенными микроорганизмами возможна с привлечением химических и биологических методов. Так, эндофитные грибы являются эффективным средством защиты, конкурируя с патогенами, стимулируя производство растением биохимических ингибиторов патогенеза и укрепление механических барьеров. Например, для защиты томата была описана инокуляция растений видами *Sarocladium*, *Beauveria*, *Metarhizium*, некоторыми видами родов *Fusarium*, *Penicillium*, *Trichoderma* и некоторыми другими (Sinno et al., 2020). Во всех подобных случаях пристальное внимание уделяется конкретным штаммам потенциальных биоагентов и их свойствам, потому что сделать вывод о роли организма лишь по его принадлежности к определенному виду не всегда возможно.

1.2. Возделывание картофеля, томата, баклажана, перца

Семейство пасленовых (*Solanaceae*) насчитывает более трех тысяч видов растений, часть из которых активно используется в сельском хозяйстве. Культурные растения томата относят к виду *Solanum lycopersicum* (*Lycopersicon esculentum*). Считается, что он, как и картофель, происходит из Америки, западной части южного континента. Интересно, что в ботанических сборах Ч. Дарвина томаты отсутствуют, хотя там обнаружены его ближайшие дикорастущие родственники. К роду *Solanum*, кроме томатов, относят картофель (*Solanum tuberosum* L.) и баклажан (*S. melongena* L.), и еще около 1500 дикорастущих видов. Конкретно *Solanum* section *Lycopersicon* также включает еще 12 некультивируемых видов. К настоящему времени на основе одного вида *Solanum lycopersicum* создано множество гибридных сортов (на 2024 год в Государственном реестре допущенных

к использованию сортов содержится более 3000 разных категорий томата: гибридов, линий, кроссов и пр.), дающих большой урожай и потому пользующихся спросом в коммерческом производстве. Причем если в Центральном регионе допущено к возделыванию более 2600 разных наименований, то в Северо-Кавказском уже более 2800 (Госсорткомиссия). Что неудивительно, так как томат является довольно теплолюбивой и засухоустойчивой культурой. В современном мире он стал одной из самых потребляемых овощных культур: по данным ФАО томат занимает первое место по площади возделывания среди всех сельскохозяйственных культур. И хотя Россия не входит в пятерку стран-лидеров по выращиванию данной культуры (в отличие от рейтинга по картофелю), томат остается важной культурой на внутреннем рынке нашей страны, и изучение его патогенной микробиоты представляет практический и научный интерес.

Томат — растение теплолюбивое, поэтому в нашей стране возделывают его практически исключительно в закрытом грунте, и даже в наиболее южных регионах России (Краснодарском крае, Астраханской области) в промышленных масштабах за редким исключением культуру выращивают в теплицах, как правило в продленном культурообороте с января по октябрь. Тем не менее, в подсобных хозяйствах практикуется выращивание томата и в открытом грунте, что особенно интересно для научных исследований микробиоты, где невозможно установление столь же строгого контроля внешних источников заражения, что дает шанс на обнаружение всего потенциального пула инфекционных агентов.

Томаты хорошо приспособлены к засушливым периодам за счет многочисленных волосков на всех надземных органах и довольно толстой кутикуле. И хотя в целом культура предпочитает довольно высокую влажность (60-70%), растения очень чувствительны к избыточной влажности субстрата: в таких условиях возможны гнили, растрескивание плодов; постоянная повышенная влажность воздуха приводит к усиленному развитию вегетативной массы (Ахатов, 2010). По этой же причине культуру желательно выращивать на участках с низким уровнем грунтовых вод. Для растений томата крайне важен постоянный доступ

кислорода к корням, в связи с чем на тяжелых почвах культуру необходимо часто рыхлить. С другой стороны, пересушивание почвы также негативно сказывается на растениях, развитие некоторых инфекций (например, альтернариоза) усиливается за счет ослабления растения.

Плоды томата являются климактерическими, то есть способны дозревать, будучи уже собранными. Эта особенность используется в коммерческом производстве. Согласно нормативам (ГОСТ №51810-2001) собранный урожай хранят и транспортируют при относительной влажности 80–95% и различных температурных режимах в зависимости от степени зрелости:

- красной степени зрелости — от 1,0 до 2,0 °С включительно в течение не более 2–4 недель;
- бурой и розовой степени зрелости — от 4,0 до 6,0 °С включительно не более одного месяца;
- молочной степени зрелости — от 8,0 до 10,0 °С включительно не более 3–4 недель.

Дозаривание происходит при температуре от +10 до +12°С и относительной влажности 80–85%. Процесс возможен только для плодов, достигших при сборе стадии молочной зрелости. Правда, именно из-за этой особенности плоды томата сильнее страдают от поражения микромицетами, в том числе и сапротрофными.

Другая культивируемая пасленовая культура, *Capsicum annuum* L., стручковый перец, объединяет несколько сортов, сладких и острых: и болгарский перец, и перец чили. Родиной вида считают южноамериканские тропики. Перцы также относятся к теплолюбивым культурам: оптимальной температурой для роста и плодоношения является 20–25 °С, влажность воздуха должна быть около 60–65%, а почвы — 65–70%. Плоды перца богаты витаминами (А, В, С), каротиноидами, минеральными элементами, в связи с чем имеют большой спрос на мировом рынке.

Баклажан (*Solanum melongena* L.), в отличие от томата, картофеля и перца, происходит из Юго-Восточной Азии (территория Индии). Баклажан имеет

достаточно длительный период созревания плодов (100-120 дней). При этом культура очень теплолюбива, требует более высоких температур, по сравнению с томатом и перцем (оптимум в пределах от +25 до +30 °C), также требовательна к влажности (оптимум зависит от стадии развития, достигая 80–85% в период плодообразования). Несомненно, такие климатические требования растений довольно благоприятны и для развития грибных инфекций, так что необходима постоянная оценка качества продукции на разных этапах развития пасленовых культур, в особенности, при транспортировке продукции (плодов и клубней) и дозаривании плодов.

Представленные пасленовые растения особенно активно выращивают в тропических и субтропических регионах. Неудивительно, что большинство работ, посвященных выращиванию культур и их патогенам, принадлежат исследователям из Индии и Китая (стран-лидеров по производству баклажана, томата и перца), а также Пакистана и некоторых других азиатских стран. В России овощные пасленовые выращивают в основном в закрытом грунте и не так широко.

Потери урожая вследствие заражения микромицетами могут достигать значительных цифр. Например, из-за фузариозного вилта (вызванного *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*) отмечены потери до 60–70% томата. У патогена описано 3 расы, к 1 и 2 устойчивы многие сорта, к 3 — совсем немногие. А свободное распространение патогена с водой, почвой и оборудованием приводит к массовым потерям. Значительные потери урожая связаны с транспортировкой и хранением. В России отмечено от 15 до 50% потерь продукции картофеля (при нарушении режима хранения) от одного только фузариоза (Хьютти, 2019).

В целом, томат более подвержен разнообразным грибным инфекциям, и потери урожая плодов, как правило, оказываются более значительными, например, в сравнении с ущербом, наносимым инфекционными агентами клубням картофеля. Было показано, что до 50% урожая томата может быть потеряно от антракноза (*Colletotrichum* spp). От альтернариозов ущерб может составлять до 78% урожая томата, тогда как для картофеля как правило не более 20% (Rotem, 1994).

1.3. Разнообразие возбудителей грибных инфекций культурных пасленовых

К настоящему времени по всему земному шару известно около 19 тысяч грибов, вызывающих инфекции разных растений (Agrios, 2005; Jain et al., 2019), и список этот постоянно пополняется. Вместе с тем пополняется и список инфекционных агентов, поражающих клубни и плоды. Плоды пасленовых, в ботанической классификации ягоды, характеризуются кожистым экзокарпием и развитыми, сочными мезокарпием и эндокарпием. При повреждении внешней плотной оболочки (например, из-за механического воздействия), многие микроскопические грибы способны развиваться на мезокарпии и эндокарпии, особенно спелых плодов: там зачастую обнаруживаются неспецифические сапротрофные виды родов *Rhizopus*, *Mucor*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Talaromyces* и прочие. В сравнении с плодами, клубни — вегетативные структуры для размножения и запасания питательных веществ — являются более устойчивыми к инфекции.

Тем не менее, не стоит недооценивать ущерб, наносимый сапротрофными микромицетами, в первую очередь из-за токсинов, которые способны продуцировать некоторые из них. Так, при исследовании микобиоты красного перца было обнаружено несколько видов *Aspergillus*, продуцирующих охратоксин, цитринин, афлотоксин (Ham et al., 2016).

В качестве патогенов томата и других культивируемых пасленовых растений наиболее известны и изучены виды родов *Fusarium* spp., *Verticillium* spp., *Sclerotinia sclerotiorum*, *Phytophthora infestans*, *Rhizoctonia solani*, *Pyrenochaeta lycopersici*, *Oidium neolycopersici*, *Alternaria* spp. (Поликсенова, 2008). Тем не менее, в связи с внедрением молекулярной классификации в системы грибов, данные по встречаемости данных видов несколько устарели и нуждаются в актуализации.

Контроль заболеваемости сельскохозяйственных культур чрезвычайно важен, и в настоящее время ведутся разработки технического оснащения для

детекции различных патогенов на листьях растения (Brahimi et al., 2017; Farber et al., 2019). При этом определение видовой принадлежности лишь по морфологическим признакам представляется недостаточно точным. Методы молекулярной диагностики считаются наиболее подходящими для научных и прикладных целей в настоящее время.

1.4. Базидиальные грибы — патогены картофеля и томата

Среди представителей отдела Basidiomycota почти единственным признанным на настоящий момент патогеном пасленовых можно назвать бесполоую стадию нескольких видов сем. Ceratobasidiaceae — *Rhizoctonia solani*, широко распространенную на картофеле и томате (Tsrer, 2010; Gondal et al., 2019; Yarmeeva et al., 2021), но поражающую и растения других семейств (Sneh et al., 2013). Также в качестве патогенных к картофелю базидиальных грибов известны возбудители головни картофеля (*Thecaphora solani*) и ржавчины картофеля и томата (*Puccinia pittieriana*). Однако на настоящий момент их ареал ограничен территориями северной части Южной и Центральной Америки (EPPO Global Database).

При этом доля обнаруженных базидиомицетов, находящихся в ассоциации с пасленовыми растениями (при обследовании филлопланы и ризопланы) может достигать порядка 50% всей микобиоты (Toju et al., 2019; Gaire et al., 2021). В таких случаях сообщают о присутствии на листьях, в частности, представителей кл. Tremellomycetes, пор. Tremellales (*Dioszegia*, *Cryptococcus*, *Hannaella*); кл. Microbotryomycetes, пор. Sporidiobolales (*Rhodotorula*); кл. Ustilaginomycetes, пор. Ustilaginales (*Pseudozyma*) (Kokaeva et al., 2018; Toju et al., 2019, Kokaeva et al., 2020). Но в литературе однозначного ответа о роли этих базидиальных представителей на пасленовых растениях пока нет.

1.5. Аскомицеты, поражающие пасленовые растения

1.5.1. *Colletotrichum*

Данный род объединяет в себе целомицеты с телеоморфной стадией *Glomerella*. Род был описан в 1831 году Corda (Corda, 1831; цит. по Baxters, 1985). Однако в связи с более ранним описанием рода *Vermicularia* (Tode, 1790; цит. по

Baxters, 1985), а также описанием рода *Gloeosporium* (Desmazieres, Montagne, 1849; цит. по Baxters, 1985) в систематике рода долгое время была путаница.

В 2007 году была начата эпитипификация видов *Colletotrichum* (Hyde et al., 2009a). К 2017 году внутри рода выделяли 188 видов (164 вида внутри 11 видовых комплексов и 24 вида вне комплексов), подтвержденных данными молекулярно-генетического анализа (Marin-Felix et al., 2017). К 2021 году количество филогенетически выделяемых видов увеличилось до 257, а комплексов видов — до 15, вне комплексов осталось еще 13 видов (Talhinhas, Baroncelli, 2021). К 2023 году уже накопилось довольно много обзоров, посвященных систематике внутри рода (Jayawardena et al., 2016; Jayawardena et al., 2021; Talhinhas, Baroncelli, 2021). К 2024 году род насчитывает 16 комплексов видов, и еще 15 синглетных видов, не входящих в комплексы. База данных Index Fungorum содержит 1055 эпитетов внутри рода (дата обращения 15.07.24), тогда как EPPO Global Database сообщает о 244 признанных видах (дата обращения 15.07.24). При этом, как было отмечено в работе Hyde с коллегами (2009b), значительная часть последовательностей GenBank уже тогда была идентифицирована неверно, а к настоящему моменту объем ошибочных данных скорее всего лишь увеличился. Все это накладывает дополнительную ответственность на исследователя, руководствующегося исключительно молекулярными данными при определении *Colletotrichum* spp.

Colletotrichum относят к группе целомицетов на основании того, что его конидиогенные структуры агрегированы в ацервулы. Однако наряду с агрегированными в ацервулы могут образовываться и одиночные конидиогенные клетки. У ряда видов (*C. coccodes*, *C. nigrum* и некоторых других) на ацервулах как правило присутствуют щетинки, однако Baxters (1985) считал, что их наличие, возможно, зависит от экологических факторов. Так как конидии образуются в слизистой массе и не приспособлены к длительному выживанию, в природе их перенос осуществляется насекомыми и водой. Характерной особенностью рода является образование меланизированных апрессориев при прорастании конидий.

Точная идентификация видов возможна при комбинировании морфологических и молекулярных методов. Для определения принадлежности к виду или группе видов ориентируются на морфологические параметры при росте культуры на естественных субстратах (например, при добавлении в среду фрагментов тканей или органов растений-хозяев). Так, некоторые виды (например, *C. musae*, *C. gossypii*) формируют щетинки только в естественных условиях, при паразитировании на растении, а на среде не способны формировать щетинки, так что их морфологическое описание не содержит сведений о наличии щетинок вообще (цит. по Cai et al., 2009). Тем не менее, отбрасывать морфологические признаки совсем при идентификации видов рода нецелесообразно, так как они могут сориентировать исследователя относительно группы видов, к которой относится штамм, а также помочь оценить правильность молекулярной идентификации. Таксономически значимыми для рода *Colletotrichum* являются размер и форма конидий и апрессориев; наличие или отсутствие, а также размер и форма следующих структур: щетинок, склероциев, ацервул; макроморфологические признаки (скорость хоста, цвет и характер мицелия, окраска реверса) культуры на диагностических средах (КГА, КМА) (Sutton, 1981). Проблема, однако, заключается в том, что разные виды описывали разные исследователи, выбирая для описания морфологии различные диагностические среды: КГА (Sutton, 1981), агар Чапека–Докса с дрожжевым экстрактом (Czapek–Dox Agar containing yeast extract, CDY) и Malt Salts Agar (MSA) (Baxters, 1983), synthetic nutrient-poor agar (SNA) (Damm et al., 2009). Кроме того, для рода отмечена способность производить вторичные конидии, отличающиеся по морфологии, прямо из первичных, что приводит к дополнительной вариабельности морфологических признаков (Cannon et al., 2000). Также вариабельность всех перечисленных признаков в зависимости от условий окружающей среды (температуры, освещенности) не позволяет при идентификации опираться исключительно на морфологию изолята. Проблема идентификации *Colletotrichum* усугубляется еще и довольно широким кругом хозяев для большинства видов, а также тем, что многие типовые образцы к настоящему времени утеряны.

В целом, морфологическая идентификация хорошо работает на уровне видовых комплексов. Например, виды комплекса *caudatum* имеют нитевидный отросток на конце конидии, конидии внутри комплекса *gigasporum* отличаются крупным размером, а у *dematiatum* как правило угловатые. Однако наряду с общими признаками, внутри комплекса виды зачастую различаются скоростью роста, наличием или отсутствием полового размножения. Кроме того, даже такие стабильные признаки, как размеры конидий, могут варьировать на разных питательных средах (Ю. В. Цветкова, личное сообщение). По данным Yu с соавторами (1998), скорость роста и споруляции меняется при изменении соотношения C:N в питательной среде.

Таким образом, при работе с *Colletotrichum*, как и с другими видами микромицетов, необходимо сочетать молекулярные и морфологические признаки для точной идентификации. Для представителей рода *Colletotrichum* маркерными являются последовательности участка ITS, генов глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназы (*gaphd*), глутамин синтазы (*gs*) и актина (*act*), гена гистона, бета-тубулина и кальмодулина (CAL). В литературе встречается использование и других генетических маркеров: ДНК-лиазы (APN2), хитин-синтазы (CHS-1), межгенного спейсера между геном *gaphd* и гипотетическим белком (GAP2-IGS), гена гистона 3 (HIS3), MAT-генов, супероксиддисмутаза (SOD2), β -тубулина (TUB2) и некоторых других (Dos Santos Vieira et al., 2020).

Круг хозяев *Colletotrichum* насчитывает более 700 видов растений. Один только вид *C. coccodes* описан на пасленовых, бобовых, тыквенных, розоцветных и многих других, всего на более чем 35 растениях из 13 семейств. Симптомы заболевания, вызываемого *Colletotrichum* spp. в целом идентичны на разных растениях (вдавленная пятнистость листьев и плодов) и объединены под общим названием «антракноз» (от греч. anthrax ‘уголь’ и posos ‘болезнь’). Однако развивающееся на клубнях картофеля заболевание носит название «черная пятнистость», оно сходно с симптомами поражения *Helminthosporium solani*, «серебристой паршой», также вызывающей расслоение кожуры клубня. Отличием

является то, что для *Colletotrichum*, в отличие от *Helminthosporium*, характерно образование на пораженных тканях черных склероциев (black dot).

Большинство видов рода относят к гемибиотрофам, также встречаются некротрофы и биотрофы. Ареал распространения и вредоносности патогена охватывает в первую очередь тропические регионы, но включает и умеренные широты.

Наряду с патогенным, виды рода *Colletotrichum* могут иметь эндофитный статус, обитая в тканях растения-хозяина бессимптомно, что особенно часто встречается в тропических регионах. Вероятно, эндофитное существование в тканях связано с тем, что патоген проявляет литическую и патогенную активность после созревания плода при естественном отмирании тканей. Крайне редко виды рода *Colletotrichum* описывают как сапротрофы, вероятно, это связано с тем, что *Colletotrichum* слабо выдерживает конкуренцию с прочими видами в почве, инокулюм сохраняется в основном в виде склероциев в пораженных плодах и листьях (Freeman et al., 2002), тогда как конидии очень быстро теряют жизнеспособность (Blakeman, Hornby, 1966). Так, в Compendium of Soil Fungi (Domsch, 2007) имеется только два вида: *C. dematium* и *C. gloeosporioides*. В лабораторных условиях для некоторых видов рода показана стимулирующая активность по отношению к растениям в неблагоприятных условиях, например, при дефиците фосфора.

Специфичность к растениям-хозяевам для разных видов внутри рода различается. На томате в разных странах мира показаны виды *C. coccodes* (= *C. lycopersici*), *C. dematium*, *C. gloeosporioides*, *C. nigrum* (Mycology and Nematology Genetic Diversity and Biology Laboratory, дата обращения 3.11.21), *C. nimphaeae* (Dimayasyas, Balendres, 2022). Большинство видов, поражающих перец, относится к комплексу видов *C. acutatum*: *C. acutatum* s.s., *C. brisbanense*, *C. nymphaeae*, *C. scovillei*, также к комплексам *C. boninense* (*C. novae-zelandiae*) (Damm et al. 2012), *C. gloeosporioides* (*C. siamense*) (Weir et al. 2012) и *C. truncatum* (= *C. capsici*).

Ревизия штаммов, определенных в предыдущие годы как *C. coccodes*, была проведена китайскими исследователями (Liu et al., 2013). Работа показала дифференциацию вида на два кластера, соответствующих видам *C. coccodes* и *C. nigrum*; штаммы с томата и перца встречались в обеих группах, но все штаммы картофеля были отнесены к *C. coccodes*. Однако в недавней работе Chang с коллегами (2024), также переопределяя штаммы *C. coccodes*, описали первое обнаружение *C. nigrum* на листе картофеля, прежде неверно идентифицированного как *C. coccodes*.

Внутри рода *Colletotrichum* встречаются как виды, у которых было обнаружено половое размножение, так и те виды, у которых оно не обнаружено. Синглетные (не входящие ни в какой комплекс) виды *C. coccodes* и *C. nigrum* считаются полностью анаморфными, однако для *C. coccodes* было выделено несколько групп вегетативной совместимости, между которыми обнаружены значимые морфологические различия в размерах конидий и микросклероциев. Данные два вида очень близки по морфологии, но согласно описанию Liu (2013), на SNA должны различаться размером конидий. Так, конидии *C. nigrum* длиннее и характеризуются бóльшим отношением длины к ширине (L/W). Для *C. nigrum* (типовой штамм CBS 128507) размер конидий составляет 17.5×4 мкм, L/W=4.4; для *C. coccodes* (штамм CBS 369.75) параметры конидий следующие: 12×3.5 мкм, L/W=3.4.

1.5.2. *Fusarium*

Впервые данный род грибов был описан в 1809 году Генрихом Фридрихом Линком. Главным признаком для рода стали изогнутые септированные конидии (макроконидии). Впоследствии данный признак был уточнен и дополнен, из рода были изъяты виды с похожими по форме конидиями, не имеющими характерной клетки-ножки и отличающиеся конидиогенными структурами (аннелидами вместо фиалид). Так был обособлен ряд видов в отдельные рода *Microdochium*, *Coelomycetes*, *Monographella*. Наряду с этим были добавлены культурально-морфологические, биохимические и молекулярно-генетические критерии

идентификации. Одной из ключевых вех в таксономии рода стала работа Wollenweber & Reinking (1935) «Die Fusarien». Авторы не просто описали подроды и виды (их получилось 65), но и разработали критерии морфологической идентификации группы.

Еще в 1970-х годах Колин Бут отмечал, что фузариоидное спороношение формируют несколько разных телеоморфных линий, например, *Gibberella* (на конец 2021 года, *Fusarium* s. str.), *Haematonectria* (по мнению Pedro Crous, *Neocosmospora*), *Nectria episphaeria* (рода *Cosmosporella* и *Dialonectria* sensu P. Crous) и *Calonectria rigidiuscula* (*Albonectria* sensu P. Crous), и предложил считать фузариоидную морфологию «термином соглашения», а не систематической единицей. Сейчас признано, что аноморфный род *Fusarium* объединяет несколько линий; Crous с соавторами (2021) на основании различия их телеоморф (*Albonectria*, *Cyanonectria*, *Gibberella*, *Haematonectria*, *Nectria*, *Neocosmospora*) предложил выделить отдельные рода, разделив единый род *Fusarium*.

Многообразие морфологии и существование специализированных форм породило значительную путаницу в литературе, не искорененную до сих пор. В настоящее время, в эпоху доминирования молекулярной идентификации, исследователи пытаются выстроить систему видов внутри рода, однако пока соглашение между несколькими научными группами, занимающимися данным вопросом, достигнуто не до конца. В настоящий момент существует две тенденции относительно систематики *Fusarium* s.l.: разделение на несколько родов в зависимости от телеоморфной стадии или сохранение названия *Fusarium* в максимально широком смысле (Гагкаева, 2023).

Две наиболее известные лаборатории — в США под руководством Pedro Crous с одной стороны и в Нидерландах под руководством Kerry O'Donnell и David Geiser с другой — расходятся в широте представления рода *Fusarium*. Crous с соавторами (2021) рассматривают *Fusarium* в узком смысле, что особенно важно для комплекса *Fusarium solani* (O'Donnell et al., 2020). Так как конидии фузариоидного типа возникали и терялись неоднократно, авторы предлагают

понимать род *Fusarium* в узком смысле. Согласно Crous et al. (2021) типовой вид — *F. sambucinum* (телеоморфа *Gibberella*) — монофилетичен, в связи с чем именно его предложили оставить в качестве *Fusarium* s. str., таким образом, чтоб анаморфному роду *Fusarium* соответствовали лишь телеоморфы *Gibberella*. Все остальные виды в классификации этих авторов были переописаны под новыми родовыми названиями, соответствующими разным телеоморфам. В свою очередь, научные группы Kerry O'Donnel и David Geiser стремятся сохранить прежнюю широту представления рода, в первую очередь в связи с практической значимостью вида *Fusarium solani*, поражающим множество коммерчески значимых растений, в том числе и разнообразных представителей сем. пасленовых. Который в классификации Pedro Crous выделен в отдельный род *Neocosmospora* (*Neocosmospora solani*).

Исследователи не могут прийти к согласию относительно системы рода *Fusarium*, даже при привлечении анализа последовательностей многих (7 в работе Wang et al., 2022) генов и некодирующих участков ДНК. Раз за разом специалисты описывают новые таксоны (так, в работе Wang et al. (2022) было описано 11 новых видов), расширяя и без того огромный список. В настоящее время в таксономии рода принята концепция, при которой один род *Fusarium* подразделяют на несколько видовых комплексов на основе сходства морфологии, экологии, биохимических особенностей и молекулярных данных. Нынешние видовые комплексы во многом соответствуют принятым ранее морфовидам.

Морфологическое определение до вида крайне затруднительно в силу того, что признаки вариабельны и во многом зависят от условий культивирования, но при этом морфология видов из разных комплексов сходна. Поэтому были выбраны диагностические среды (SNA, PDA, гвоздичный агар), и принадлежность к тому или иному морфовиду *Fusarium* стоит определять именно по колониям, выросшим на этих средах. С развитием молекулярных методов было установлено, что внутри одного морфовида скрыто большое разнообразие филовидов. Таким образом, основные прежде принятые виды к настоящему времени разрослись до комплексов

видов. И теперь по ряду макро- (скорость роста мицелия, пигментация колонии и реверса, характер мицелия) и микропризнаков (наличие, форма и размер разных типов конидий, строение фиалид, количество и расположение хламидоспор) можно установить принадлежность штамма лишь к комплексу видов. Приуроченность к конкретному хозяину, ранее являвшаяся важным критерием при разделении видов и специализированных форм, также не может быть строгим диагностическим признаком. Например, внутри вида *F. oxysporum* ранее выделяли около 120 различных специализированных форм (Beckman et al., 1987, цит. по Shaheen et al., 2021), аналогичная ситуация была и с видом *F. solani*. Но в последнее десятилетие стало понятно, что каждая из этих форм на самом деле специализируется на нескольких хозяевах, причем далеко не всегда близкородственных (Sandoval-Denis et al., 2019). Конечно, можно пытаться воспользоваться реакциями вегетативной совместимости, но в современных работах к этому способу идентификации прибегают крайне редко ввиду высокой трудозатратности и сложности метода.

Так как морфология видов в прежнем понимании (Booth, 1971) сейчас примерно соответствует морфологии комплексов видов, специалист зачастую может определять изоляты до группы без привлечения молекулярных методов.

Для морфологической идентификации представителей рода важны следующие признаки:

- скорость роста колонии на диагностических средах (обычно на ОА или КГА)
- макроморфология, цвет колонии, окраска реверса
- микроморфология: наличие, обилие, форма, размер и количество септ у макроконидий, мезоконидий и микроконидий, наличие моно- или полифиалид, присутствие хламидоспор

Выделяют три типа конидий *Fusarium*:

- Макроконидии, наиболее крупные конидии, обязательно с базальной клеткой-ножкой (foot-shaped), от прямых до серповидных

- Мезоконидии, похожи по размеру и форме на макроконидии, но не имеют клетки-ножки
- Микроконидии, мелкие, одноклеточные (изредка с одной септой), образуются в слизистых головках или цепочках.

Несмотря на то, что понятие комплекса видов не регламентировано правилами ботанической номенклатуры, эта категория оказалась очень удобна в практическом плане. Так как зачастую признаки не позволяют исследователю определить штамм до вида в современной классификации, а идентификация до комплекса видов значительно более проста и точна. К 2015 году выделяли 20 комплексов видов и более 300 видов (O'Donnell et al. 2015), часть из которых описана лишь как «филовида» (phylosppecies) без биномиальных названий. К 2022 количество комплексов видов и видов выросло до 23 и более 400 соответственно, значительное количество было описано в последние 25 лет (Geiser et al., 2021; O'Donnell et al. 2022).

В настоящее время ни одна серьезная работа не проводится без определения последовательности генов. И хотя проблема неправильной идентификации на основании последовательностей генов и межгенных участков, отмеченная еще в начале века (Pennisi, 2008), до сих пор не устранена, сиквенсы являются основным критерием в определении вида и необходимым условием публикации современной научной работы. Филогенетическую значимость для видов рода *Fusarium* представляют участки ITS, *β -tub* (нег бета-тубулина), *tef-1 α* (фактор элонгации трансляции), *rpb1* и *rbp2* (большие субъединица РНК-полимеразы), *cat* (кальмодулин). Специалисты рекомендуют использовать участки генов фактора элонгации (*tef-1 α*) и субъединицы рибосомы (*rpb2* и/или *rpb1*) для наиболее точной идентификации, с приоритетом гену фактора элонгации (табл. 1; O'Donnell et al., 2022). Именно на 5' конце *tef-1 α* , получаемого с помощью праймеров, находятся наиболее филогенетически информативные 400 п.н. интрона (O'Donnell et al., 1998). Для уточнения видовой идентификации на основании нескольких участков были созданы базы последовательностей типовых штаммов (Geiser et al., 2004; O'Donnell et al., 2010):

- FUSARUIM ID (FUSARIOID-ID database; Torres-Cruz et al., 2022),
- Centraalbureau voor Schimmel-cultures (CBS-KNAW) Fungal Biodiversity Center (<http://www.cbs.knaw.nl/fusarium>).

Таблица 1. Рекомендуемые генетические маркеры для разных видовых комплексов *Fusarium* (по Short et al., 2011)

Локус	Видовой комплекс	Подходящие праймеры
<i>tef-1α</i>	FSSC, FOSC, FDSC, FIESC	EF1-EF2
рДНК	FSSC, FDSC, FIESC	ITS5, NL4
<i>β-tub</i>	FDSC	T1-T22
IGS	FOSC	CNS1, NL11, iNL11, NLa, CNSa
<i>rpb2</i>	FSSC, FIESC	5F2-7CR/7CF-11AR
CAM	FIESC	CL1-CL2A

Таким образом, для наиболее точной и надежной идентификации *Fusarium* spp. необходимо сочетать морфологические и молекулярные методы определения.

Fusarium — род-космополит, включенный в топ-10 наиболее вредоносных для сельского хозяйства патогенных грибов (Timmusk et al., 2020). Вызывает разнообразные заболевания чрезвычайно широкого круга растений. К проявлениям фузариоза относят вилт, хлорозы, гнили, рак. Экология также очень разнообразна: кроме патогенеза на растениях и в ряде случаев на животных и даже человеке, виды рода могут обитать в тканях растений эндофитно, продуцируя фитогормоны, встречаются как сапротрофы в почве. Для *Fusarium oxysporum*, кроме патогенности к томату (Srinivas et al., 2019), показана также активность против корневой нематоды *Meloidogyne incognita* (Martinuz et al., 2013). Мутации, приводящие к патогенезу, могут возникнуть и в непатогенных штаммах, используемых в качестве биоагентов и потому оказавшихся в непосредственной близости корней или проводящей системы растения, в результате возможно развитие грибного заболевания вместо нематодного. Хотя в целом патогенные штаммы считаются более генетически стабильными по сравнению с непатогенными (Bao et al., 2002), так что на основании выявленных патогенных свойств можно с большей

уверенностью говорить о роли штамма на растении, чем при отсутствии выраженной патогенной активности.

Для многих видов рода показана патогенность к большому кругу растений (например, для *F. oxysporum* – более 150 видов), а также патогенность к животным и людям. Многие виды *Fusarium* являются продуцентами микотоксинов — монилиформинов, фумонизинов (являющихся канцерогенами), зеараленонов, трихотеценов, боверицинов, особенно опасных при поражении зерновой продукции. Наряду с этим интересна способность видов рода продуцировать различные антигрибные, антибактериальные, цитотоксические вещества (алкалоиды, сесквитерпены, поликетиды, каротиноиды, антракеноны, циклопентаноны и их производные). Все эти особенности, однако, в значительной степени оказываются штамм-специфичными.

К настоящему моменту на томате обнаружены следующие виды *Fusarium*: *F. oxysporum*, *F. solani*, *F. semitectum*, *F. subglutinans*, *F. equiseti*, *F. proliferatum*, *F. verticillioides* и многие другие. Наиболее часто встречается *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* и *F. oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*, с которыми в первую очередь связывают фузариозный вилт (McGovern, 2015), хотя на самом деле вилт оказались способны вызывать практически все виды *Fusarium*, обнаруженные на томате.

В качестве эндофитов из бессимптомных тканей в исследовании Imazaki и Kadota (2015) было выделено больше всего (332 изолята) видов из комплекса видов *Fusarium oxysporum*, несколько меньше (136 изолятов) видов из комплекса *F. solani* и 75 изолятов из комплекса видов *F. fujikuroi*. Причем было отмечено, что виды тех же видовых комплексов доминируют в почве вокруг томата, недаром считается, что виды-эндофиты проникают в ткани растения в первую очередь из окружающей почвы.

Несмотря на огромное число исследований можно сказать, что разнообразие видов *Fusarium* на пасленовых растениях (в частности, на томате) по всему миру все еще изучено слабо, особенно с учетом развития филогенетики, превратившей

виды в видовые комплексы. Подавляющее большинство публикаций по фузариозам на томате посвящено *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici*, а о других видах и комплексах видов упоминают значительно реже.

1.6. Кросс-вирулентность

Еще в 80-х годах прошлого века была показана способность видов *Colletotrichum* spp. одинаково заражать как томат, так и перец (Hadden, Black, 1989). В Колумбии провели исследования шести видов *Colletotrichum*, широко распространенных на разных хозяевах, однако из них лишь *C. gloeosporoides* показал специфичность к растениям-хозяевам при заражении (Cabrera et al., 2018).

Кросс-вирулентность подтверждается и для видов рода *Fusarium*: так, *Fusarium solani* f. sp. *eumartii*, выделенные с томата и картофеля, заражали и картофель, и томат, и перец в условиях открытого и закрытого грунта (Romberg, Davis, 2007). В работе было отмечено, что штаммы, выделенные с картофеля, вызывали даже более серьезные повреждения других пасленовых культур.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Места сбора

Сбор пораженных растений проводили с 2016 по 2023 год в нескольких регионах, в личных подсобных и специализированных хозяйствах. Для выделения отбирали пораженные плоды, стебли и листья пасленовых растений.

Кроме того, использовали коллекционные изоляты из уже существующей коллекции (выделенные С. Н. Еланским, И. А. Кутузовой, М. А. Побединской, Л. Ю. Кокаевой, А. Ф. Белосоховым в 2014-2020 годах). На картах (рис. 2А, 2Б; также см. приложения 1-3) указаны точки сбора образцов.

2.2. Выделение чистых культур

Пораженные листья, стебли, плоды стерилизовали поверхностно в 5% растворе гипохлорита натрия в течение 2 минут. Простерилизованные органы закладывали в стерильные влажные камеры. В другом варианте выделения простерилизованный в 70% спирте кусочек внутренней ткани с границы поражения помещали на питательную среду (КГА; Nirenberg, 1976; Crous et al., 2009; Благовещенская, 2017) с добавлением антибиотика (бензилпенициллина натриевой соли, гентамицина или цефтриаксона, 100 мг/л). При выделении грибов из корней и клубней их предварительно отмывали в проточной воде и стерилизовали в 5% растворе гипохлорита натрия в течение 5 минут. После стерилизации орган разрезали стерильным ножом таким образом, чтобы захватить место поражения. С границы зараженной и здоровой ткани стерильно брали кусочек ткани и помещали его на питательную среду (КГА с добавлением перечисленных выше антибиотиков) в чашке Петри или в стерильные влажные камеры. Выделение из влажных камер проводили на 3-10 день в зависимости от интенсивности роста мицелия на те же питательные среды с добавлением антибиотика. После появления колонии на питательной среде агаровый блок с края колонии пересаживали на свежую среду КГА в другой чашке Петри или в пробирке.

Выделенные изоляты закладывали на хранение в пробирках со скошенным агаром или чашках Петри (Белосохов и др., 2020), а также сохраняли криоконсервацией в 10-15% глицерине при -80°C (Homolka, 2013).

Отработанный растительный материал и чашки Петри с выросшими грибными колониями уничтожали автоклавированием.

2.3. Морфологическое определение

Первичную идентификацию выделенных чистых культур проводили на стандартных питательных средах (КГА). Для дальнейшей идентификации и работы со штаммами *Fusarium* использовали КГА и SNA, для работы с *Colletotrichum* использовали SNA с добавлением дважды автоклавированных стеблей *Anthriscus sylvestris*. Изучение микроморфологии проводили с применением методов световой микроскопии на микроскопах ЛОМО Микмед-6 и Leica DM 2500 (Leica Microsystems, Германия). При первичной идентификации (до рода) использовали специализированную литературу (Stalpers, 1978; Domsch, 1980; Sutton, 1992). Определение точной видовой принадлежности проводили по последовательностям участка ITS и/или, при необходимости, последовательностям других генов (подробнее в разделе «Выделение ДНК, ПЦР, секвенирование»).

2.4. Проверка патогенности штаммов

Проверку патогенности штаммов проводили на мини-клубнях картофеля (сорт «Гала», производитель ООО «ДГТ», с. Рогачево) и плодах томата молочной степени зрелости («черри медовые», производитель ООО «Луховицкие овощи», компания «Рост»). Штаммы проверяли на патогенность в первую очередь к растениям, с которых они были выделены (картофелю или томату), но при возможности также и на втором хозяине. Штаммы, выделенные с перца или баклажана, проверяли на патогенность к томату и картофелю.

Плоды или клубни на 5 минут помещали в раствор отбеливателя «Белизна» (гипохлорит натрия, 5%), затем промывали дистиллированной водой и помещали во влажные камеры. Культуры грибов наращивали в течение 10 дней при температуре +25°C на питательной среде, прикрытой целлофаном; использовали SNA для *Fusarium*, КГА для остальных видов. Заражение производили суспензией конидий (концентрация 10^5 спор/мл): 100 мкл суспензии (приготовленной на основе стерильной дистиллированной воды с небольшим количеством Tween20) наносили уколом внутрь плода томата (или клубня картофеля), имитируя раневое поражение. Для подтверждения прорастания и уточнения концентрации конидий 10 мкл суспензии конидий наносили на чашку Петри со стерильной питательной средой и размазывали стерильным шпателем. Для заражения неповрежденных плодов томата соскоб с поверхности колонии (мицелий и, при наличии, конидии) наносили на поверхность плода, имитируя наружное поражение здорового растения. При этом инокулюм старались наносить в место крепления плодоножки как наиболее уязвимую и подверженную атаке патогена в естественных условиях часть плода.

Эксперимент проводили в трех повторностях для каждого штамма и каждого варианта заражения. Инокулированные плоды и клубни закладывали во влажные камеры и помещали в термостат при 12 °C. В качестве контроля использовали плоды и клубни, инокулированные стерильной водой с Tween20 без конидий. По прошествии 14 суток для томата и 40 суток для картофеля измеряли диаметр зоны поражения (мм). При измерении диаметра поражения клубня отнимали диаметр

иглы (2 мм), которой вносили инокулюм; для томата измеряли зону некротического поражения, не отнимая диаметр иглы, так как во внутренних тканях плода игла не оставляет полости. При наличии мицелия в зоне поражения его микроскопировали, пораженную ткань растения высевали на питательную среду (КГА) для подтверждения статуса инфекционного агента. Результаты считали положительными только при морфологическом подтверждении источника инфекции.

Для стандартизации значений вычисляли скорость развития инфекции (К) по формуле:

$$K = r/t,$$

где К – скорость развития инфекции (мм/сут.), r – средний радиус зоны поражения (мм) штамма, t – длительность заражения (суток).

Непатогенными к картофелю штаммами считали те, для которых скорость развития инфекции на картофеле была менее 0,05 мм/сут. (погрешность диаметра иглы, которой вводили суспензию конидий, нормированное на количество дней инокуляции: 2 мм / 40 дней); слабоагрессивными при скорости от 0,05 до 0,1 мм/сут.; при скорости более 0,1 мм/сут. штаммы считали агрессивными к картофелю. Для томата ранжирование было следующим: при отсутствии инфекции штамм считали непатогенным, при скорости до 0,5 мм/сут. штаммы считали слабоагрессивными, при больших значениях – агрессивными.

2.5. Выделение ДНК, ПЦР, секвенирование

Для выделения ДНК мицелий наращивали на питательной среде КГА с целлофаном. Выделение ДНК производили, как описано у Belosokhov et al. (2022). Для молекулярного анализа использовали ITS как универсальный регион баркодинга грибов. Для видов *Fusarium* и *Colletotrichum* использовали также специфические последовательности, рекомендуемые для идентификации каждой группы микромицетов (*tef-1α*, *tub2* для *Fusarium* spp.; *gaphd*, *gs*, *act* для *Colletotrichum* spp.). Последовательности праймеров (производства компании

«Евроген») приведены в таблице 2. Температуру отжигов для каждой пары праймеров вычисляли с помощью программы Promega calculator или заимствовали из литературных источников. ПЦР проводили с помощью амплификатора Biorad T100 (Bio Rad, США). Состав реакционной смеси указан в таблице 3.

Таблица 2. Праймеры, использованные в работе

Название	Участок, ген	Последовательность	T _{отжига} , °C	Длина продукта, пн	Ссылка
ITS1	Внутренний транскрибируемый спейсер, ITS	TCCGTAGGTGAACCTGCGG	55	600	White et al. 1990
ITS4		TCCTCCGCTTATTGATATGC			
EF1	Инtron гена фактора элонгации, <i>tef1a</i>	ATGGGTAAGGARGACAAGAC	58	800	O'Donnell et al., 1998
EF2		GGARGTACCAGTSATGTT			
Btu-F-F01	Инtron гена β-тубулина, <i>tub2</i>	CAGACCCGGTCAGTGCCTAA	60	800	Watanabe et al., 2011
Btu-F-R01		TTGGGGTTCGAACATCTGCT			
LR0R	Большая субъединица рибосомы, 28S	ACCCGCTGAACCTTAAGC	50	600	Rehner, Samuels, 1994
LR5		TCCTGAGGGAAACTTCG			
GDF-1	Инtron глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы, <i>gaphd</i>	GCCGTCAACGACCCCTTCA TTGA	60	310	Templeton et al., 1992
GDR-1		GGGTGGAGTCGTA CTTGAG CATGT			
GSF1	Инtron глутаминсинтета-зы, <i>gs</i>	ATGGCCCAGTACATCTGG	60	960	Stephenson et al., 1997
GSR1		GAACCGTCGAAGTTCCAC			
ACT-512F	Инtron актина, <i>act</i>	ATGTGCAAGGCCGTTTCG C	61	270	Carbone and Kohn, 1999
ACT-783R		TACGAGTCCTTCTGGCCCAT			

Таблица 3. Состав реакционной смеси

Компонент смеси	Объем каждого компонента (мкл) в одной пробирке		
	Стандартный протокол	<i>tef1a</i>	<i>gs</i>
Деионизированная вода	21	20,23	20,63
10x PCR buffer	2,5	2,875	2,8
dNTP mix	0,5	0,575	0,57
Прямой праймер	0,4	0,46	0,4
Обратный праймер	0,4	0,46	0,4
Taq-полимераза	0,4	0,4	0,4
Раствор ДНК	1	1	1
Общий объем смеси	26,2	26	26,2

При амплификации использовали следующий протокол: начальная денатурация при 94 °C в течение 3 мин., затем 35 циклов амплификации, и завершающий этап 72 °C 3 мин. Для праймеров ITS1/ITS4 циклы амплификации включали три этапа: 94 °C 30 с, 55 °C 30 с, 72 °C 45 с. Для праймеров GDF-1/GDR-1 и ACT-512F/ACT783R циклы амплификации были следующими: 94 °C 30 с, 60 °C 30 с, 72 °C 30 с. Для праймеров GSF1/GSR1 циклы амплификации были: 94 °C 30 с, 61 °C 30 с, 72 °C 120 с. Для праймеров LR0R/LR5: 95 °C 30 с, 52 °C 35 с, 72 °C 55 с. Для праймеров EF1/FE2 и Btu-F-F01/Btu-F-R01: 94 °C 45 с, 60 °C 45 с, 72 °C 60 с.

Для выделения фрагментов ДНК из геля использовали наборы CleanUp Mini и CleanUp Standart (Евроген, Москва, Россия). После использования спин-колонок очищали в 0,1 М растворе соляной кислоты, промывали дистиллированной водой и очищали в ультразвуковой мойке, затем промывали деионизованной водой (100 мкл). Очищенные колонки использовали повторно.

Секвенирование заказывали компании «Евроген» (Москва, Россия), по протоколу и с набором реактивов BigDye (ABI Prism) на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 xl (Applied Biosystems, Калифорния, США). При секвенировании использовали прямой и, при необходимости уточнения последовательности, обратный праймер. Филогенетический анализ проводили с использованием программного пакета MEGA X (Kumar et al., 2018), Geneious Prime (Geneious version 7.1 created using Biomatters), IQ-Tree. Для сравнения и определения видов брали последовательности типовых штаммов из баз данных GenBank и Fusarium ID, а также из литературы (для рода *Fusarium* из работ Xia et al., 2019; Lombard et al. 2019; Torres-Cruz et al., 2022; типовые штаммы рода *Colletotrichum* представлены в табл. 4, референсные штаммы базидиальных грибов – в табл. 5).

Таблица 4. Референсные штаммы *Colletotrichum*, использованные в работе

Вид	Видовой комплекс	Штамм	Номер последовательности в базе GenBank*			
			ITS	act	gaphd	gs
<i>Colletotrichum nigrum</i> Ellis & Halst.	–	CBS 69.49	NR163523	JX546646	JX546742	–
	–	CBS 132450	JX546845	JX546653	JX546749	–
	–	CBS 127562	JX546842	JX546650	JX546746	–
<i>Colletotrichum dianense</i> Z.F. Yu & H. Zheng	–	YMF 1.04943	OL842189	OL981258	OL981284	–
<i>Colletotrichum coccodes</i> (Wallr.) S. Hughes	–	CBS 369.75	HM171679	HM171667	HM171673	HM171676
<i>Colletotrichum gigasporum</i> Rakotonir. & Munaut	Gigasporum	CBS 101881	KF687736	KF687797	KF687841	KF687745

Таблица 5. Референсные штаммы базидиальных грибов, использованные в работе

Штамм	Вид	ITS	Ссылка
VKM:F-4751	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	MF120203	Kochkina G. A. et al., 2019
Champ-102	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	KX449506	Pérez-Izquierdo et al., 2017
CBS:371.52	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	MH857085	Vu et al., 2019
BRNM 771949	<i>Bjerkandera centroamericana</i> Kout, Westphalen & Tomšovský	KT305933	Westphalen et al., 2015
BJFC 022752	<i>Bjerkandera resupinata</i> Y.C. Dai & Chao G. Wang	NR_174065	Wang et al., 2021
CBS 431.48	<i>Irpex lacteus</i> (Fr.) Fr.	MH856423	Vu et al., 2019
CBS 298.33	<i>Irpex latemarginatus</i> (Durieu & Mont.) C.C. Chen & Sheng H. Wu	MH855445	Vu et al., 2019
EF112	<i>Phlebia tremellosa</i> (Fr.) Nakasone & Burds.	MK842052	Unpublished
CLZhao 9563	<i>Phlebia tomentopileata</i> C.L. Zhao	MT020765	Huang, Zhao, 2020
Cui 9836	<i>Fomitopsis subpinicola</i> B.K. Cui, M.L. Han & Shun Liu	MN148249	Liu et al., 2021
Cui 5027	<i>Fomitopsis yimengensis</i> B.K. Cui & Shun Liu	OL621850	Liu et al., 2023
CFMR:FP-100564	<i>Athelia epiphylla</i> Pers.	GU187501	Binder et al., 2010
HMAS LWZ20200921-21	<i>Athelia naviculispora</i> S.L. Liu & L.W. Zhou	NR_197530	Liu et al., 2024
N140864	<i>Flammulina rossica</i> Redhead & R.H. Petersen	KU950343	Unpublished
HKAS 41344	<i>Flammulina yunnanensis</i> Z.W. Ge & Zhu L. Yang	EF595857	Ge et al., 2008
RM	<i>Pseudozyma flocculosa</i> (Traquair, L.A. Shaw & Jarvis) Boekhout & Traquair	AF294693	Avis et al., 2001
CBS:129.27	<i>Phanerochaete chrysosporium</i> Burds.	MH854905	Vu et al., 2019
G01_15	<i>Peziza nordica</i> Kristiansen, LoBuglio & Pfister	KU898045	Pfister et al., 2018

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в работе было проанализировано 84 штамма с томата (из них 35 взято из коллекции), 176 изолятов с картофеля (взяты из коллекции), 13 с баклажана и 27 с перца. Коллекционные штаммы были ранее выделены А. Ф. Белосоховым, И. А. Кутузовой, С. Н. Еланским, М. А. Побединской, Л. Ю. Кокаевой, Е. М. Чудиновой. Перечень использованных в работе штаммов приведен в приложениях 1-4 и в тексте работы. Определение последовательностей ДНК некоторых коллекционных штаммов, выделенных из клубней картофеля, проведено И. А. Кутузовой и А. Ф. Белосоховым.

Суммарно в работе использовано 300 штаммов, относящихся к 72 видам из 24 родов: 59 видов из 16 родов отдела Ascomycota и 13 видов из 8 родов отдела Basidiomycota.

отд. Ascomycota

- кл. Saccharomycetes — *Geotrichum* (1 вид, 1 штамм)
- кл. Sordariomycetes
 - пор. Sordariales — *Chaetomium* (1 вид, 4 штамма), *Sordaria* (1 вид, 1 штамм)
 - пор. Glomerellales — *Colletotrichum* (2 вида, 74 штамма), *Plectosphaerella* (4 вида, 7 штаммов)
 - пор. Hypocreales — *Fusarium* (29 видов, 98 штаммов), *Acremonium* (1 вид, 1 штамм), *Clonostachys* (2 вида, 2 штамма)
 - пор. Diaporthales — *Phomopsis* (1 вид, 1 штамм)
 - пор. Xylariales — *Apiospora* (1 вид, 1 штамм)
- кл. Dothideomycetes
 - пор. Pleosporales — *Alternaria* (9 видов, 35 штаммов), *Allophoma* (1 вид, 1 штамм), *Stemphylium* (1 вид, 1 штамм)
 - пор. Capnodiales — *Cladosporium* (2 вида, 12 штаммов)
- кл. Leotiomycetes
 - пор. Helotiales — *Botrytis* (1 вид, 3 штамма)

отд. Basidiomycota

- кл. Agaricomycetes
 - пор. Atheliales — *Athelia* (1 вид, 1 штамм)
 - пор. Cantharellales — *Rhizoctonia* (4 анастомозные группы, 48 штаммов)

пор. Polyporales — *Irpex* (2 вида, 2 штамма), *Phanerochaete* (1 вид, 1 штамм), *Bjerkandera* (1 вид, 2 штамма), *Phlebia* (1 вид, 1 штамм), *Fomitopsis* (1 вид, 1 штамм)

пор. Agaricales — *Flammulina* (1 вид, 1 штамм)

кл. Ustilaginomycetes

пор. Ustilaginales — *Pseudozyma* (1 вид, 1 штамм)

Всего в данной работе на томате выявлено 28 видов (из них 8 видов рода *Fusarium*), на картофеле 43 вида (из которых 22 вида рода *Fusarium*), на перце 15 видов (из них 7 видов рода *Fusarium*) и на баклажане 8 видов (2 вида рода *Fusarium*). Список штаммов разных видов, использованных в работе, приведен в таблицах приложений 1-4.

Список видов, выявленных в процессе выполнения работы (в приведенных видовых списках * отмечены виды, представленные штаммами, выделенными ранее и для работы взятыми из коллекции):

На томате:

1. *Allophoma yuccae* A. Ahmadpour et al.,
2. *Alternaria alternata* s l.,
3. *Alternaria angustiovoidea* E.G. Simmons,
4. *Alternaria astragalicola* W. Zhao et al.,
5. *Alternaria linariae* (Neerg.) E.G. Simmons,
6. *Alternaria* sect. *Ulocladium*,
7. *Botrytis cinerea* Pers.,
8. *Chaetomium globosum** Kunze,
9. *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries,
10. *Cladosporium sphaerospermum** Penz.,
11. *Colletotrichum coccodes** (Wallr.) S. Hughes,
12. *Colletotrichum nigrum* Ellis & Halst.,
13. *Fusarium annulatum* Bugnic.,
14. *Fusarium citri* M.M. Wang et al.,
15. *Fusarium clavum* J.W. Xia et al.,
16. *Fusarium compactum* (Wollenw.) Raillo,
17. *Fusarium curvatum* L. Lombard & Crous,
18. *Fusarium fabacearum* L. Lombard et al.,
19. *Fusarium luffae* M.M. Wang et al.,
20. *Fusarium nirenbergiae* L. Lombard & Crous,
21. *Geotrichum silvicola** Pimenta et al.,
22. *Irpex lacteus** (Fr.) Fr.,
23. *Irpex latemarginatus* (Durieu & Mont.) C.C. Chen et al.,
24. *Phanerochaete chrysosporium* Burds.,

25. *Phomopsis phaseoli** (Desm.) Sacc.,
26. *Plectosphaerella oligotrophica* T.T. Liu et al.,
27. *Pseudozyma flocculosa** (Traquair et al.) Boekhout & Traquair,
28. *Stemphylium vesicarium* (Wallr.) E.G. Simmons.

На картофеле:

1. *Alternaria alternariacida** Woudenb. & Crous,
2. *Alternaria alternata* s l.,
3. *Alternaria angustiovoidea** E.G. Simmons,
4. *Alternaria grandis** E.G. Simmons,
5. *Alternaria linariae** (Neerg.) E.G. Simmons,
6. *Alternaria multiformis** (E.G. Simmons) Woudenb. & Crous,
7. *Alternaria protenta** E.G. Simmons,
8. *Alternaria solani** Sorauer,
9. *Athelia epiphylla** Pers.,
10. *Bjerkandera adusta** (Willd.) P. Karst.,
11. *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries,
12. *Clonostachys solani** (Harting) Schroers & W. Gams,
13. *Clonostachys rosea** (Link) Schroers, Samuels, Seifert & W. Gams,
14. *Colletotrichum coccodes** (Wallr.) S. Hughes,
15. *Flammulina rossica** Redhead & R.H. Petersen,
16. *Fomitopsis subpinicola** B.K. Cui,
17. *Fusarium annulatum** Bugnic.,
18. *Fusarium arthrosporioides** Sherb.,
19. *Fusarium avenaceum** (Fr.) Sacc.,
20. *Fusarium caeruleum** Lib. ex Sacc.,
21. *Fusarium commune** K. Skovg.,
22. *Fusarium cugenangense* Maryani, L. Lombard, Kema & Crous,
23. *Fusarium curvatum** L. Lombard & Crous,
24. *Fusarium equiseti** (Corda) Sacc.,
25. *Fusarium flagelliforme** J.W. Xia,
26. *Fusarium incarnatum* (Desm.) Sacc.,
27. *Fusarium merxianum* (Quaedvl. & Sand.-Den.) T. Aoki, Geiser & O'Donnell,
28. *Fusarium nirenbergiae* L. Lombard & Crous,
29. *Fusarium noneumartii** (Sand.-Den. & Crous) O'Donnell, Geiser, Kasson & T. Aoki,
30. *Fusarium odoratissimum** Maryani, L. Lombard, Kema & Crous,
31. *Fusarium oxysporum** Schltdl.,
32. *Fusarium redolens** Wollenw.,
33. *Fusarium sambucinum* Fuckel,
34. *Fusarium solani* (Mart.) Sacc.,
35. *Fusarium sporotrichioides** Sherb., Geiser & T. Aoki,
36. *Fusarium vanettenii** O'Donnell et al.,
37. *Fusarium vanleeuwenii** Crous & Sand.-Den.,

38. *Phlebia tremellosa** (Schrad.) Nakasone & Burds.,
39. *Plectosphaerella oligotrophica** T.T. Liu, D.M. Hu & L. Cai,
40. *Plectosphaerella plurivora** A.J.L. Phillips, Carlucci & M.L. Raimondo,
41. *Rhizoctonia* AG K,
42. *Rhizoctonia solani* AG 5*,
43. *Rhizoctonia solani* AG 3*.

На перце стручковом:

1. *Alternaria alternata* s.l.,
2. *Alternaria angustiovoidea* E.G. Simmons,
3. *Botrytis cinerea* Pers.,
4. *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries,
5. *Colletotrichum nigrum* Ellis & Halst.,
6. *Fusarium annulatum* Bugnic.,
7. *Fusarium brachygibbosum* Padwick,
8. *Fusarium compactum* (Wollenw.) Raillo,
9. *Fusarium fabacearum* L. Lombard et al.,
10. *Fusarium petroliphilum** (Q.T. Chen & X.H. Fu) Geiser, O'Donnell, D.P.G. Short & N. Zhang,
11. *Fusarium sporotrichioides* Sherb.,
12. *Plectosphaerella niemeijerarum* L. Lombard,
13. *Rhizoctonia* AG F,
14. *Sordaria fimicola* (Roberge ex Desm.) Ces. & De Not.

На баклажане:

1. *Acremonium* sp.,
2. *Alternaria alternata* s.l.,
3. *Alternaria angustiovoidea* E.G. Simmons,
4. *Apiospora guangdongensis* C.F. Liao & Doilom,
5. *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries,
6. *Colletotrichum nigrum* Ellis & Halst.,
7. *Fusarium clavum* J.W. Xia et al.,
8. *Fusarium tanahbumbuense* Maryani et al.

При сравнении микобиоты пасленовых первоочередное влияние на полученный результат, по-видимому, оказывает то, какие органы растения – надземные или подземные – исследуют. Микобиоты клубней и корней разных (но близких) видов растений оказываются более сходны, чем микобиота корней и листьев одного вида растения. Заражение надземных и подземных частей растения происходит из разных источников инфекции, а почвенный пул инфекционных агентов отличается от воздушного. Данная закономерность была

продемонстрирована и на примере сообщества протистов, которое практически идентично между корневыми системами разных видов пасленовых, но при этом, в силу разнородности почвенного сообщества, довольно значительно различаются сообщества филлосферы и ризосферы (Taerum et al., 2021). Таким образом, корректнее представляется сравнение микобиоты клубней картофеля с микобиотой корней прочих пасленовых. Однако в данной работе не была достаточно исследована микобиота подземной части растений, кроме клубней картофеля, поэтому в рамках данного исследования было проведено лишь частичное сравнение видового разнообразия, на примерах родов *Fusarium* и *Colletotrichum* как наиболее представленных количеством штаммов и видов.

Таблица 6. Рода микровицетов на пасленовых растениях (выявленные в рамках данной работы выделены зеленой заливкой; синим выделены данные коллег из лаборатории С. Н. Еланского, желтым — взятые из литературы, оранжевым — из базы GenBank)

	Томат	Картофель	Перец	Баклажан	Другие пасленовые
<i>Acremonium</i>	+	+	+	+	+
<i>Allophoma</i>	+	+			
<i>Alternaria</i>	+	+	+	+	+
<i>Apiospora</i>				+	
<i>Athelia</i>		+			
<i>Botrytis</i>	+	+	+	+	+
<i>Bjerkandera</i>	+	+			
<i>Rhizoctonia</i>	+	+	+	+	+
<i>Chaetomium</i>	+	+	+		+
<i>Cladosporium</i>	+	+	+	+	+
<i>Clonostachys</i>	+	+	+	+	+
<i>Colletotrichum</i>	+	+	+	+	+
<i>Flammulina</i>		+			
<i>Fomitopsis</i>		+			
<i>Fusarium</i>	+	+	+	+	+
<i>Geotrichum</i>	+	+	+	+	
<i>Irpex</i>	+				
<i>Phanerochaete</i>	+				+
<i>Phomopsis</i>	+	(+)*	+	+	
<i>Phlebia</i>		+			
<i>Plectosphaerella</i>	+	+	+		+
<i>Pseudozyma</i>	+				
<i>Sordaria</i>			+	+	
<i>Stemphylium</i>	+	+	+	+	+

*единичное обнаружение, не подтвержденное публикацией

Сравнение встречаемости тех или иных родов на различных культурных растениях сем. Solanaceae проведено с привлечением данных коллег по лаборатории (А. Ф. Белосохова, С. Н. Еланского, Е. М. Чудиновой, Л. Ю. Кокаевой) и сведений из литературы, результаты представлены в таблице 6.

3.1. Базидиальные грибы на пасленовых растениях¹

Виды рода *Rhizoctonia*

Среди базидиальных грибов, выделенных с пасленовых растений, значительная доля принадлежит видам рода *Rhizoctonia*. Было проведено исследование изолятов *R. solani* из клубней и стеблей картофеля, выращенных в европейских и дальневосточных регионах России в 2012–2020 годах. Всего было получено 39 изолятов *Rhizoctonia* spp. из больных клубней и стеблей картофеля из Московской, Калужской, Смоленской, Костромской, Владимирской, Астраханской, Магаданской областей России. Были проанализированы 5 изолятов из немецких и 2 из австралийских клубней семенного картофеля. Также 2 изолята с корней перца из Краснодарского края.

Первичная идентификация принадлежности к роду *Rhizoctonia* была проведена по морфологическим признакам: стерильный мицелий коричневых оттенков, часто формирующий коричневые склеротии, широкие гифы (до 14 мкм), перпендикулярное ветвление и образование септ в местах ветвления.

Для подтверждения видовой принадлежности и определения принадлежности штамма к группе вегетативной совместимости для всех 48 изолятов был секвенирован и проанализирован видоспецифический регион рДНК ITS1-5,8S-ITS2 (рис. 3). По результатам анализа 44 изолята были классифицированы как многоядерные, четыре — как двуядерные *Rhizoctonia*. Среди протестированных многоядерных изолятов были определены две группы анастомозов. 42 относились к AG 3PT, наиболее часто встречаемой на картофеле

¹ при подготовке главы использованы результаты, ранее опубликованные автором в статье Yarmeeva et al., 2021; Yarmeeva et al., 2025

группе. Штаммы из этой группы показали небольшие генетические различия между собой. Номера депонирования в Genbank последовательностей AG ЗРТ, представляющих различающиеся по последовательности ITS группы штаммов: NCBI MN956341, MT134462, MN956358, MT134463, MT134464, MW435322, MT134461. Два изолята из Московской и Смоленской областей относились к группе AG 5 (MN956359 и MN956364 соответственно). Два изолята из стеблей картофеля, собранных в Астраханской области, были идентифицированы как двудерные *Rhizoctonia* группы AG К (идентичные сиквенсы MW453064 и MW453065) (рис. 3). В России изоляты групп AG 5 и AG К были выявлены на картофеле впервые. Штаммы группы AG 5 отличались способностью к активному росту при температуре +35°C и устойчивостью к популярному фунгициду пенцикурон, используемому для обработки картофеля от ризоктониоза.

Два штамма рода *Rhizoctonia* были выделены с перца, оба принадлежат двудерной группе AG F, также прежде не описанной на пасленовых растениях в России. Изоляты других анастомозных групп в нашем исследовании не были обнаружены.

Для изучения патогенности штаммов *Rhizoctonia* spp. разных групп вегетативной совместимости был проведен сравнительный анализ скорости роста в тканях клубня картофеля при разных температурах. При оптимальной температуре (25 °C) все штаммы показали способность к росту (табл. 7).

Таблица 7. Скорость роста штаммов на клубнях картофеля

Штамм	Вид	Скорость инфекции на клубне, мм/сут.	
		при 12 °C	при 25 °C
P1	<i>Rhizoctonia</i> AG К	0,71	0,50
P2	<i>Rhizoctonia</i> AG К	0,00	2,05
R12S2PT3	<i>Rhizoctonia</i> AG 3	0,90	3,83
R19M2PT4	<i>Rhizoctonia</i> AG 3	0,53	0,43

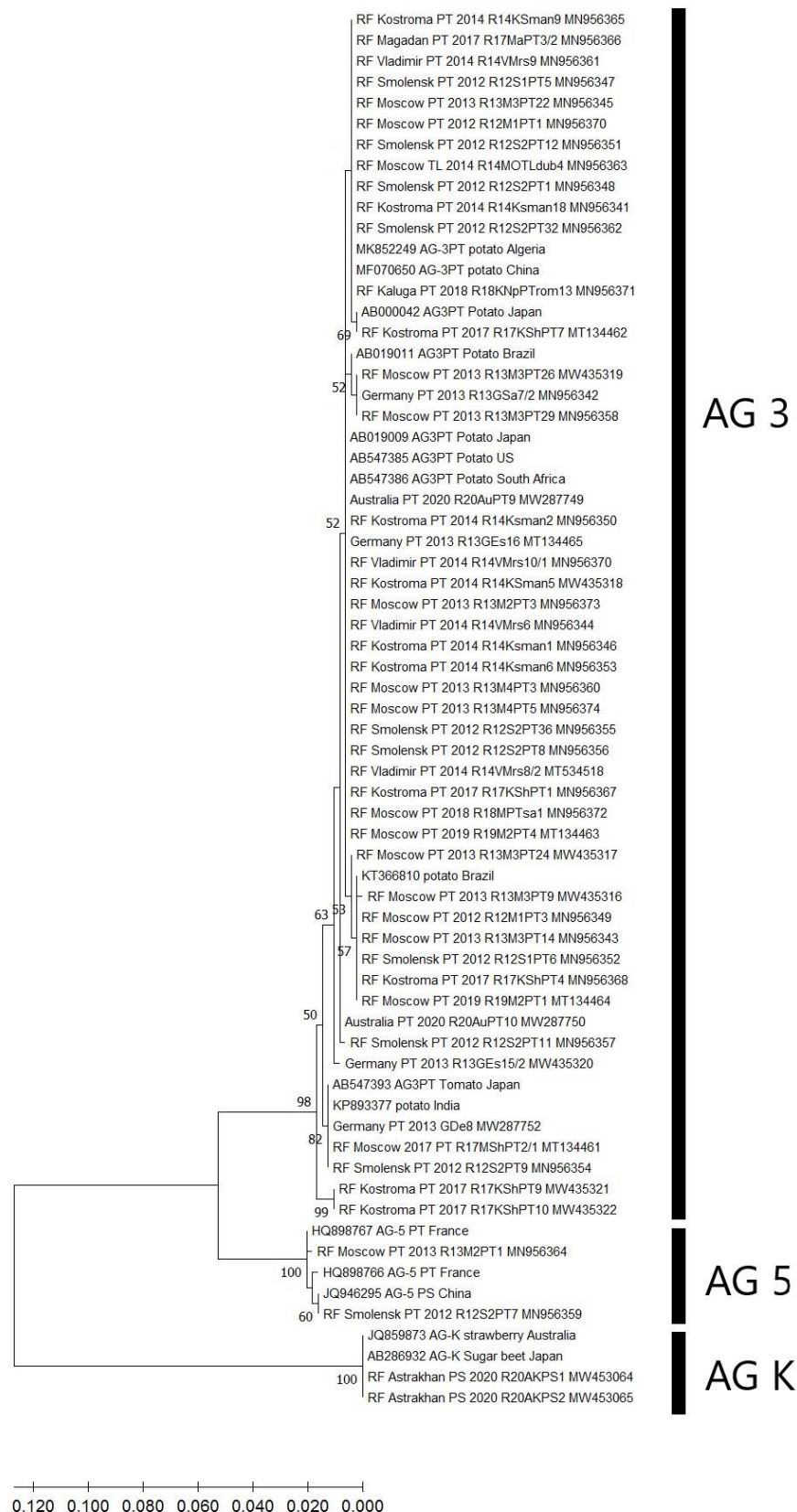


Рисунок 3. Филогенетическое дерево видов рода *Rhizoctonia*, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участку ITS. Масштабная линейка отображает 0,02 нуклеотидных замены на сайт. Ветви отмечены показателями выше 50% среди 1000 репликантов.

Прочие базидиальные грибы на культивируемых пасленовых растениях

Кроме широко известных видов рода *Rhizoctonia* было выявлено несколько представителей порядка Polyporales: два вида рода *Irpex* (штамм 18KDTF6 *I. lacteus* и штамм T39 *I. latemarginatus*) и вид *Phanerochaete chrysosporium* (штамм T71), а также базидиальные дрожжи пор. Ustilaginales кл. Ustilaginomycetes (штамм 19MOVTL9 *Pseudozyma flocculosa*). Суммарное разнообразие видов базидиомицетов (исключая *Rhizoctonia* spp. с клубней картофеля), выделенных с пасленовых растений в нашей лаборатории, представлено в таблице 8.

Морфология базидиальных грибов оказалась крайне скудной. Конидиальное спороношение формировал только штамм T71: гиалиновые алевриоконидии, $5-7 \times 10$ мкм, слегка сужающиеся к основанию, формировались на 5 сутки на среде КГА (рис. 4). Вид был идентифицирован по Stalpers (1978) как *Sporotrichum pulverulentum* (teleom. *Phanerochaete*); секвенирование участков ITS и 28S (номер в базе GenBank OR648181 и PP740922 соответственно) и сравнение с референсными последовательностями (участок 28S: MF399398, NG068808) подтверждают принадлежность к виду *Phanerochaete chrysosporium*.

Таблица 8. Базидиальные грибы, обнаруженные на культурных пасленовых растениях

Штамм	Вид	Растение-хозяин	Регион происхождения	Год выделения
2_MPL17AB	<i>Fomitopsis subpinicola</i>	Микроклональные растения картофеля	МО, Рогачево	2017
3AB17MPL	<i>Bjerkandera adusta</i>			
4_MPL17AB	<i>Bjerkandera adusta</i>			
8_MPL17AB	<i>Phlebia tremellosa</i>			
236_PT20AB	<i>Flammulina rossica</i>	Клубни картофеля	МО, Рогачево	2019
297_PT19AB	<i>Athelia epiphylla</i>		Краснодарский край	2020
P1	<i>Rhizoctonia</i> AG K	Стебли картофеля	Астраханская обл.	2020
P2	<i>Rhizoctonia</i> AG K			
19MOVTL9	<i>Irpex lacteus</i>	Плоды томата	респ. Крым	2018
18KDTF6	<i>Pseudozyma flocculosa</i>		МО, ВНИИССОК	2019
T39	<i>Irpex latemarginatus</i>		Астраханская обл.	2020
T71	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>		Краснодарский край	2021
Per26	<i>Rhizoctonia</i> sp.	Плоды перца	Краснодарский край	2022
Per35	<i>Rhizoctonia</i> AG F	Корни перца		
Per38	<i>Rhizoctonia</i> AG F			

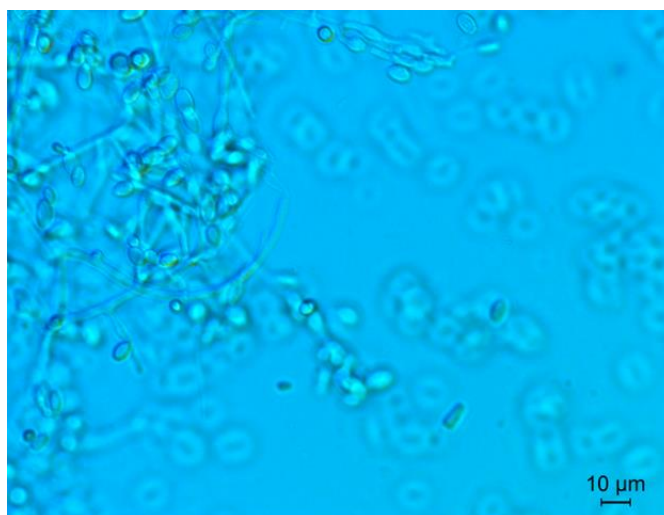


Рисунок 4. Микроморфология штамма T71 *Phanerochaete chrysosporium*

Таблица 9. Номера последовательностей базидиальных грибов в базе GenBank

Штамм	Вид	Номера последовательностей в базе GenBank			
		ITS штамма	ITS референсная (табл. 5)	28S штамма	28S референсная
P1	<i>Rhizoctonia</i> AG K	MW453064	MH857976	—	—
P2	<i>Rhizoctonia</i> AG K	MW453065	MH857976	—	—
2_MPL17AB	<i>Fomitopsis subpinicola</i>	OP289007	MN148249	—	—
3AB17MPL	<i>Bjerkandera adusta</i>	OM967385	KX449506	PP740918	KT305936
4_MPL17AB	<i>Bjerkandera adusta</i>	PP738540	MF120203	PP740919	KT305936
8_MPL17AB	<i>Phlebia tremellosa</i>	OP289009	MK842052	PP740920	MH869136
236_PT20AB	<i>Flammulina rossica</i>	OP289059	KU950343	—	—
297_PT19AB	<i>Athelia epiphylla</i>	OP289073	GU187501	—	—
19MOVTL9	<i>Pseudozyma flocculosa</i>	OQ612703	AF246693	—	—
18KDTF6	<i>Irpex lacteus</i>	MT276332	MH56423	PP740921	MH866892
T39	<i>Irpex latemarginatus</i>	OK090766	MH855445	OK090767	MH866902
T71	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	OR648181	—	PP740922	NG068808
Pep35	<i>Rhizoctonia</i> AG F	PQ594791	JX913821	—	—
Pep38	<i>Rhizoctonia</i> AG F	PQ106573	JX913821	—	—

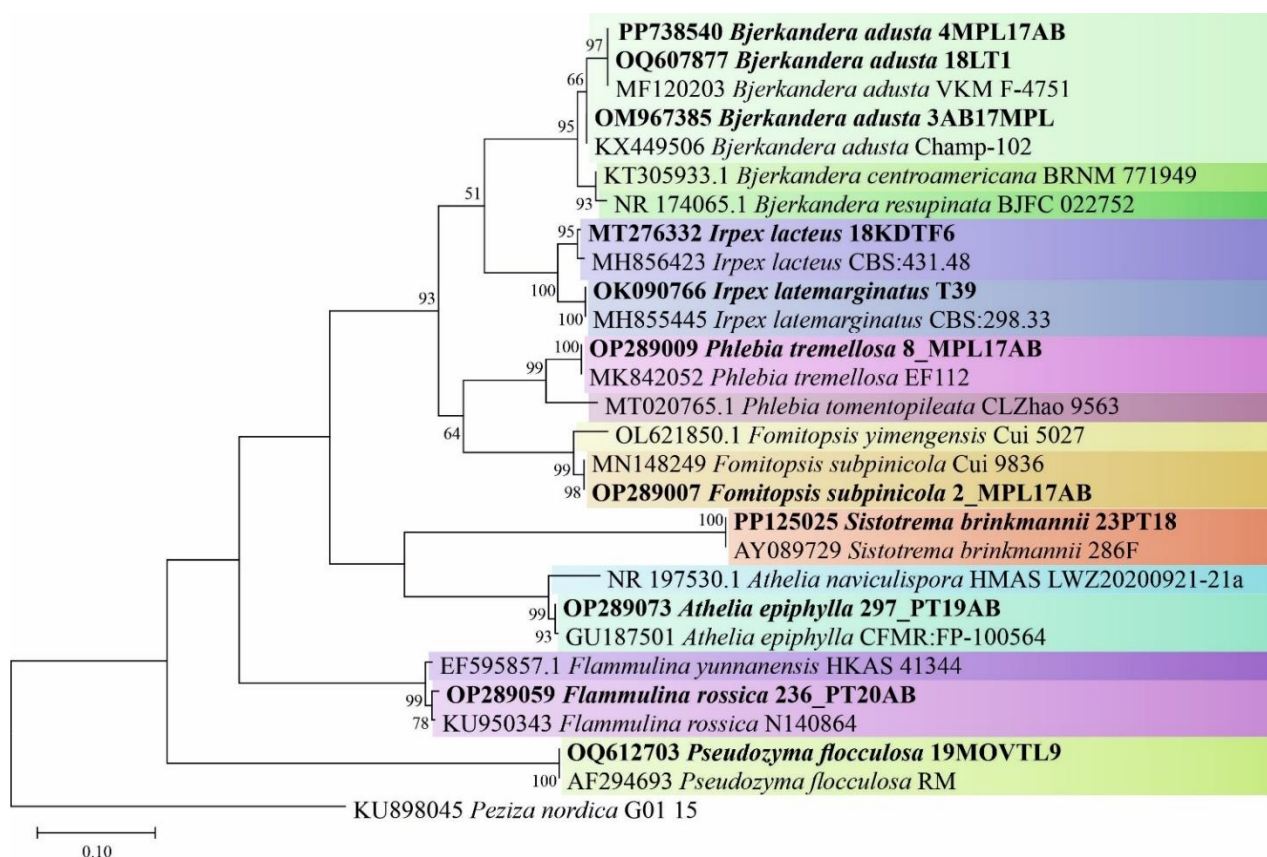


Рисунок 5. Филогенетическое дерево базидиальных грибов, обнаруженных на растениях картофеля и томата, построенное методом максимального правдоподобия по участку ITS1-5.8S-ITS2. Масштабная линейка отображает количество нуклеотидных замен на сайт. Ветви отмечены показателями достоверности выше 51% среди 1000 репликантов. Жирным выделены исследованные в нашей лаборатории штаммы

Штаммы 18KDTF6 и T39 не формировали спороношение. После культивирования в течение месяца на КГА (в обычных условиях, при естественном освещении и температуре 20-25 °C) только у штамма T39 формировались примордии, однако базидиоспор обнаружено не было. Идентификация всех представленных в таблице 8 штаммов основана на последовательностях участков ITS и 28S (табл. 9, рис. 5). Для штамма T71 последовательность ITS оказалась слишком короткой, поэтому штамм не был включен в филогенетический анализ.

Пять штаммов базидиомицетов были проверены на патогенность к растению-хозяину. Выделенные из микроклональных растений изоляты не показали патогенности ни при одном из вариантов заражения, тогда как штаммы с томата поражали плоды по крайней мере при раневой инокуляции (табл. 10, рис. 6). Виды рода *Irpex* (штаммы 18KDTF6, T39) также развивались на плоде томата при

поверхностной инокуляции (рис. 6А, Б). Тогда как *Phanerochaete chrysosporium* (штамм Т71) при поверхностном заражении не вызвал инфекции, только кожица плода под мицелием потемнела (рис. 6В), причем при высевании на чашку Петри из поверхностно зараженного плода вид не был выделен. Потемнение может быть связано с продуцированием ферментов или других метаболитов штаммом, но эта гипотеза требует дальнейших исследований.

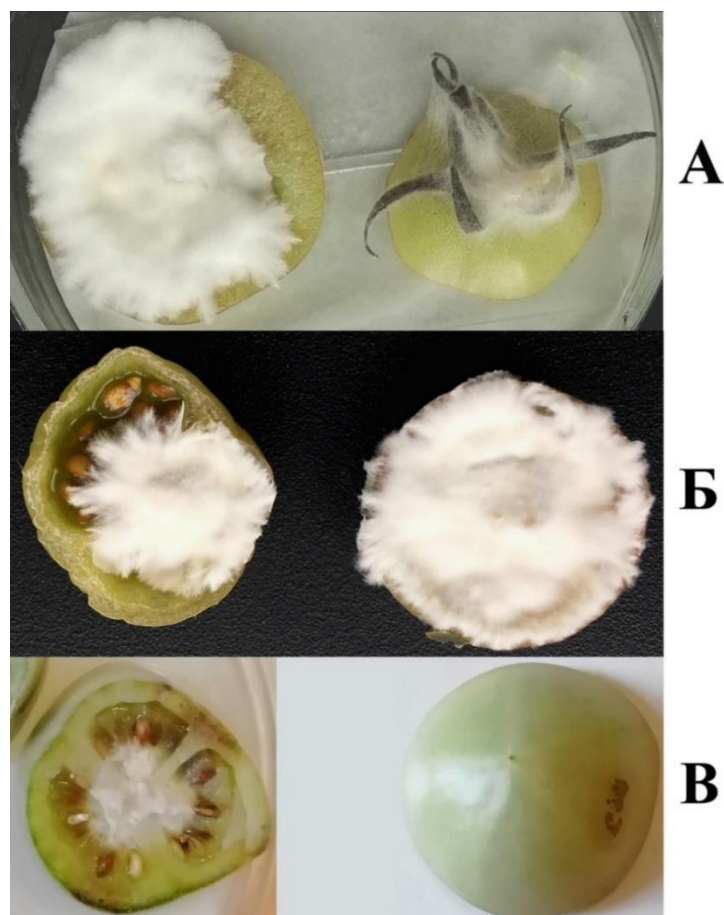


Рисунок 6. Развитие патогенных штаммов на плодах томата при раневой и поверхностной инокуляции. А – заражение *Irpex lacteus* (штамм 18KDTF6), Б – заражение *Irpex latemarginatus* (штамм Т39), В – заражение *Phanerochaete chrysosporium* (штамм Т71)

Таблица 10. Патогенность базидиальных грибов к растениям-хозяевам

Штамм	Вид	Растение-хозяин	Патогенность (раневая / нераневая)
2_MPL17AB	<i>Fomitopsis subpinicola</i>	картофель	- / -
4_MPL17AB	<i>Bjerkandera adusta</i>	картофель	- / -
18KDTF6	<i>Irpex lacteus</i>	томат	+ / +
T39	<i>Irpex latemarginatus</i>	томат	+ / +
T71	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	томат	+ / -*

* инфекция не развивалась, но штамм вызвал потемнение поверхности плода

В нашей лаборатории при анализе микобиоты плодов и клубней в последние годы (с 2017 по 2022) периодически выявляются базидиальные грибы, что наталкивает на мысль о неслучайности таких находок. Подтверждение патогенного статуса, однако, всегда требует постановки экспериментов по заражению растений-хозяев. Полученные нами данные свидетельствуют о потенциальной опасности представителей пор. Polyporales по крайней мере в отношении плодов томата, как наиболее уязвимых по отношению к микроорганизмам. Напротив, выделение А. Ф. Белосоховым из микроклональных растений базидиальных ксилотрофных грибов (*F. subpinicola*, *B. adusta*, *P. tremellosa*), оказавшихся непатогенными к картофелю (табл. 10), наталкивает на мысль о возможном применении некоторых штаммов или их метаболитов для защиты, стимуляции роста и развития растений. Тем более, что в последние годы появляются исследования о перспективности *B. adusta* для контроля ризоктониозной гнили (Feng et al., 2021). Необходимость дальнейших исследований в этом направлении тем не менее очевидна, так как механизм взаимодействия с растениями и круг хозяев для многих видов по-прежнему не ясен, патогенные свойства зачастую штамм-специфичны, также на взаимодействие патогена и растения влияют сорт и условия окружающей среды.

Два штамма выделенных с томата базидиальных грибов были идентифицированы по участкам ITS и 28S как виды рода *Irpex*: *I. latemarginatus*, *I. lacteus*. Изоляты были выделены с плодов с симптомами язвенного поражения (Chudinova et al., 2020). Род *Irpex* считается космополитным ксилотрофом. В 2014 году вид *I. latemarginatus* был выделен в самостоятельный род *Ceriporia* (Zmitrovich, Malysheva, 2014), однако впоследствии на основании морфологических и молекулярных данных возвращен в род *Irpex* (Chen et al., 2021). Тем не менее, ни под одним из приведенных названий обнаруженный нами вид не был отмечен в ассоциации с пасленовыми растениями, кроме как работы Lee с коллегами (2009): штамм был выделен из бессимптомных тканей перца (*Capsicum annuum*) и оказался способен вырабатывать летучие компоненты, контролирующие гниение плодов и ризоктониозную гниль корней. В базе GenBank содержится

информация о близком виде *I. laceratus*, штамме, выделенном Индийскими исследователями из черного перца *Piper nigrum* (сем. Piperaceae), предположительно эндофитного происхождения (номер доступа KF151851). Нами не обнаружено никаких сведений о возможном патогенезе на сельскохозяйственных культурах какого-либо вида из выявленных базидиальных представителей. Тем не менее, в эксперименте *in vitro* штаммы *Irpex* успешно развивались по крайней мере на плодах томата, причем как на поврежденных, так и на неповрежденных.

Другой обнаруженный на томате базидиальный представитель, вид рода *Phanerochaete* (анам. *Sporotrichum*), известен в качестве ксилотрофа и возбудителя белой гнили. Ни в литературе, ни в базах данных нам не удалось обнаружить сведения о каких-либо находках этого или близких видов в ассоциации с сельскохозяйственными растениями или с какими-либо представителями сем. пасленовых. Однако другой вид данного рода, *Phanerochaete sordida*, выделяли из здорового листа лечебного растения *Solanum cernuum* в Бразилии, причем довольно часто (в 3,2-4,3% случаев в зависимости от сезона) в сравнении с другими полипоровыми базидиомицетами (Vieira et al., 2012). Выделенный нами изолят не переходил к половому размножению, не формировал даже зачатка примордия, в отличие от видов рода *Irpex*.

Вид базидиальных дрожжей *P. flocculosa* — единственный базидиальный представитель кл. Ustilaginomycetes среди обнаруженных нами на пасленовых растениях. Данный род объединяет сапротрофы и патогены растений, некоторые виды могут быть дрожжевой стадией патогенных родов *Moesziomyces* и *Macalpinomyces* (Kitamoto, 2019) и часто обитают в филлоплане. Наибольший интерес к представителям рода вызван их антагонистической активностью против мучнисторосяных грибов (Avis, Bélanger, 2002; Hammami et al., 2011; Zaki et al., 2018; Kitamoto, 2019). К настоящему времени в литературе есть сведения лишь о применении вида в качестве агента биоконтроля на пасленовых растениях (Paulitz, Bélanger, 2001). Выделение вида (штамм 19MOVTL9) с пораженных листьев

томата предполагает сильную инфекционную нагрузку на растение, с которой не справлялся *P. flocculosa*. Хотя для подтверждения данной гипотезы необходимы эксперименты на антагонистическую активность штамма, запланированные на будущее.

3.2. Виды рода *Colletotrichum*²

Идентификация штаммов до рода была проведена по морфологии. Колонии *Colletotrichum* spp. на среде SNA с добавлением дважды автоклавированных стеблей *Anthriscus sylvestris* формировали ацервулы со щетинками и овальные конидии. Прорастали конидии на 2–4 день в капле воды во влажной камере, при этом формировали характерные вытянутые овальной формы меланизированные апрессории.

В сумме было проанализировано 74 изолята, отнесенных к данному роду. Из них большая часть (50 штаммов с картофеля) была взята из коллекции, и все они были определены как *C. coccodes*. 11 штаммов было выделено с томата, 7 с перца и 6 с баклажана. Из этих штаммов все, кроме одного изолята с томата (C18M(L)TF1/1, также взят из коллекции), принадлежали к виду *C. nigrum*. Видовая принадлежность была определена по последовательностям участка ITS, интронам генов актина, глутамин-синтетазы и глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы.

Полученные последовательности были депонированы в базу данных GenBank, номера доступа указаны в приложении 2. Общая длина последовательностей составила 1690 пар оснований, из которых на ITS регион пришлось 440 п.о., *act* – 207 п.о., *gaphd* – 233 п.о., *gs* – 810 п.о. Вариабельных положений нуклеотидов в проанализированных участках было 65, все в некодирующих участках: 2 в регионе ITS, остальные в интронах трех исследованных генов. В последовательностях *act*, *gaphd* и *gs* было обнаружено 2, 12 и 49 (включая три делеции) вариабельных позиций соответственно; из них филогенетически значимыми для разграничения двух близких видов (то есть специфическими для одного из видов) *Colletotrichum* оказались только 2, 8 и 17 соответственно.

² при подготовке главы использованы результаты, ранее опубликованные автором в статьях Полуэктова и др, 2021; Yarmeeva et al., 2022.

На филогенетических деревьях, построенных методом максимального правдоподобия по отдельным участкам (кроме ITS региона, рис. 7Б) и по их совокупности, явно выделяются две клады близких видов: *C. coccodes* и *C. nigrum* (рис. 7-9). По всем проанализированным участкам недавно описанный вид *C. dianense* (Zheng et al., 2022) неизменно попадает в кладу *C. nigrum* (рис. 7-9).

Неожиданный результат был получен при анализе последовательности интрона гена *gs*. У пяти штаммов (C18U(G)TF1/1, C21KST1F1, C21KST3F1, C21KSTF77, C21KSPeF20), определенных как *C. nigrum* по генам *act* и *gd*, была обнаружена инсерция длиной 25 п.о. (рис. 10), характерная для вида *C. coccodes* и отсутствующая у *C. nigrum*. По остальным полученным последовательностям и даже остальной части проанализированного участка *gs* эти штаммы, несомненно, принадлежат виду *C. nigrum*. В качестве типового штамма использовали изолят *C. coccodes* CBS 369.75. Процент сходства последовательностей этих отличающихся штаммов с типовыми последовательностями (табл. 11), а также положение их на филогенетических деревьях (рис. 7-9) свидетельствуют об их несомненной принадлежности к виду *C. nigrum*.

Заслуживает особого внимания и то, что один штамм с плода баклажана (C21KSEgF1) по участку гена *gaphd* попадал в кладу *C. coccodes* (рис. 8Б), а по генам *act* и *gs* – в кладу *C. nigrum* (рис. 7А, 8А). Так как по совокупности всех проанализированных участков данный штамм все же оказывался внутри клады *C. nigrum* (рис. 9), а также потому, что все выделенные с баклажана штаммы несомненно принадлежали виду *C. nigrum*, штамм C21KSEgF1 также был отнесен к данному виду.

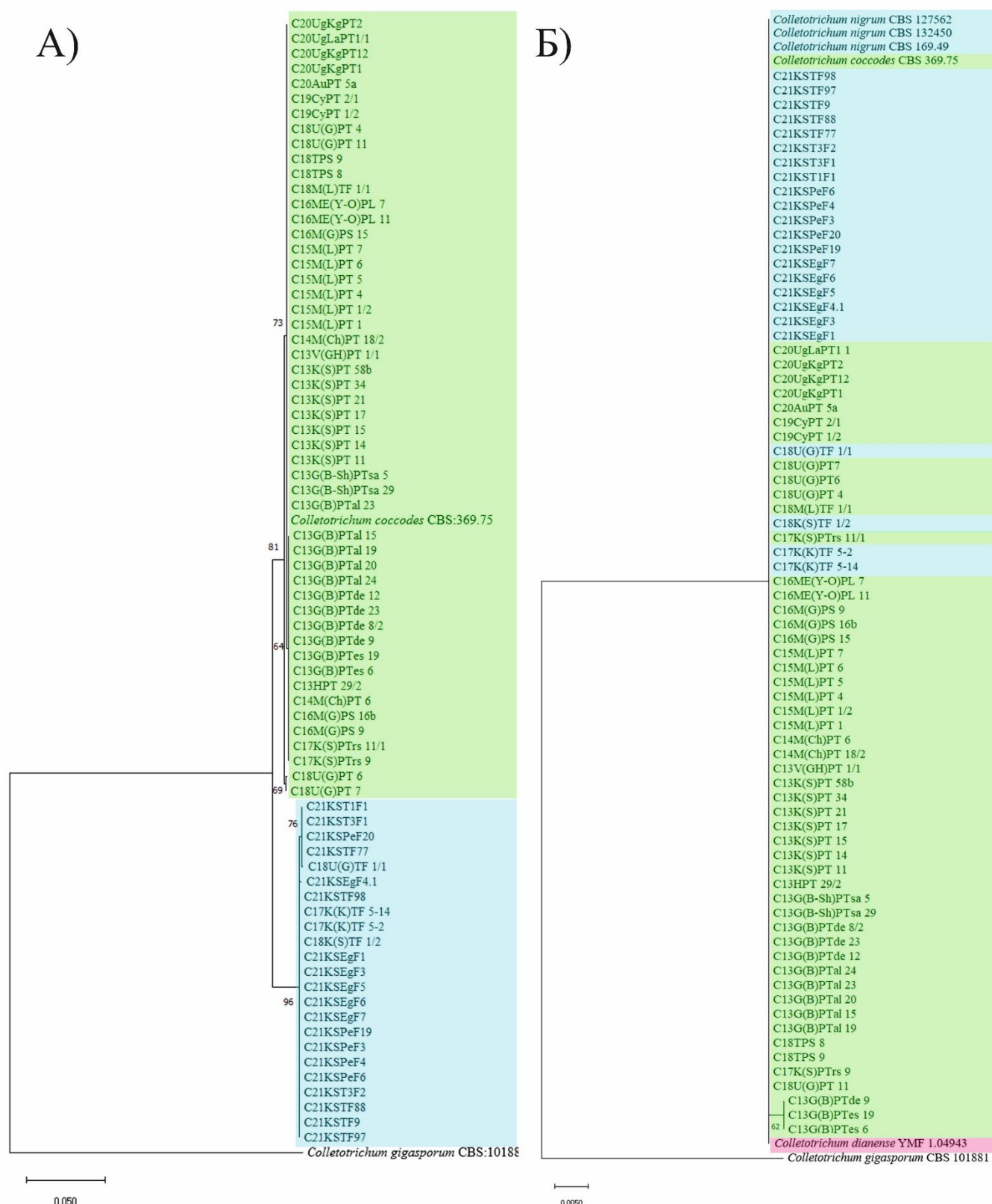


Рисунок 7. Филогенетические деревья, построенные методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участкам А) гена *gs* и Б) региона ITS. Масштабная линейка отображает А) 0.05 или Б) 0.005 нуклеотидных замен на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Синей заливкой выделены штаммы *C. nigrum*, зеленой – *C. coccodes*, красной – *C. dianense* (Yarmeeva et al., 2023)

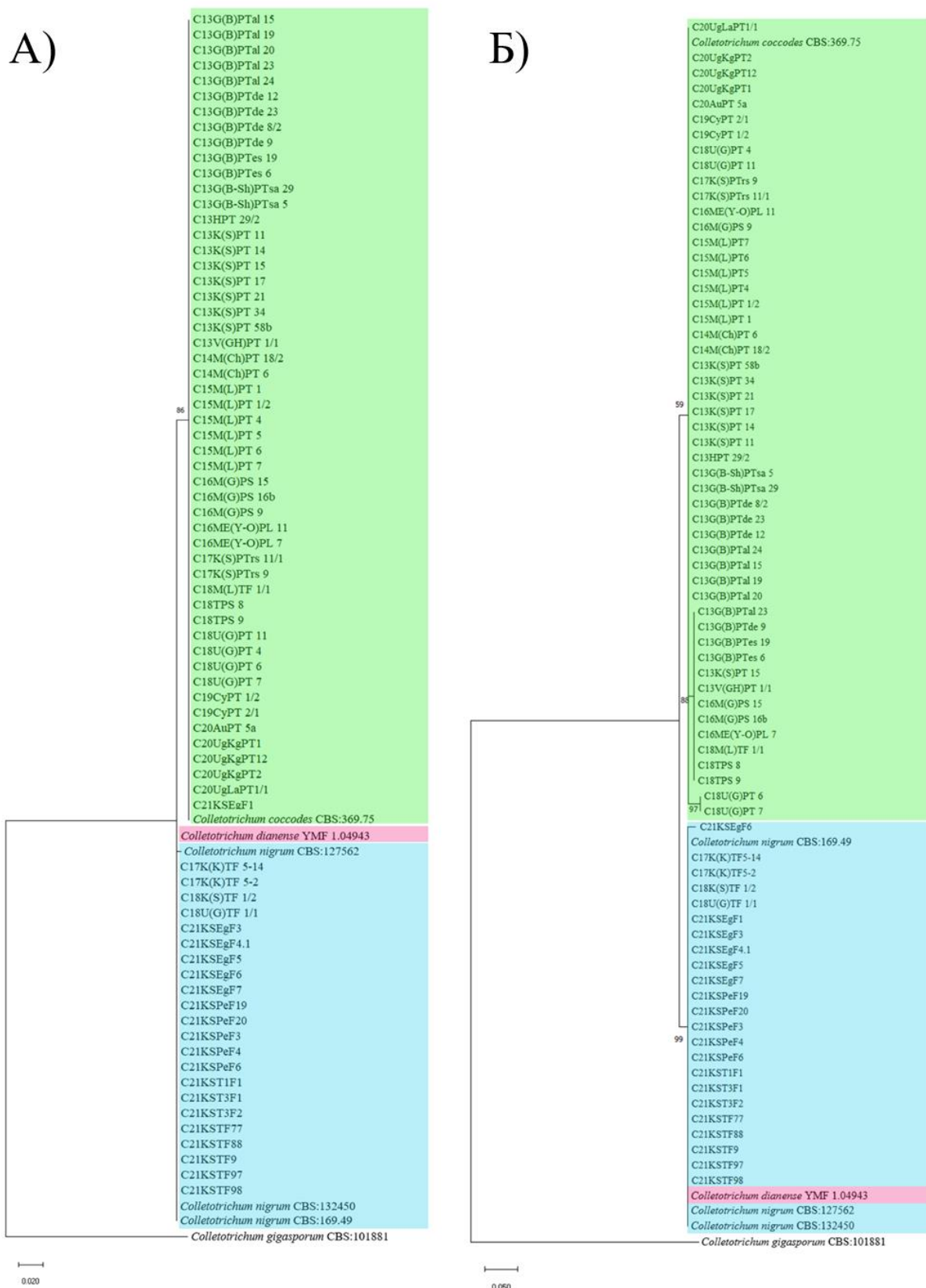


Рисунок 8. Филогенетические деревья, построенные методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участкам генов А) *act* и Б) *gaphd*. Масштабная линейка отображает А) 0.02 или Б) 0.05 нуклеотидных замен на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Синей заливкой выделены штаммы *C. nigrum*, зеленой – *C. coccodes*, красной – *C. dianense* (Yarmeeva et al., 2023)

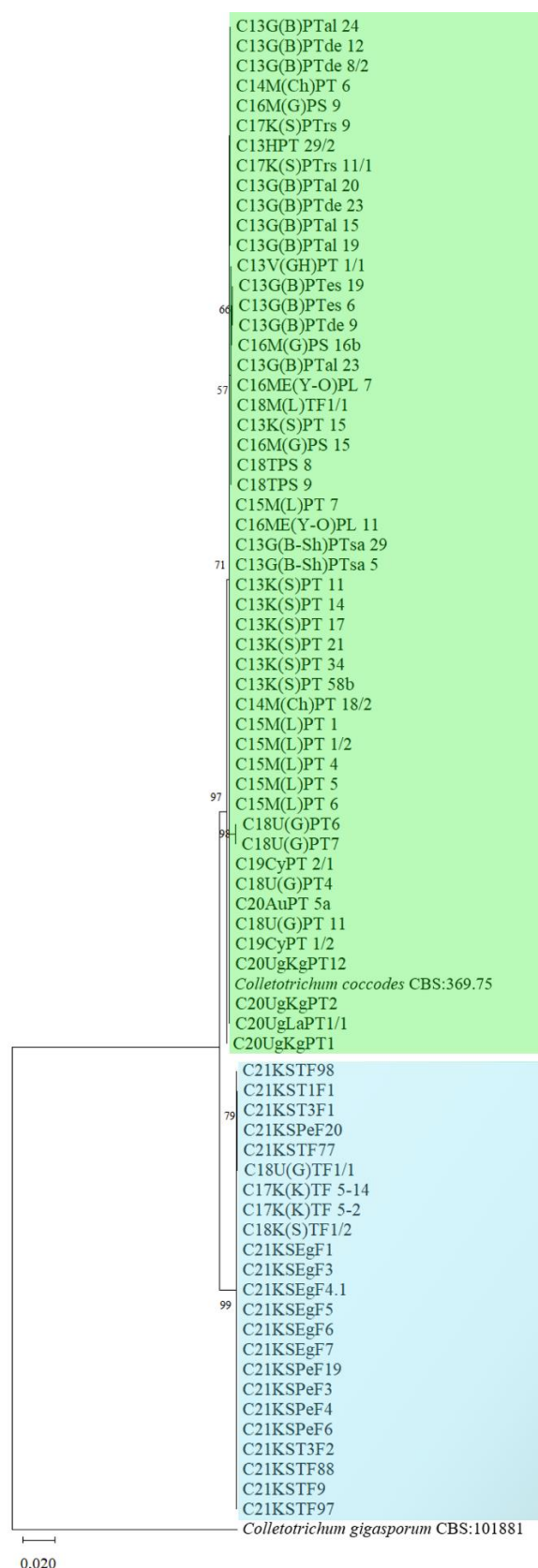


Рисунок 9. Филогенетическое дерево, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по совокупности участков: ITS, *gs*, *act* и *gaphd*. Масштабная линейка отображает 0.02 нуклеотидные замены на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Синей заливкой выделены штаммы *C. nigrum*, зеленой – *C. coccodes* (Yarmeeva et al., 2023)

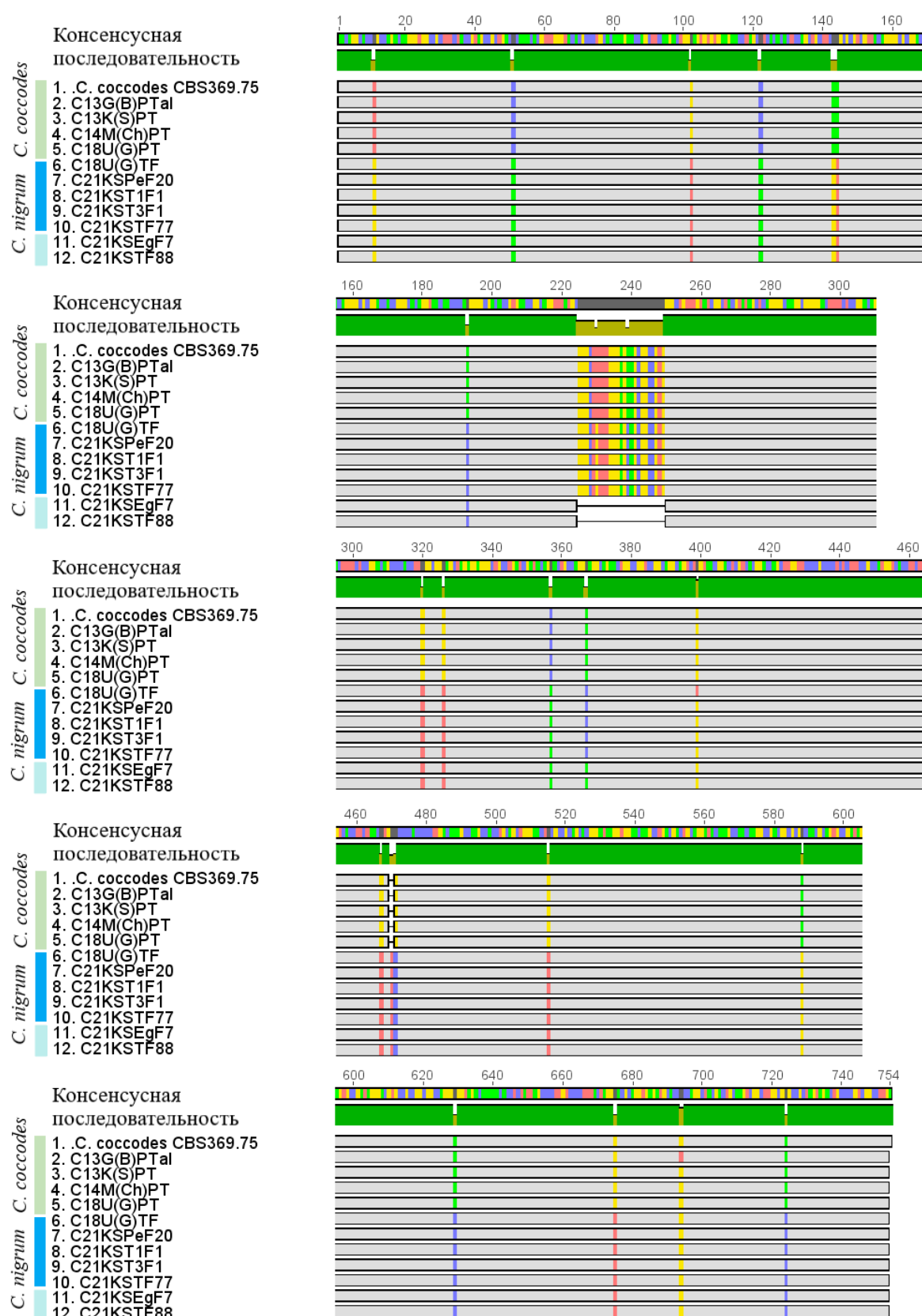


Рисунок 10. Сравнение последовательностей гена глутамин-синтетазы типового штамма CBS369.75 и исследованных изолятов *C. coccodes* (номера 2-5, выделены салатовым) и *C. nigrum* (номера 6-10 гибридные изоляты, выделены синим; номера 11-12 обычные изоляты, выделены голубым) (Yarmeeva et al., 2023)

Для 13 штаммов с разных растений-хозяев была изучена морфология, результаты измерений морфологических структур (конидий, длины щетинок и размера склероциев) представлены в таблице 12. Морфология конидий штаммов двух видов очень сходна: одноклеточные, вытянутой формы, гиалиновые, гладкостенные. И размеры, и форма практически идентичны. У *C. nigrum* концы конидий чуть более округлые, однако это хорошо видно лишь при сравнении двух видов (рис. 11). Для изученных штаммов *C. coccodes* длина конидий составляет $18,23 \pm 6,13$ мкм, ширина $4,49 \pm 1,04$ мкм; для *C. nigrum* длина $21,17 \pm 5,10$ мкм, ширина $4,34 \pm 1,03$ мкм. Сравнение размеров конидий трех изученных видов с привлечением литературных данных (типовых образцов по Liu et al., 2011; Liu et al., 2013; Zheng et al., 2022) не позволяет выявить достоверных различий, размеры полностью перекрываются, особенно у типовых штаммов *C. nigrum* и *C. dianense* (рис. 12).

Таблица 11. Сравнение последовательностей предположительно гибридных изолятов с последовательностями типовых штаммов*

Штамм	Процент сходства последовательностей			
	ITS	<i>act</i>	<i>gaphd</i>	<i>gs</i> **
C18U(G)TF1/1	100% <i>C. coccodes</i> 100% <i>C. dianense</i> 100% <i>C. nigrum</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	97% <i>C. coccodes</i>
C21KST1F1	100% <i>C. coccodes</i> 100% <i>C. dianense</i> 100% <i>C. nigrum</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	97% <i>C. coccodes</i>
C21KST3F1	100% <i>C. coccodes</i> 100% <i>C. dianense</i> 100% <i>C. nigrum</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	97% <i>C. coccodes</i>
C21KSTF77	100% <i>C. coccodes</i> 100% <i>C. dianense</i> 100% <i>C. nigrum</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	97% <i>C. coccodes</i>
C21KSPeF20	100% <i>C. coccodes</i> 100% <i>C. dianense</i> 100% <i>C. nigrum</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	100% <i>C. nigrum</i> 100% <i>C. dianense</i> 97% <i>C. coccodes</i>	97% <i>C. coccodes</i>

* В качестве типовых использованы следующие штаммы: *C. coccodes* CBS:369.75, *C. nigrum* CBS:169.49, *C. dianense* YMF 1.04943.

** В базах данных не обнаружено последовательностей гена *gs* для типовых штаммов *C. nigrum* и *C. dianense*, поэтому сравнение проведено только с одним видом.

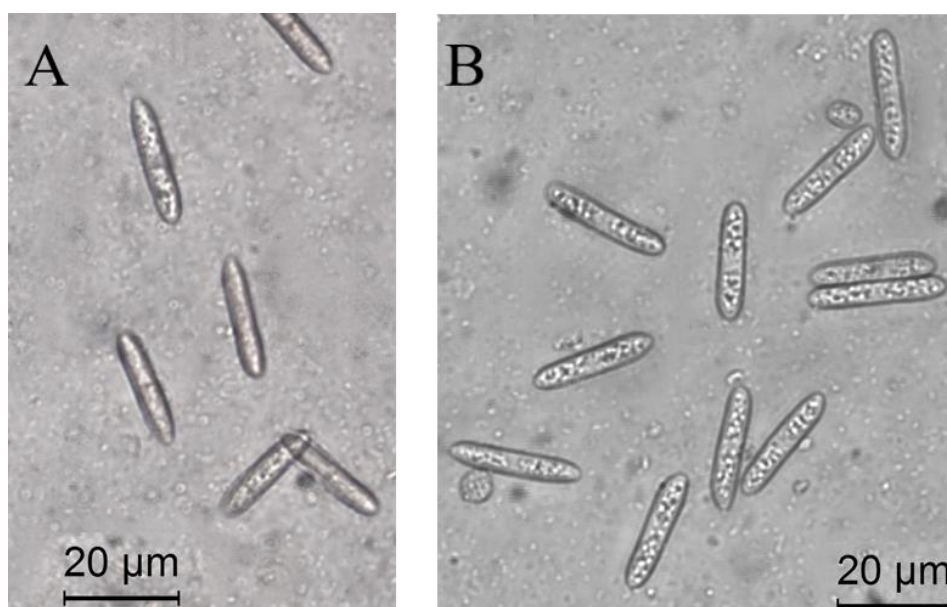


Рисунок 11. Морфология спор А) *C. coccodes*, изолят C20UgKgPT2; В) *C. nigrum*, изолят C21KSPeF6 (Yarmeeva et al., 2023)

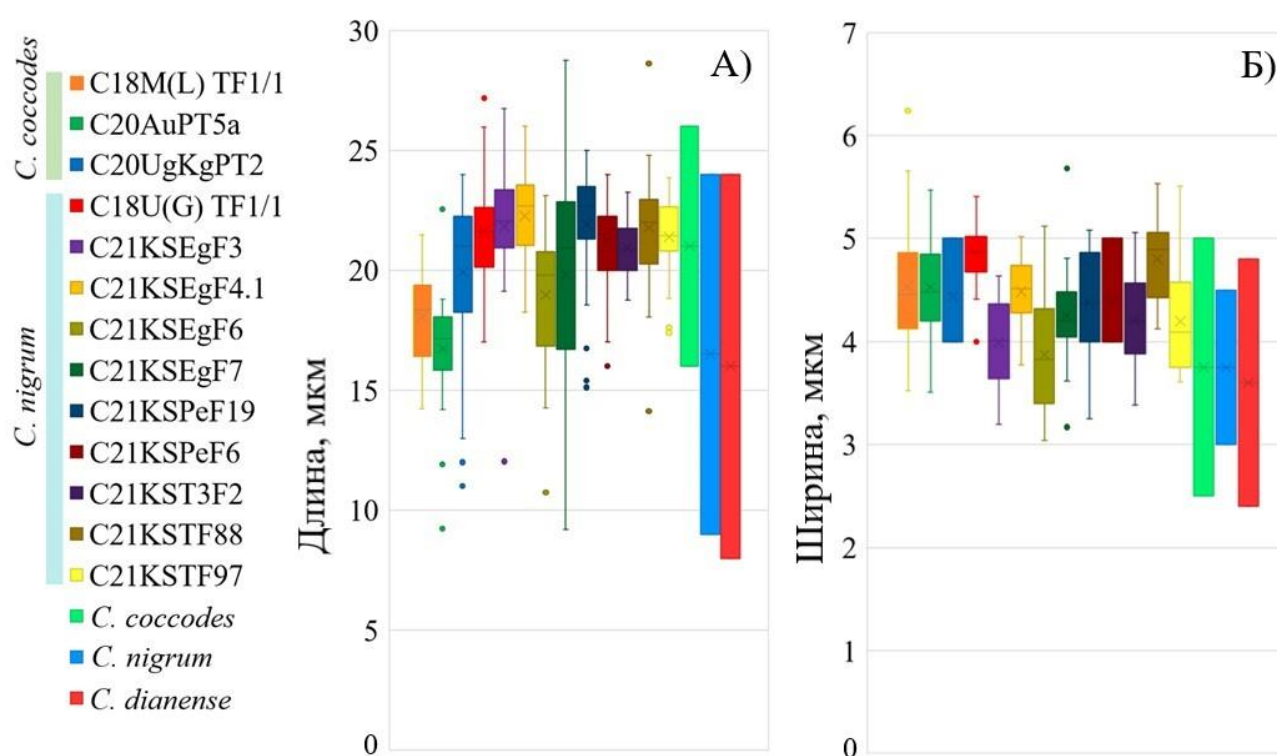


Рисунок 12. Сравнение размеров конидий *Colletotrichum* spp.: штаммов, выделенных в нашей лаборатории, и типовых штаммов. На графике указаны значения А) длины, Б) ширины. Прямоугольники охватывают диапазон от верхней до нижней квартилей, «усы» - минимальное и максимальное значения, точками отмечены выбивающиеся значения (Yarmeeva et al., 2023)

Таблица 12. Размеры морфологических структур штаммов *Colletotrichum* spp.

Штамм	Структура	Ср. величина, мкм	Штамм	Структура	Ср. величина, мкм
<i>C. coccodes</i>	C18M(L)TF1/1	Длина	<i>C. nigrum</i>	C21KSEgF6	Длина
		Ширина			Ширина
		Длина/Ширина			Длина/Ширина
		Диаметр склероция			Диаметр склероция
		Длина щетинки			Длина щетинки
<i>C. nigrum</i>	C21KSTF88	Длина		C21KSEgF7	Длина
		Ширина			Ширина
		Длина/Ширина			Длина/Ширина
		Диаметр склероция			Диаметр склероция
		Длина щетинки			Длина щетинки
	C21KSTF97	Длина		C21KSEgF3	Длина
		Ширина			Ширина
		Длина/Ширина			Длина/Ширина
		Диаметр склероция			Диаметр склероция
		Длина щетинки			Длина щетинки
	C21KST3F2	Длина		C21KSEgF4	Длина
		Ширина			Ширина
		Длина/Ширина			Длина/Ширина
		Диаметр склероция			Диаметр склероция
		Длина щетинки			Длина щетинки
	C18U(G)TF1/1	Длина		C21KSPeF6	Длина
		Ширина			Ширина
		Длина/Ширина			Длина/Ширина
		Диаметр склероция			Диаметр склероция
		Длина щетинки			Длина щетинки
<i>C. coccodes</i>	C20AuPT5a	Длина		C21KSPeF19	Длина
		Ширина			Ширина
		Длина/Ширина			Длина/Ширина
		Диаметр склероция			Диаметр склероция
	C20UgKgPT2	Длина		C21KSPeF19	Длина
		Ширина			Ширина
		Длина/Ширина			Длина/Ширина
		Диаметр склероция			Диаметр склероция

Все исследованные штаммы были способны заражать плоды томата и клубни картофеля (табл. 13). Вне зависимости от вида, во всех случаях развивались типичные симптомы антракноза: потемнение поверхности и мякоти плода, образование молочной массы конидий в слизи на поверхности, на клубнях развивались вдавления и склерозии (рис. 13). При раневом заражении суспензией мицелия и конидий плодов томата инфекция развивалась быстрее (скорость развития инфекции на 20 день от 0,3 до 0,72). При наружном заражении первое время повреждений на плоде практически не было (скорость развития инфекции от 0 до 0,11 мм/сут.), однако впоследствии инфекция начинала развиваться стремительно (до 0,56 мм/сут.). При этом, несмотря на отсутствие данных о встречаемости *C. nigrum* на картофеле, все проанализированные штаммы были способны вызывать поражение клубней (рис. 13), хотя скорость распространения инфекции и отличалась (табл. 13).

Таблица 13. Скорость развития инфекции на клубнях картофеля и плодах томата видов рода *Colletotrichum*.

Шифр	Вид	Скорость развития инфекции на картофеле, мм/сут.	Скорость развития инфекции на томате, мм/сут.			
		при раневом заражении	при раневом заражении	при наружном заражении		
				в ширину		в глубину, 40 дней
				20 дней	40 дней	
C21AuPT5a	<i>C. coccodes</i>	0,43	0,59	0,00	0,15	0,12
C20UgKgPT2		0,21	0,49	0,10	0,17	0,05
C21KSEgF3	<i>C. nigrum</i>	0,21	0,30	0,02	0,15	0,08
C21KSEgF4		0,36	0,30	0,02	0,18	0,18
C21KSEgF7		0,19	0,45	0,00	0,04	0,05
C21KSPeF6	<i>C. nigrum</i>	0,17	0,39	0,01	0,50	0,12
C21KSPeF19		0,69	0,49	0,01	0,13	0,05
C21KST3F2	<i>C. nigrum</i>	0,33	0,55	0,05	0,56	0,21
C21KSTF88		0,15	0,72	0,05	0,20	0,07
C21KSTF97		0,10	0,65	0,02	0,10	0,06



Рисунок 13. Заражение штаммом C21KSPeF6: А) плода томата, Б) ломтика картофеля

Среди прочих сельскохозяйственных культур пасленовые — одно из семейств, наиболее подверженных антракнозу. В частности, для видов рода *Capsicum* антракноз считается одним из наиболее экономически значимых заболеваний (Ali et al., 2016), которое в ряде стран даже включено в карантинный перечень организмов (база данных EPPO, дата обращения 27.06.24). В то же время для нескольких североамериканских сорных видов, в частности *Solanum ptycanthum* (Solanaceae), виды рода *Colletotrichum* предлагали использовать как агенты биоконтроля (Boyette et al., 2018). Интерес к патогенным представителям данного рода проявляется в многочисленных исследованиях: в Индии (Sharma et al., 2012), Болгарии (Manova et al., 2022), Южной Америке (Guevara-Suarez et al., 2022).

Погодные условия, несомненно, оказывают влияние на спектр и степень поражения растений патогенными организмами. Август 2021 года отличался высокой влажностью как в Краснодарском крае, так и в Московской области, что привело к довольно значительным повреждениям пасленовых растений, особенно в Краснодарском крае. В частности, именно в этот период было выделено суммарно 19 штаммов *Colletotrichum nigrum* с разных растений из участков поля одного хозяйства в пос. Стрелка. Визуально симптомы антракноза наблюдались на всех посадках во многих хозяйствах, особенно явно выделяясь на зрелых плодах. Действительно, виды рода *Colletotrichum* как правило заражают незрелые плоды, но симптомы заражения проявляются в процессе созревания. Эксперименты по заражению штаммами *Colletotrichum* картофеля и томата (табл. 13), а также литературные данные (патогенность к разным растениям сем. пасленовых для

одного и того же штамма была описана еще в прошлом веке в работах Hadden, Black, 1989; также см. Cabrera et al., 2018) подтверждают данную гипотезу: штаммы *C. nigrum* способны вызывать поражение клубней не меньшее, чем штаммы *C. coccodes*, выделенные непосредственно с картофеля. До недавнего времени данных о встречаемости *C. nigrum* на картофеле в литературе не было, однако в июне прошлого года (Chang et al., 2024) данный вид впервые был описан на листьях картофеля на основе штаммов, ранее определенных как *C. coccodes*. Возможно, совершенствование методов молекулярной диагностики и увеличение их доли в исследованиях патогенной микобиоты приведет к расширению наших знаний о круге хозяев для таких малоизученных видов, как *C. nigrum*. Надежда на это подкрепляется статьями последних лет, где об обнаружении *C. nigrum* стали упоминать чаще (Ilić et al., 2024).

В нашей работе были обнаружены изоляты, идентифицированные, с привлечением молекулярных данных, как *C. coccodes* и *C. nigrum* (оба вида близки и не входят ни в какой комплекс видов рода *Colletotrichum*). Вообще, данные виды считаются основным возбудителем антракноза всех пасленовых растений. *C. coccodes* считается видом-космополитом с чрезвычайно широкой специализацией, его патогенность доказана в отношении культурных и диких растений (Talhinhas, Baroncelli, 2021; Казарцев и др., 2022). Данный вид был отмечен на растениях более чем 30 видов, в частности, на Amaryllidaceae (*Allium cepa*, луке) (Hay et al., 2016), Cucurbitaceae (*Cucurbita pepo*, тыкве) (Liu et al., 2013). По сравнению с *C. coccodes*, *C. nigrum* считается более узкоспециализированным патогеном, он отмечен даже не на всех пасленовых растениях. Например, до 2024 года (Chang et al., 2024) ни в литературе, ни в базах данных не было информации о поражении картофеля данным видом. Хотя из эксперимента с заражением клубней следует, что потенциально возможно развитие инфекции по крайней мере на поврежденных, лишенных кожуры, участках. Вероятно, редкая выявляемость вида *C. nigrum* обусловлена морфологическим сходством с *C. coccodes*, которые мы продемонстрировали на ряде штаммов этих видов (рис. 11-12, табл. 12), а также

последовательностей участка ITS (рис. 7Б), наиболее часто используемого для молекулярной идентификации. До работы Liu (2013), проводшего ревизию вида, исследователи считали *C. nigrum* сомнительным видом неясного положения (Hyde et al., 2009b). В середине прошлого века его сближали с видом *C. gloeosporioides*; von Arx считал их синонимами, либо выделял *C. nigrum* на основании паразитирования на видах рода *Capsicum* (цит. по Liu et al., 2013). Проблему неточной идентификации *C. nigrum* обсуждают и коллеги из Китая и Нидерландов в недавно опубликованной работе (Chang et al., 2024), в которой также на основании ряда последовательностей генов переопределили три вида *C. coccodes* как *C. nigrum*. На основании анализа последовательностей генов вполне возможно также, что в работе американских коллег (Rodriguez-Salamanca et al., 2012) возбудителем антракноза лука был на самом деле *C. nigrum*.

Ранее считалось, что для идентификации видов *Colletotrichum* подходит широко используемый участок ITS (Liu et al. 2013, Cannon et al. 2012), и для определения принадлежности к комплексу видов это действительно справедливо. Однако для разделения *C. coccodes* и *C. nigrum* данный участок явно не подходит (рис. 7Б). Тем не менее, зачастую исследователи ограничиваются только ITS-регионом, как, например, при определении агента корневой гнили перца в Северной Италии (Garibaldi et al., 2012), или причины значительных потерь урожая картофеля в Турции (Çakır et al., 2019), отсюда, по-видимому, в литературе и содержатся столь ограниченные сведения о *C. nigrum*. В настоящее время для идентификации видов рода рекомендовано в первую очередь использовать последовательности интронов генов *gaphd* или *act*. Хотя некоторые исследователи предполагают *act* менее эффективным для разграничения видов внутри рода (Dos Santos Vieira et al., 2020), результаты нашей работы свидетельствуют, что по крайней мере для разграничения видов *C. coccodes* и *C. nigrum* данный участок подходит.

По полученным данным видно, что интрон *gs* также хорошо разделяет данные виды. Однако на практике этот участок обычно используется лишь в

нескольких комплексах: *C. gigasporum*, *C. orbiculare* и *C. gloeosporoides*. Поэтому в настоящее время база данных GenBank не содержит последовательности этого гена для типовых штаммов большинства комплексов видов рода. Более того, часть последовательностей, подписанных как *C. coccodes* (например, номера GenBank GU935816 и GU935817) скорее всего принадлежит *C. nigrum*, так как отличается от последовательности гена типовых штаммов *C. coccodes* CBS164.49 или CBS369.75 (номера GenBank HM171675 и HM171676 соответственно) на 2-3%, и при этом менее, чем на 1% от последовательностей наших штаммов, определенных как *C. nigrum* по генам *act* и *gaphd*. По нашим данным, проанализированный участок интрона гена *gs* содержит 17 нуклеотидных замен, значимых для разграничения видов и, таким образом, может также использоваться для видовой идентификации.

И *C. coccodes*, и *C. nigrum* описаны в качестве возбудителей заболеваний томата и картофеля (Talhinhas, Baroncelli, 2021). У обоих видов не было обнаружено полового размножения, и единственным способом генетической рекомбинации является обмен ядрами при наличии реакции вегетативной совместимости. Таким образом, обнаружение у штаммов (C18U(G)TF1/1, C21KST1F1, C21KST3F1, C21KSTF77, C21KSPeF20), отнесенных к виду *C. coccodes*, нуклеотидных замен, характерных для *C. nigrum*, свидетельствует об их вероятном гибридном происхождении. По крайней мере один из перечисленных штаммов (C18U(G)TF1/1) был выделен с томата, росшего поблизости с картофелем, с которого были выделены типичные штаммы *C. coccodes*, что увеличивает вероятность его гибридного происхождения. Таким образом, выбранный участок гена *gs* может быть интересен в плане исследования взаимодействия близких видов, и применение праймеров GSF1–GSR1 при анализе видов рода *Colletotrichum* представляется чрезвычайно интересным.

Относительно недавно научной группой из Китая (Zheng et al., 2022) был описан близкий к *C. coccodes* и *C. nigrum* новый вид *C. dianense*. По словам авторов, новый вид отличается морфологически (формой и концами спор) и генетически. Однако мы не смогли обнаружить значимых ни морфологических (рис. 12), ни

генетических различий. Последовательности участков ITS и *act* типового штамма YMF 1.04943 *C. dianense* на 100% совпадают с типовыми последовательностями *C. nigrum*, а *gaphd* отличается лишь на 0,33%, что считается нормальным различием для разных изолятов одного вида. На всех филогенетических деревьях *C. dianense* также попадает в кладу *C. nigrum* (рис. 7-9). Коллеги из Китая и Нидерландов (Chang et al., 2024) придерживаются такого же мнения, считая *C. dianense* синонимом *C. nigrum*.

О морфологических отличиях конидий упоминал и Liu с соавторами (2011, 2013), отмечая, что штаммы *C. coccodes* с томата образуют конидии крупнее, чем штаммы *C. coccodes* с картофеля, а штаммы *C. nigrum* – еще более крупные конидии. Нам не удалось обнаружить данной закономерности у проанализированных изолятов (рис. 11-12). Напротив, у исследованных нами изолятов размеры конидий очень сильно варьировали, причем диапазон вариации различался у разных штаммов и в ряде случаев даже выходил за рамки минимума и максимума, заявленных в литературе для данных видов (Liu et al., 2011, 2013). Также и в работе Кутузовой (2018) при сравнении штаммов с картофеля (вид *C. coccodes*) было выявлено несколько групп по макроморфологии, хотя внутри каждой группы вариации размеров спор и склероциев были различны, а достоверных отличий выявлено не было. Из приведенных результатов следует, что морфологические признаки сами по себе не дают возможности разделить близкие виды, хотя их по-прежнему можно использовать для определения принадлежности штамма к одному из комплексов видов.

При типификации вида Liu с соавторами (2013) указывали, что все возбудители черной пятнистости картофеля относятся к виду *C. coccodes*. В то же время, томат и перец могут поражать оба вида, что подтверждается литературными данными и нашими результатами (Talhinhas, Baroncelli, 2021; Bhunjun et al., 2021; Liu et al., 2022). Теперь, когда в США исследователи уже описали *C. nigrum* на картофеле (Chang et al., 2024), вирулентность данного вида к клубням не вызывает сомнений. Тем не менее, в России (как и в остальных странах, кроме США) этот

вид на картофеле пока не зарегистрирован, хотя в базе GenBank (дата обращения 21.02.23) встречаются изоляты, выделенные с картофеля (например, KU821311).

В России сведения о разнообразии возбудителей антракноза, в частности антракноза пасленовых, особенно с привлечением молекулярной диагностики, довольно скудны. Хотя о заболеваниях картофеля и томата, вызванных *C. coccodes*, широко известно, диагностика в основном базируется на анализе ITS-региона (Belov et al., 2014; Kotova, Kungurtseva, 2014; Kokaeva et al., 2020; Poluektova et al., 2021). Используемые в мониторинговых работах тест-системы также основаны на анализе именно участка ITS. Таким образом, встречаемость *C. nigrum* на всех пасленовых скорее всего искусственно занижена. Стоит отметить, что с помощью молекулярной тест-системы (на основе анализа ITS) на картофеле в России ранее был выявлен вид *C. acutatum* s. l. (А. Ф, Белосохов, неопубликованные данные), по литературным данным изредка встречающийся на картофеле и томате (Damm et al., 2012; Liu et al., 2022), но наиболее часто поражающем перец. Хотя идентификация до вида не представляется возможной, так как тест-система также основана на участке ITS, находка на листьях картофеля видов *C. acutatum* s. l. неудивительна, учитывая довольно широкий круг хозяев данной группы. Тем более, что о способности штаммов *Colletotrichum* поражать растения, родственные тем, с которых они были выделены, в литературе известно довольно давно (Hadden, Black, 1989).

Антракноз – заболевание, наибольший ущерб причиняющее при созревании плодов, в особенности климактерических (способных дозревать после сбора, как томат) (Ciofini et al., 2022). Незрелые, зеленые, или даже молочной спелости, плоды томата более устойчивы к инфекциям. Например, *C. capsici* способен поражать только созревшие плоды, а *C. gloeosporioides* вызывает инфекцию даже незрелых. Таким образом, оба исследованных нами вида (*C. coccodes* и *C. nigrum*), несомненно, относятся к патогенам томата, так как штаммы развивались на незрелых плодах, в том числе и при отсутствии механических повреждений плода (табл. 13).

3.3. Виды рода *Fusarium*³

Первичная идентификация штаммов данного рода была проведена по морфологии: микроскопирование семидневной культуры, выросшей на среде КГА при обычном освещении и комнатной (+22...+25°C) температуре. При этом фиксировали скорость роста мицелия, цвет колонии и реверса, наличие моно- и полифиалид, наличие и обилие разных типов конидий, образование хламидоспор. Определение до вида проводили по специфическим участкам ДНК (*tef-1α*, *β-tub*).

Всего из органов томата было выделено 27 штаммов рода *Fusarium*, которые были отнесены к 8 видам и 3 видовым комплексам (табл. 14). С перца было выделено 9 штаммов, отнесенных к 7 видам из 5 видовых комплексов. Оба штамма с баклажана принадлежат к двум видам одного комплекса (FIESC). Также было проанализировано 60 штаммов с картофеля, которые принадлежали 22 видам из 9 видовых комплексов. Из них пять штаммов FOSC принадлежали группе *Fusarium* sp. 3, пока не имеющей бинарного названия и не описанной как полноценный вид. Также в работе анализировали один штамм, выделенный из дикорастущего *Solanum dulcamara*. Он принадлежал к комплексу FLatSC, но определить его до вида не удалось. Полный перечень выявленных и изученных в работе видов рода *Fusarium* приведен в приложении 3.

Участок ITS, широко используемый для идентификации практически любых организмов, в силу своей консервативности у штаммов рода *Fusarium* дает возможность определить их только до комплекса видов. Так как у представителей рода существуют паралоги ITS2, строить филогенетические системы на основании данной последовательности нельзя, и мы не использовали этот участок в работе со штаммами *Fusarium*. Согласно рекомендациям (O'Donnell et al., 2022), не следует также использовать последовательность гена *β-tub*, амплифицируемую праймерами Glass и Donaldson (1995) т.к. они не захватывают филогенетически значимые интроны 1 и 2. Мы использовали праймеры, разработанные Watanabe с

³ при подготовке главы использованы результаты, ранее опубликованные автором в статье Ярмеева и др., 2025

коллегами (2011). Таким образом, определение принадлежности к виду проводили по последовательности *tef-1 α* , общепризнанному и наиболее распространенному для рода *Fusarium* участку, а ген *β -tub* использовали как дополнительный маркер с целью изучения большего полиморфизма и расхождения видов внутри комплекса.

Таблица 14. Список видов *Fusarium* и количество изолятов выделенных из культурных пасленовых растений в нашей лаборатории

Вид	Комплекс видов	Количество изолятов		
		с картофеля	с томата	с перца
<i>F. annulatum</i>	FFSC	2	4	2
<i>F. arthrosporioides</i>	-	3	—	—
<i>F. avenaceum</i>	FTSC	3	—	—
<i>F. brachygibbosum</i>	FSamSC	—	—	1
<i>F. caeruleum</i>	-	2	—	—
<i>F. citri</i>	FIESC	—	1	—
<i>F. clavum</i>	FIESC	—	11	—
<i>F. commune</i>	FNSC	3	—	—
<i>F. compactum</i>	FIESC	—	3	2
<i>F. cugenangense</i>	FOSC	1	—	—
<i>F. curvatum</i>	FOSC	1	1	—
<i>F. equiseti</i>	FIESC	3	—	—
<i>F. fabacearum</i>	FOSC	—	3	1
<i>F. flagelliforme</i>	FIESC	1	—	—
<i>F. incarnatum</i>	FIESC	1	—	—
<i>F. luffae</i>	FIESC	—	2	—
<i>F. merckxianum</i>	FSSC	1	—	—
<i>F. nirenbergiae</i>	FSSC	8	2	—
<i>F. noneumartii</i>	FSSC	5	—	—
<i>F. odoratissimum</i>	FOSC	1	—	—
<i>F. oxysporum</i>	FOSC	1	—	—
<i>F. petroliphilum</i>	FSSC	—	—	1
<i>F. proliferatum</i>	FFSC	—	—	1
<i>F. redolens</i>	FRSC	1	—	—
<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	8	—	—
<i>F. solani</i>	FSSC	5	—	—
<i>Fusarium</i> sp. 3	FOSC	4	—	—
<i>F. sporotrichioides</i>	FSamSC	4	—	1
<i>F. vanettenii</i>	FSSC	1	—	—
<i>F. vanleeuwenii</i>	FOSC	1	—	—
Всего изолятов (определенных до вида)		60	27	9
Всего видов		22	8	7

Полученные последовательности были депонированы в базу данных GenBank, номера доступа указаны в приложении 3. Длина последовательности *tef-1 α* без пропусков (gaps) для разных штаммов составила от 651 п.о. (у видов FIESC)

до 683 п.о. (у видов FSSC); последовательности *β-tub* – от 649 п.о. (у видов FSSC) до 660 п.о. (у видов FIESC). Длина выравненных последовательностей *tef-1α* и *β-tub* (с пропусками) для филогенетического анализа всех штаммов *Fusarium* составила 701 п.о. и 836 п.о. соответственно. Всего переменных нуклеотидов в проанализированных участках было 466 позиций, из них 320 приходилось на последовательность *tef-1α* и 146 на *β-tub*. Большая часть переменных позиций нуклеотидов и пропусков (gaps) последовательности *tef-1α* приходилась на некодирующие участки; в кодирующих были отмечены только транзиции: было отмечено 13 транзиций С–Т и 1 А–Г. Для последовательности *β-tub* в кодирующей части отмечено 100 переменных положений нуклеотидов: 73 транзиции С–Т, 10 А–Г; 3 трансверсии А–Т, 4 А–С, 2 Т–Г; также обнаружены полиморфные позиции: 4 позиции с вариациями А–Т–С, 3 С–Г–Т и 1 С–Г–А. То есть участок последовательности *β-tub* содержал больше полиморфных положений нуклеотидов в кодирующей части, чем в некодирующей; однако все делеции (gaps) находились в некодирующих частях. Но практически все замены оказались синонимичными, и сходство аминокислотных последовательностей всех штаммов по обоим участкам составило 99-100%.

Неудивительно, что именно участок *tef-1α* в большей степени используется для определения вида внутри рода *Fusarium*. В большинстве случаев одного его уже достаточно для видовой идентификации штамма (приложение 5). Для наглядности мы включили все полученные в работе штаммы комплекса FIESC в систему, разработанную Xia с коллегами (2019) для этого комплекса: на полученном дереве (рис. 14) видно, что все штаммы определенно попадают в клады описанных видов. Однако последовательности *β-tub* могут также использоваться как дополнительные участки при анализе внутривидового и популяционного разнообразия, неслучайно они также представлены в базе идентификации FUSARUIM ID (Torres-Cruz et al., 2022).

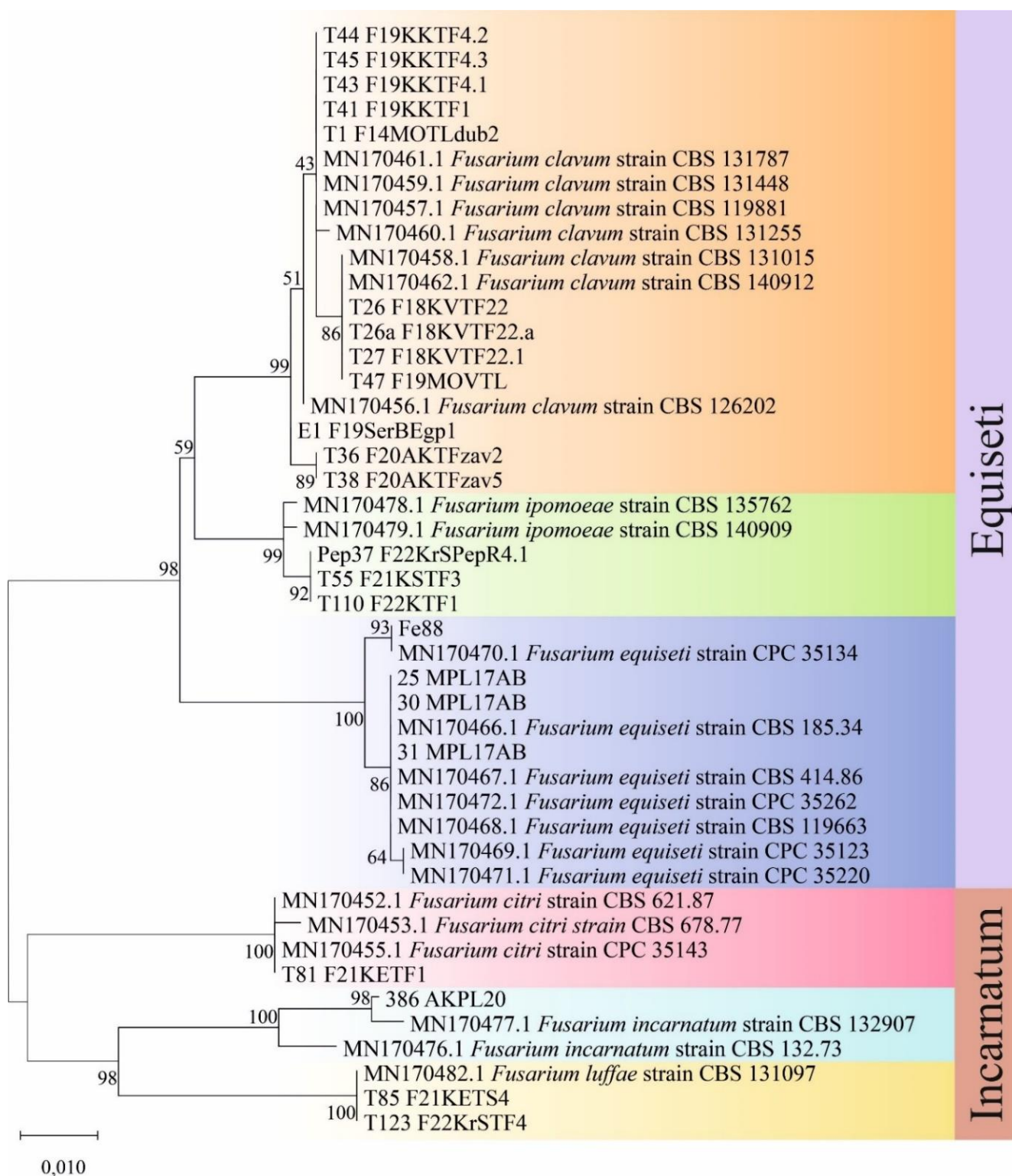


Рисунок 14. Филогенетическое дерево группы FIESC, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участку *tef-1a*. Масштабная линейка отображает 0.01 нуклеотидную замену на сайт. Ветви отмечены показателями выше 45% среди 1000 репликантов. В качестве референсных использованы штаммы из работы Xia et al. (2019). Цвета маркируют разные виды

Сравнение встречаемости видов рода *Fusarium* отражено на рисунке 15. Так как для томата и перца в основном штаммы были собраны с надземных частей растений, для корректного сравнения результатов работы для всех культур представлены лишь штаммы, выделенные с надземных частей и определенные до вида (рис. 15А), и отдельно штаммы, выделенный с клубней картофеля (рис. 15Б).

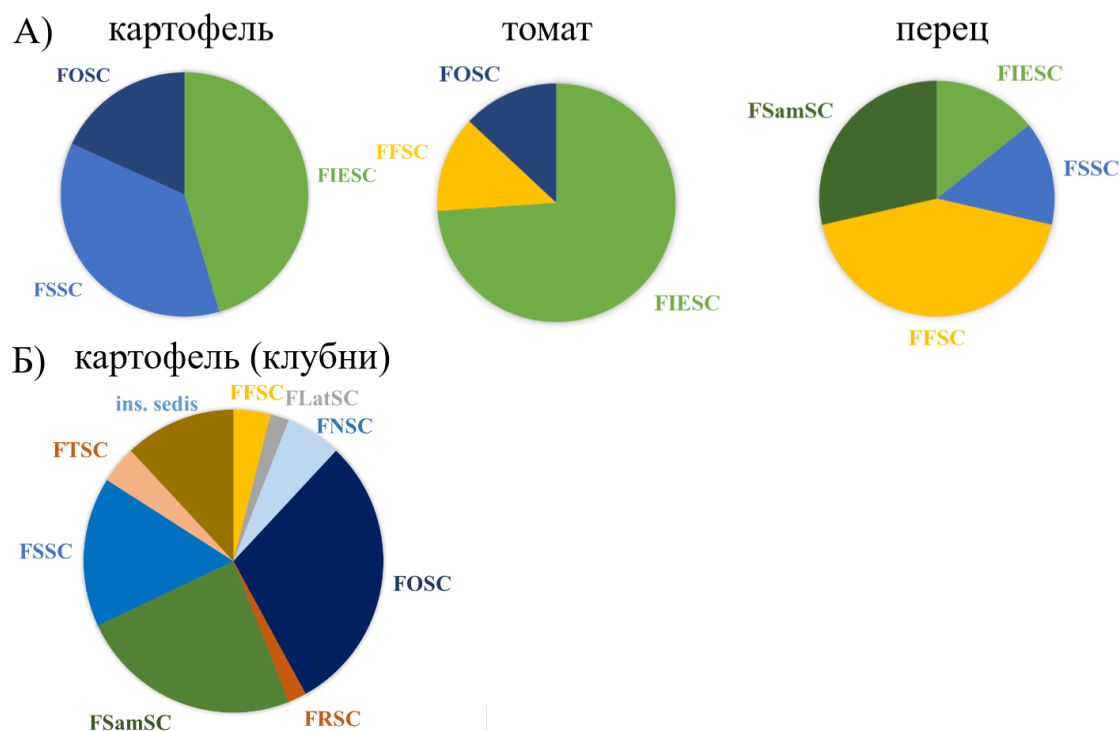


Рисунок 15. Диаграммы соотношения выявленных комплексов видов *Fusarium* на надземных (А) и подземных (Б) частях пасленовых растений. **FDSC** – *Fusarium dimerum* species complex, **FFSC** – *Fusarium fujikuroi* species complex, **FIESC** – *Fusarium incarnatum-equiseti* species complex, **FOSC** – *Fusarium oxysporum* species complex, **FSamSC** – *Fusarium sambucinum* species complex, **FSSC** – *Fusarium solani* species complex, **FLatSC** – *Fusarium lateritium* species complex, **FRSC** – *Fusarium redolens* species complex, **FTSC** – *Fusarium tricinctum* species complex, **FNISC** – *Fusarium nisikadoi* species complex. **ins. sed.** – штаммы, не входящие ни в один комплекс видов. Из надземных частей картофеля проанализировано 12 штаммов, томата – 23 штамма, перца – 7 штаммов; с клубней – 50 штаммов.

Наиболее представленной количеством видов и числом штаммов группой на томате стал FIESC, в частности, за счет количества выделенных с плодов штаммов *Fusarium clavum* (11 видов, табл. 14). Доля видов этого комплекса значительно ниже среди штаммов, выделенных с клубней (рис. 15Б) или растений картофеля в целом (табл. 14), где за счет значительного количества штаммов, выделенных с клубней, доминируют виды FOSC. Однако если сравнивать соотношение видов,

выделенных исключительно с надземных частей растения, виды FIESC на картофеле также будут занимать доминирующее положение (рис. 15А). И хотя количество штаммов, выделенных с перца, сравнительно мало для того, чтоб делать выводы о преобладающих на растении видах, отметим, что на растении встречаются виды четырех групп: FFSC, FSamSC, FIESC и FSSC.

Ранее в России в качестве возбудителей фузариоза томата были описаны лишь виды *F. oxysporum*, который до недавнего времени считался практически единственным возбудителем фузариозного увядания томата в нашей стране (Поликсенова, 2008), и *F. solani* (Мотова, 2007). Позднее с привлечением методов молекулярной идентификации на томате в России был отмечен *F. equiseti* (Chudinova et al., 2020; Kokaeva et al., 2020). На картофеле также преобладающим видом считался *F. oxysporum* и в меньшей степени *F. solani* (Акосах, Марданова, 2020). Недавно опубликованное сотрудниками ФГБНУ «ВНИИЗР» исследование фузариозной гнили картофеля позволило выявить основные комплексы рода *Fusarium* в разных областях России (Гагкая и др., 2025): обнаружены комплексы видов *F. sambucinum*, *F. oxysporum*, *F. tricinctum*, *F. incarnatum-equiseti*, *F. redolens*, *F. solani* и *F. nisikadoi*. Ввиду большого количества недавно выделенных видов внутри всех комплексов рода *Fusarium*, исследования с определением состава возбудителей фузариоза без применения методов молекулярной диагностики представляются недостаточно точными. Поэтому для анализа встречаемости и сходства видового состава мы брали данные из работ лишь последних семи лет. К счастью, общедоступные базы генетических последовательностей облегчают проверку современных данных, и в некоторых случаях в анализ включали более ранние работы, с поправкой их результатов в соответствии с современной системой рода.

Fusarium oxysporum species complex (FOSC)

Виды рода *Fusarium* широко распространены на различных растениях, не только пасленовых, в частности, как возбудители инфекционного увядания —

вилта. Вилт как правило связывают с инфекцией, вызванной именно представителями FOSC. Многие из видов этого комплекса являются почвенными инфекционными агентами, в частности, сохраняются в субстрате в виде хламидоспор. Поэтому заражение вилтом в первую очередь происходит через корни. Неудивительно, таким образом, что столь незначительное число видов FOSC в данном исследовании было обнаружено на надземных частях растений по сравнению с клубнями (рис. 15). На большинстве исследованных в данной работе надземных частях растений не было выраженных симптомов инфекционного увядания, но часто были инфекционные язвы или потемнения.

Существовавший ранее вид *F. oxysporum* в современной классификации трактуется широко, как комплекс видов (FOSC). Среди видов FOSC наиболее часто диагностируемым инфекционным агентом является центральный вид, *F. oxysporum*, внутри которого выделяют несколько специализированных форм, *formae specialis* (f.sp.) (Lombard et al. 2019); причем эти формы не имеют таксономического статуса. Есть предположение, что на степень их патогенности влияют мобильные генетические элементы (Van Dam, Rep, 2017). Несмотря на это, категория *formae specialis* до сих пор часто используется в работах, посвященных роду *Fusarium* (прил. 6).

В настоящей работе на томате не было выявлено вида *F. oxysporum* s.str., однако он был обнаружен на клубне картофеля из Московской области (прил. 3, 6). По литературным данным на клубнях картофеля он обнаруживается регулярно (Lombard et al., 2019). В то же время на томате часто встречаются виды *F. languescens*, само название которого происходит от лат. “*languesco*” – увядаю, и в меньшей степени *F. nirenbergiae*. Однако в нашей работе вид *F. languescens* не был обнаружен, а *F. nirenbergiae* был выделен и из плодов томата, и с клубней картофеля. Внутри *F. nirenbergiae*, аналогично виду *F. oxysporum* s. str., выделяется несколько генетических линий, так что вид в значительной степени гетерогенный. Правда, как видно на филогенетическом дереве (прил. 5.4), клада может включать виды как с картофеля или томата по отдельности, так и с обоих растений. Также из

FOSC нами были обнаружены виды *F. curvatum* (на корнях томата), *F. fabacearum* (на корнях перца и томата, плодах томата), *F. odoratissimum*, *F. cugenangense* и *F. vanleeuwenii* (на клубнях картофеля). Нам не удалось обнаружить данных о встречаемости этих видов на пасленовых растениях, однако они отмечены в ассоциации с однодольными (например, банан; Wang et al., 2022) и хвойными растениями (Dobbs et al., 2023). Исключение составляет вид *F. cugenangense*, сведения о его обнаружении Ориной на клубнях есть в базе GenBank (номера доступа OR634792, OR634782), но пока не опубликованы. На других пасленовых растениях *F. cugenangense* пока не отмечен.

Таким образом, из комплекса FOSC обнаружено три новых вида для томата (*F. curvatum*, *F. fabacearum*, *F. nirenbergiae*), два для картофеля (*F. curvatum* и *F. odoratissimum*) и один для перца (*F. fabacearum*). Эти виды пока не отмечали на культивируемых пасленовых ни в России, ни в других странах мира.

Fusarium fujikuroi species complex (FFSC)

Данная группа – самый обширный комплекс *Fusarium* в плане географического распространения и второй по количеству поражаемых растений (более 20 родов растений, включая многочисленные значимые для человека культуры, в т. ч. злаки). Внутри комплекса было описано 73 вида (Wang et al., 2022). При этом в нашей выборке виды FFSC оказались преобладающими на растениях перца, в меньшей степени встречаясь на томате или клубнях картофеля (рис. 14 А, Б). В то же время при исследовании микобиоты картофеля в Иране данная группа была одной из преобладающих (Mamaghani et al., 2024).

В нашей работе было обнаружено два вида из этой группы. *F. annulatum*, был встречен на всех трех исследованных растениях, на надземных частях (плодах томата и перца), и на подземных (клубнях картофеля). *F. proliferatum* выявлен на плодах перца. Опубликованных данных о встречаемости этого вида на перце в других странах мы не обнаружили. *F. annulatum* отмечен на томате из Пакистана (GenBank, MT448904), но данная находка пока не была опубликована. Довольно

часто другие виды этого комплекса выделяются из растений перца: *F. fujikuroi* был отмечен на плоде перца в Китае (Wang et al., 2019a), *F. lactis* — в Японии (Sekiguchi et al., 2021), *F. temperatum* на *Capsicum pubescens* в Мексике (Pérez-Vázquez et al., 2022).

Таким образом, из FFSC на перце, томате и картофеле впервые в мире отмечен вид *F. annulatum*; вид *F. proliferatum* отмечен на впервые в мире перце.

Fusarium incarnatum-equiseti species complex (FIESC)

FIESC включает в себя около 44 видов, описанных на видах растений из различных родов, в том числе *Solanum*, *Capsicum*, *Nicotiana*. Как и виды FFSC, виды FIESC отличаются широкой экологической специализацией. Виды этих двух комплексов в нашей работе оказались преобладающими на перце и томате соответственно. Некоторые виды рассмотрим детальнее.

F. clavum — один из наиболее часто встречающихся из FIESC по последним данным на томате видов. В нашей работе было выявлено 12 штаммов этого вида, из которых 11 выделены с томата и 1 с баклажана. Вид отмечен на надземных органах томата в Италии и Португалии (Gilardi et al., 2021; Ribeiro et al., 2022). Исходя из последовательностей гена *tefla*, этот вид, ошибочно идентифицированный как *F. equiseti* по причине отсутствия на тот момент разработанной систематики внутри FIESC, был причиной увядания томатов в Алжире (Yezli et al., 2019). Последний случай особенно интересен, так как нам на данный момент не удалось найти сведений о встречаемости данного вида в подземных органах томата. По данным Xia (2019b) вид был выделен с картофеля в России, но сведения об органе, из которого был выделен изолят, не указаны; в нашей лаборатории на клубнях картофеля он не был обнаружен. Несколько штаммов *F. clavum* было выделено с корней картофеля в Иране (Mamaghani et al., 2024), также большинство (5 из 14) штаммов, выделенных на юге России (респ.

Крым) с корней и стеблями пораженных увяданием растений перца принадлежали этому виду (Engalycheva et al., 2024).

F. luffae был совсем недавно описан на плоде томата коллегами из Китая (Sun et al., 2024). Исходя из последовательностей гена *teflα*, также выделен из плода перца чили в Турции (Soylu et al., 2023), хотя в данной публикации авторы говорят о виде *F. incarnatum*. Также штаммы, обнаруженные на сладком перце в Китае и определенные как *F. equiseti* (Wang et al., 2019a; номера доступа в GenBank KF208618) также соответствуют виду *F. luffae*. Таким образом, данный вид, хотя и не отмеченный официально на плодах перца, явно присутствует на них как минимум в двух удаленных друг от друга странах.

F. citri был выделен с перца в Китае (Wang et al., 2019a), а совсем недавно (Elansky et al., 2024) также и с плода томата в Уганде. В статье индийских исследователей в качестве патогенов перца фигурируют виды *F. equiseti*, которые при тщательном анализе оказываются *F. citri* (Parihar et al., 2025).

Таким образом, из FIESC на томате и перце впервые обнаружен вид *F. compactum*, впервые в России на томате и баклажане *F. clavum*, на томате *F. luffae* и *F. citri*. На картофеле (на листьях) впервые в России обнаружены *F. incarnatum* и *F. equiseti*.

Fusarium solani species complex (FSSC)

Виды из FSSC известны на пасленовых растениях давно, а центральный вид комплекса, *F. solani* (по крайней мере в пределах морфологической классификации), известен в странах всего мира, в том числе и в России (Гагкаева и др., 2025). Но пока общепризнанной системы данного комплекса не было разработано (O'Donnell et al., 2020; Gherbawy et al., 2021), анализ встречаемости видов этой группы дополнительно усложняется тем, что ее иногда выделяют в отдельный род *Neocosmospora* (O'Donnell et al., 2020). Вероятно, после достижения исследователями согласия относительно FSSC, придется пересмотреть видовые списки для разных растений и субстратов. Но уже сейчас можно сказать, что

F. striatum выделенный с томата США (Moine et al., 2014), в современной системе рода является видом *F. solani-melongenae*, и обнаружен на томате в Индии (Debbarma et al., 2021) и баклажане в Гане (Okorley et al., 2024).

В нашей работе в стеблях картофеля показано присутствие одного нового для России вида из FSSC: *F. merxianum*. Виды *F. noneumartii* и *F. vanettenii* уже были недавно отмечены на картофеле в России (Gavrilova et al., 2024), и на томате в Индии (Debbarma et al., 2021). Единственный вид FSSC, выявленный нами на перце (*F. petroliphilum*), прежде не был отмечен в других работах ни на одном пасленовом растении, так что данная находка — первая в России и мире. И хотя на томате в рамках данной работы не было выявлено ни одного вида FSSC, но исследования микобиоты томатов в Бразилии и Китае показали довольно высокую их встречаемость (прил. 6). При этом центральный вид комплекса, *F. solani* s.str., по-прежнему остается одним из самых частых видов *Fusarium* на пасленовых растениях, особенно на картофеле (прил. 6), хотя в нашей работе, как ни странно, ни на одном растении выявлен не был.

Таким образом, **при анализе комплекса FSSC выявлен новый для картофеля (найден на листьях) вид *F. merxianum* и новый для перца вид *F. petroliphilum*.**

Fusarium sambucinum species complex (FSamSC)

Этот комплекс считается самым частым и вредоносным для картофеля: при мониторинге возбудителя сухой гнили, он оказался преобладающим на клубнях в нескольких регионах России (Гагкаева и др., 2025). Виды этого комплекса способны вызывать серьезные повреждения клубней, в том числе и при хранении при пониженной температуре (Gavrilova et al., 2024). Также в Алжире (Azil et al., 2021) и Китае (Du et al., 2012) FSamSC преобладал на клубнях, доля видов составляла 82,7% и 56,2% соответственно. В нашей работе виды этого комплекса были выделены с картофеля и перца; виды FSamSC составили значительную долю патогенов на этих растениях (рис. 15). При этом все 12 штаммов, выделенных с

картофеля, относятся только к двум видам — *F. sambucinum* s.str. и *F. sporotrichioides*. Эти виды являются частыми возбудителями фузариоза пасленовых растений, в первую очередь картофеля, и, судя по последним данным, распространены во всем мире (Sandoval-Denis et al., 2025; прил. 6), хотя *F. sporotrichioides* прежде в России на картофеле отмечен не был.

Таким образом, несмотря на довольно значительное число штаммов FSamSC, полученных в нашем исследовании, лишь вид ***F. brachygibbosum***, выделенный с перца, можно считать новой находкой на этом растении для России и мира, а ***F. sporotrichioides*** — новой находкой на картофеле в России. Хотя на перце *F. brachygibbosum* пока отмечен не был, его выделяли с корней и клубней картофеля в Иране (Mamaghani et al., 2024) и из томата в Китае (Liu et al., 2023) и в Судане, вид встречается не только на пасленовых, но и растениях других семейств (Sandoval-Denis et al., 2025).

Прочие комплексы видов *Fusarium*

Единичные находки видов других, менее многочисленных комплексов, таких как FRSC, FNCS, FTSC, а также виды, не входящие в комплексы, в нашей работе оказались представлены только штаммами, выделенными с картофеля. Хотя при сравнении с литературными данными обнаруживается, что некоторые виды (*F. commune*) встречаются на томате и перце в том числе (прил. 6; Hamini-Kadar et al., 2010). Часть этих видов (*F. arthrosporioides*) ранее не были отмечены и на картофеле, сообщения о других (*F. caeruleum*, *F. avenaceum*, *F. redolens*, *F. commune*) начали появляться совсем недавно (Christian et al., 2024; Гагкаева и др., 2025).

Все 8 выделенных в данной работе на томате видов являются новыми находками для томата в России, а 5 из них — новыми для данной культуры в мире. Из 21 выделенного в работе с картофеля вида *Fusarium* 8 (*F. arthrosporioides*, *F. annulatum*, *F. flagelliforme*, *F. cugenangense*, *F. curvatum*, *F. odoratissimum*, *F. vanleeuwenii*, *F. merxianum*) отмечены для культуры впервые в мире и еще 6

(*F. caeruleum*, *F. avenaceum*, *F. clavum*, *F. equiseti*, *F. redolens*, *F. sporotrichioides*) — впервые в России. Такие результаты объясняются изменениями в систематике рода и описанием новых видов в последние десять лет.

Интересно, что вид *F. clavum* в нашей лаборатории был выделен только из томата и баклажана, тогда как в работе коллег (Engalycheva et al., 2024) пять изолятов было получено с перца, причем с корней. В то же время стоит признать, что микобиота перца в России исследована еще менее активно, чем томата или картофеля. Недавно вышедшая работа Енгальчевой с коллегами описывает 7 видов *Fusarium* на перце в России, из которых лишь один, *F. sporotrichioides*, был выделен с перца и в нашей работе в том числе. **Таким образом, из семи выявленных на перце видов, шесть можно считать новыми для данного растения, хотя типовые виды из комплексов FIESC, FSSC, FFSC на перце ранее отмечали** (Shahnazi et al., 2012; Wang et al., 2019b).

В целом, сходство видового состава *Fusarium* на разных пасленовых пока оказывается сравнительно небольшим (рис. 16). Скорее всего, в ближайшие годы исследования разных стран продолжат пополнять списки видов *Fusarium* для каждого из растений, и тогда с большей долей уверенности можно будет сравнивать микобиоту разных видов.

Интересно, что в нашей работе на картофеле виды FIESC были встречены исключительно на надземных частях растения (листьях), тогда как в литературе отмечены случаи обнаружения видов этой группы и на клубнях в том числе, например, в Египте (Gherbawy et al., 2019) или Уганде (Elansky et al., 2024). Недавнее исследование Татьяны Гагкаевой с коллегами (2025) показало, что виды этого комплекса присутствуют на клубнях, выращенных в разных регионах России, и их доля может достигать 16,7% (Приволжский федеральный округ) от числа всех видов рода *Fusarium*. При этом виды *Fusarium* группы FIESC, выделенные как с картофеля, так и с томата, не показали выраженной патогенности к клубням (табл. 15), а на плодах томата вызывали довольно серьезную инфекцию.

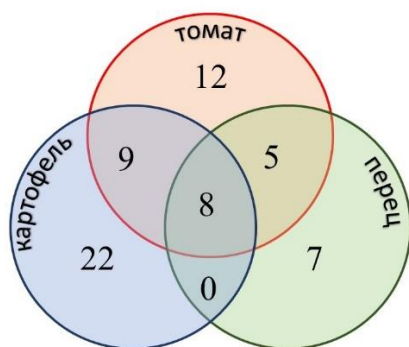


Рисунок 16. Диаграмма Венна, отображающая сходство видового состава *Fusarium* на картофеле, томате и перце (с привлечением литературных данных, см. прил. 6)

Патогенность *Fusarium*

Ряд штаммов *Fusarium*, в особенности виды, ранее не описанные на картофеле и томате, были проверены на патогенность. Температура, при которой оценивали развитие инфекции (+12°C), была выбрана близкой к температуре, рекомендуемой для транспортировки плодов томата и картофелехранилища. В экспериментах все исследованные штаммы *Fusarium* были способны вызывать инфекцию на поврежденных плодах (табл. 15), но скорость инфекции для каждого из них различалась (от 0,32 до 3,13 мм/сут.). При этом способность заражать неповрежденные плоды продемонстрировали лишь 8 из 19 протестированных штаммов *Fusarium*, причем из разных видов. В сравнении с картофелем, томат был более подвержен фузариозу, в особенности при раневом заражении.

Не было отмечено корреляции между первичным хозяином и агрессивностью к нему. Напротив, большая часть штаммов, выделенных с картофеля, вызывали незначительную инфекцию (скорость развития инфекции менее 0,05 мм/сут.; 17 штаммов) или вообще не были патогенны к клубням (3 штамма), а агрессивными к клубням оказались всего 2 штамма с картофеля. Тогда как среди штаммов, выделенных с томата, агрессивными к клубням оказались 4 штамма, а слабоагрессивными 3 штамма. Два из трех штаммов с баклажана и перца,

протестированных на патогенность, показали довольно высокий уровень агрессивности и к картофелю, и к томату.

Не все штаммы оказались способны заразить клубни картофеля; и в тех случаях, когда инфекция развивалась, ее скорость варьировала в меньших пределах, чем для инфекции на томате: для картофеля не превышала значения 0,33 мм/сут., тогда для томата достигала 0,63 мм/сут. при наружном заражении и 3,13 мм/сут. при раневом. При этом скорость роста на тестируемом объекте даже в пределах одного вида отличались довольно сильно. Например, для вида *Fusarium avenaceum* скорость развития инфекции составляет от 0 до 0,33 мм/сут. Для штаммов вида *F. sporotrichioides* скорость развития инфекции лежала в пределах от 0,02 до 0,12 мм/сут., причем наиболее агрессивным к клубням оказался штамм Пер7 21KShПер1.2, выделенный с перца. Интересно, что и среди штаммов вида *F. clavum* более агрессивным к картофелю оказался штамм Egp1 19SerBEgp1, выделенный с баклажана, а наименее агрессивным к клубням — выделенный из томата штамм T1 F14MOTLdub2.

Результаты тестирований также показали, что штаммы, агрессивные к картофелю, вызывают сильную инфекцию и на томате (например, штаммы T120 22KrSTF6, T75 F21KST2F8, T58 F21KSTF6, T117 22KrSTR2.2, 312PT14AB, Пер7 21KShПер1.2). Однако обратное неверно: активное развитие на томате встречалось и у штаммов, слабо поражавших картофель (например, у штамма F20AKPS3).

Виды FSSC (*F. sambucinum*, *F. sporotrichioides*) считаются наиболее серьезными инфекционными агентами (Гагкаева и др., 2025), особенно в условиях пониженной температуры (Daami-Remadi et al., 2006). Действительно, на томате они почти всегда (четыре из пяти протестированных штамма) вызывали инфекцию и при поверхностном заражении. Однако на клубнях лишь два из семи штаммов развивались достаточно быстро (табл. 15).

Таблица 15. Скорость распространения инфекции, вызванной *Fusarium* spp., на клубнях картофеля и плодах томата. Высокие значения скорости инфекции (более 0,1 мм/сут. для картофеля и более 0,5 мм/сут. для томата), а также случаи развития инфекции с поверхности, выделены жирным

Шифр	Раст.-хоз.	Вид	На картофеле при раневом заражении, мм/сут.	На томате, мм/сут.	
				при раневом заражении	при поверхностном заражении
T121 22KrSTF7	ТП	<i>F. annulatum</i>	-	0,32	0,00
149 KPT18AB	КК		0,03	-	-
T120 22KrSTF6	ТП		0,21	0,56	-
T75 F21KST2F8	ТП	<i>F. proliferatim</i>	0,17	1,21	-
310KosPT17AB	КК	<i>F. avenaceum</i>	0,33	-	-
57MPT18AB	КК		0,00	-	-
T81 21KETF1	ТП	<i>F. citri</i>	-	0,57	0,00
Egp1 19SerBEgp1	БП	<i>F. clavum</i>	0,12	1,32	0,00
T36 F20AKTFzav2	ТП		0,08	0,49	0,04
T1 F14MOTLdub2	ТЛ		0,05	1,18	0,00
T26 F18KVTF22	ТП		-	0,40	0,00
T27 F18KVTF22/1	ТП		-	0,24	0,00
T44 F19KKTF4/2	ТП		-	0,71	0,06
20 MPT17AB	КК	<i>F. commune</i>	0,03	-	-
320PT19AB	КК		0,03	-	-
75MPT18AB	КК		0,05	-	-
T55 F21KSTF3	ТП	<i>F. compactum</i>	-	3,13	0,63
Pep37 22KrSPepR4.1	ПК		-	0,47	0,00
25MPL17AB	КЛ	<i>F. equiseti</i>	0,03	1,07	-
31MPL17AB	КЛ		0,03	0,51	0,10
T58 F21KSTF6	ТП	<i>F. fabacearum</i>	0,10	0,83	-
T118 F22KrSTR2.1	ТК	<i>F. fabacearum</i>	-	0,68	0,00
P7 F20AKPL1	КЛ	<i>F. incarnatum</i>	0,04	0,63	-
T117 22KrSTR2.2	ТК	<i>F. fabacearum</i>	0,21	0,50	-
94 MPT18AB	КК	<i>F. nirenbergiae</i>	0,01	-	-
T85 21KETS4	ТС	<i>F. luffae</i>	0,08	0,60	-
T123 22KrSTF4	ТП		-	0,38	0,00
F20AKPS3	КС	<i>F. merckxianum</i>	0,01	1,07	-
T69 F21KST2F3	ТП	<i>F. nirenbergiae</i>	-	2,75	-
333PT16AB	КК	<i>F. annulatum</i>	0,00	-	-
177PT19AB	КК	<i>F. redolens</i>	0,04	-	-
312PT14AB	КК	<i>F. sambucinum</i>	0,10	1,67	0,33
336KosPT17AB	КК		0,09	0,93	0,60
F20AKPS4	КС	<i>F. noneumartii</i>	-	0,37	0,00
109MPT18AB	КК	<i>F. sporotrichioides</i>	0,08	0,69	-

14MPT17AB	КК	<i>F. sporotrichioides</i>	0,02	0,63	0,01
18KrSbL17AB	ССЛ		0,08	0,50	0,00
324PT16AB	КК		0,02	0,77	0,21
Pep7 21KShPep1.2	ПП		0,12	1,50	-
103MPT18AB	КК	<i>F. vanettenii</i>	0,03	-	-

В целом, плоды и клубни пасленовых разительно отличаются степенью защищенности от воздействия патогенной микобиоты. Таким образом сопоставление данных по патогенности одних и тех же штаммов на разных органах пасленовых растений позволяет получить интересный результат. Вирулентность и степень агрессивности, видимо, являются штамм-специфичными признаками, так как в пределах даже одного вида скорость инфекции разных штаммах на одном и том же органе может варьировать от 0 до 0,33 мм/сут. (например, для *F. avenaceum*, табл. 15). В то же время, штаммы *Fusarium* зачастую оказываются патогенны к разным органам, не говоря уже об одинаковых органах разных пасленовых растений; аналогичный результат был получен, например, при заражении разных плодов *F. lactis* (Sekiguchi et al., 2021). Таким образом, при оценке воздействия патогена на растение всегда необходима выборка из нескольких штаммов одного вида; также оценка биологических характеристик целесообразна для каждого конкретного штамма в отдельности. Применение определенных видов *Fusarium* для потенциальной защиты растений от других видов этого рода требует детального исследования для каждого перспективного штамма, вне зависимости от вида. Так, некоторые виды *F. sambucinum* были предложены в качестве агентов биоконтроля (Shcherbakova et al., 2011), тогда как в нашей работе для этого вида была показана патогенность к томату и картофелю, по крайней мере, на примере двух исследованных штаммов.

3.4. Прочие исследованные патогены пасленовых⁴

В ходе работы одним из частых представителей на всех пасленовых растениях были виды рода *Alternaria*, в частности, группа мелкоспоровых видов *Alternaria alternata* s.l. В работе суммарно было выделено более 55 штаммов *Alternaria* spp. (приложение 4), из которых лишь 15 отнесены к группе крупноспоровых видов, формирующих конидии длиной более 45 мкм. 9 штаммов, полученных с листьев томата в Краснодарском крае, 4 штамма со стебля томата, а также 1 штамм с плода принадлежали к *Alternaria* sect. *Porri*, группе крупноспоровых видов. Определение видовой принадлежности изолятов было проведено Л. Ю. Кокаевой, и по совокупности пяти генов большинство выделенных с томата штаммов отнесены к виду *Alternaria linariae*, с картофеля – к виду *Alternaria protenta*. В то же время, с картофеля было выделено еще несколько видов *Alternaria*: мелкоспоровых — *A. alternariacida*, *A. alternata* s. l., *A. angustiovoidea*, и крупноспоровых — *A. grandis*, *A. linariae*, *A. multiformis*, *A. protenta*, *A. solani*.

Кроме перечисленных родов, на культурных пасленовых растениях также были выявлены и другие виды. Из томата выделены представители родов *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Geotrichum*, *Allophoma*, *Stemphylium*, *Botrytis*; из перца — *Botrytis cinerea*, *Plectosphaerella niemeijerorum*, *Sordaria fimicola*; из картофеля (кроме уже перечисленных) — *Cladosporium cladosporioides*, *Clonostachys solani*, *Clonostachys rosea*, *Plectosphaerella oligotrophica*, *Plectosphaerella plurivora*; из баклажана — *Apiospora guangdongensis* (приложение 4).

Несколько видов рода *Plectosphaerella*, выделенных с картофеля, а также *Cladosporium sphaerospermum*, *Chaetomium globosum*, *Allophoma yuccae*, *Geotrichum silvicola* и виды рода *Alternaria* были проверены на патогенность к растениям, с которых были выделены: к клубням картофеля или плодам томата, выделенная с

⁴ при подготовке главы использованы результаты, ранее опубликованные в статьях Кокаева et al., 2022; Белосохов и др, 2023

перца *Sordaria fimicola* также проверена на патогенность к плодам томата (табл. 16). Ненулевой уровень вирулентности к томату показали все протестированные штаммы, однако ни один из них нельзя отнести к агрессивным. К картофелю большинство штаммов оказалось непатогенными. Лишь один штамм из пяти (21МККК2 *Plectosphaerella* sp.) достаточно активно развивался на тканях клубня картофеля.

Таблица 16. Скорость развития заражения. Жирным выделена скорость развития очага заражения для штаммов, отнесенных к агрессивным.

Штамм	Вид	Скорость инфекции на картофеле при внутренней инокуляции, мм/сут.
18Plectosp	<i>Plectosphaerella</i> sp.	0,0
21МККК2	<i>Plectosphaerella</i> sp.	1,3
AB210	<i>Plectosphaerella plurivora</i>	>0,05
AB256	<i>Plectosphaerella oligotrophica</i>	0,0
AB45	<i>Plectosphaerella oligotrophica</i>	0,0
		Скорость инфекции на томате при внутренней инокуляции, мм/сут.
T20	<i>Chaetomium globosum</i>	0,3
T34	<i>Cladosporium sphaerospermum</i>	1,2
T76	<i>Geotrichum silvicola</i>	2,9
T87	<i>Allophoma yuccae</i>	0,5
Рер36	<i>Sordaria fimicola</i>	0,0
T93	<i>Alternaria linariae</i>	1,3
		Скорость инфекции на томате при наружной инокуляции, мм/сут.
T94	<i>Alternaria linariae</i>	0,14
T96	<i>Alternaria linariae</i>	0,32

Виды рода *Stemphylium* в большинстве являются сапротрофами и встречаются на растительных остатках. Однако ряд видов признан патогенными. Например, типовой вид *Stemphylium rombundicum* был выделен из язв плода томата, ряд других видов, в том числе *St. solani* и *St. vesicarium*, патогенны к пасленовым, в первую очередь к томату (Marin-Felix et al., 2019). Штамм в нашей работе был выделен из пораженного листа томата.

Вид *Apiospora guangdongensis* был описан совсем недавно, в 2023 году, как эндофит на однодольном растении (Liao et al., 2023). Ни один вид данного рода на настоящее время не отмечен в качестве патогена на томате, нам не удалось

обнаружить данных о каких-либо патогенных видах *Apiospora* и на других пасленовых растениях ни в литературе, ни в открытых базах данных. Более того, в проведенных Lehtonen с коллегами (2012) экспериментах близкий вид, *Ap. montagnei*, не был способен заражать томат. Однако на растениях других семейств, в основном однодольных, виды рода выявляются довольно часто. О них сообщают как о патогенах (Li et al., 2023), эндофитах или сапротрофах. Анаморфной стадией для видов рода считается род *Arthrinium*, который, впрочем, был описан позже, поэтому приоритет отдан названию *Apiospora*. Несмотря на то, что в данной работе был выделен лишь один изолят, при просмотре партии влажных камер из Краснодарского края спороношений подобной морфологии на пораженных листьях баклажана было отмечено довольно много, что позволяет предположить потенциальный очаг инфекции. Для подтверждения гипотезы необходимо провести тест на патогенность данного штамма к листьям и оценить симптоматику вызванной им инфекции, что запланировано на будущее.

Виды рода *Plectosphaerella* встречаются повсеместно в почве, в ассоциации с растениями, в том числе с культивируемыми, но как правило, в их подземных частях. На клубнях картофеля было выделено пять штаммов *Plectosphaerella*, а с надземных частей растений томата и перца по одному штамму (прил. 4). С инфекционным увяданием томатов (вилтом) связывают наиболее распространенный вид *P. cucumerina* (Xu et al., 2014), которая в то же время отмечена как агент биоконтроля против ризоктониоза и картофельной нематоды (Atkins et al., 2003), но в нашем исследовании не была обнаружена. На настоящий момент упоминаний данного вида в России на картофеле и прочих пасленовых в литературе практически нет (Белосохов и др, 2023), тогда как в базе GenBank (дата обращения 26.02.24) вид отмечен, например, на клубнях *Solanum tuberosum* из Новой Зеландии (номер доступа MZ098699) и Польши (KP780286).

Кроме *P. cucumerina*, итальянскими исследователями на томате в качестве патогенов также отмечены виды *P. citrulli*, на перце — *P. pauciseptata* и *P. ramiseptata*, среди которых *P. ramiseptata* оказался наиболее агрессивен

(Raimondo, Carlucci, 2018). Возможно, из-за того, что симптомы поражения *Plectosphaerella* spp. внешне так похожи на фузариозный вилт, распространенность данного инфекционного агента сильно недооценена. В работе итальянских коллег также было отмечено, что виды *Plectosphaerella* с гораздо большей частотой, чем *Fusarium*, выделялись как из бессимптомных растений томата и перца, так и из пораженных вилтом. Кроме того, было отмечено различие симптоматики и степени поражения при инокуляции одного вида растения разными видами *Plectosphaerella*, однако при заражении одним видом *Plectosphaerella* разных растений, например томата и перца, значительной разницы в степени поражения не было обнаружено (Raimondo, Carlucci, 2018). Так что их исследование согласуется с нашими результатами: в патогенезе основное значение отводится свойствам конкретного штамма. В нашей работе были выделены другие виды рода: *P. niemeijerorum* с пораженного плода перца и *P. oligotrophica* с листа томата. Ранее вид *P. oligotrophica* уже был отмечен на пасленовом растении как эндофит, выделенный из здоровых корней *Solanum nigrum* (El-Hasan et al., 2022). Штаммы данного вида АВ45 и АВ256 были выделены А. Ф. Белосоховым и др. (2023) с клубней картофеля без симптомов поражения; при заражении клубня они не проявили патогенной активности (табл. 16). Однако патогенность *P. oligotrophica* возможна в отношении плодов, тем более что они в целом более восприимчивы к инфекции. Эксперименты по заражению томата видами рода *Plectosphaerella* запланированы на будущее и представляют особый интерес. Среди проверенных на патогенность к картофелю видов рода в экспериментах *in vitro* только один штамм, 21МККК2 *Plectosphaerella* sp., показал способность вызывать поражения клубня, хотя и у него скорость развития инфекции оказалась очень низкой (табл. 16).

Кроме рассмотренных видов, на исследованных пасленовых растениях выявлены штаммы родов *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Geotrichum*, *Allophoma*, *Botrytis*, *Sordaria*. Из них на патогенность были проверены все штаммы, кроме широкоизвестного патогена *Botrytis*. При этом все проверенные штаммы

подтвердили свой патогенный статус, хотя скорости развития инфекции различались, и агрессивными из них можно было признать лишь два вида: *Geotrichum silvicola* и *Cladosporium sphaerospermum*.

Выявленный вид *Geotrichum silvicola* был описан недавно (Pimenta et al., 2005). Он является близким к известному широко специализированному патогену *Geotrichum candidum*, так что высокая скорость инфекции на плодах для данного штамма неудивительна. Тем не менее, обнаружений данного конкретного вида на пасленовых растениях ранее не было отмечено, поэтому подтверждение патогенности штамма было необходимо. В то же время патогенный статус *Cladosporium* spp. и *Botrytis* spp., не вызывает сомнений. Виды данных родов давно числятся среди патогенной для пасленовых, в особенности для плодов, микобиоты, и вызывают значительные повреждения продукции. Хотя вид *C. sphaerospermum* в большей степени считается сапротрофным (Zalar et al., 2007), он встречается и в ризосфере томата (Poli et al., 2016) или эндофитно (Manzotti et al., 2020), однако характеристики изученного штамма (Т34) свидетельствуют о его патогенной роли на томате.

Выделенный со стебля томата штамм *Allophoma yuscae* (Т87) был идентифицирован по последовательности участка ITS (99,55% сходства с типовым штаммом *A. yuscae*, номер доступа GenBank NR191210). Нужно отметить, что внутри близких родов *Stagonosporopsis/Phoma/Allophoma* отмечены многие патогенные для томата виды, самые известные из которых *S. andigena*, *S. crystalliniformis*. Так что выделенный с пораженного стебля томата изолят скорее всего и служил источником инфекции растения, хотя в тестировании на патогенность развивался на плоде сравнительно медленно и не был отнесен к группе агрессивных (табл. 16).

Представители рода *Sordaria* считаются сапротрофами, копротрофами. Тем не менее, в литературе упоминается о эндофитном происхождении некоторых штаммов (Newcombe et al., 2016), в том числе выделенного нами с перца вида *Sordaria fimicola*. Abdallah с коллегами (2018) отмечает у данного вида способность

подавлять рост патогенных грибов, сравнимую по уровню активности с такими известными биоагентами, как *Trichoderma harzianum*. При этом имеются сведения о патогенной активности *S. fimicola* на черном перце (Freire et al., 2000). На плоде томата при наличии поранения (механического повреждения) штамм не развивался, что не позволяет отнести его к потенциальным патогенам. Более того, штамм был выделен с корней растения, не имеющего явных признаков угнетения роста или заболевания. Однако для оценки перспективности штамма как агента биоконтроля требуются дальнейшие эксперименты по оценке антагонистической активности.

Chaetomium globosum и *Clonostachys* spp. также были описаны как агенты биоконтроля, ряд штаммов уже используется в производстве биопрепаратов (Soytong et al., 2001). При этом по крайней мере один исследованный нами штамм *Chaetomium* (T20) показал низкую, но не нулевую скорость развития инфекции (табл. 16), что не позволяет его отнести к потенциальным агентам биоконтроля. Изучение остальных штаммов *Chaetomium* и *Clonostachys* запланировано на будущее.

3.5. Новые выявленные патогены картофеля, томата, перца и баклажана

В процессе работы ряд видов были обнаружены впервые. Особый интерес представляют виды из отдела базидиомицетов. Так, выявлены два вида рода *Irpex* (*I. lacteus* и *I. latemarginatus*), причём эти штаммы отличались высокой агрессивностью. Ранее эти виды были известны только как ксилотрофы. На плодах томата был обнаружен вирулентный штамм еще одного базидиомицета *Phanerochaete chrysosporium*. Анализ штаммов из известного рода *Rhizoctonia* впервые показал присутствие в России анастомозных групп AG 5 и AG K на картофеле, и AG F на перце.

Исследование штаммов рода *Colletotrichum* позволило выявить потенциальный патогенный статус *C. nigrum* для картофеля, а также предположить наличие парасексуального процесса между близкими видами *C. coccodes* и *C. nigrum*. Показано, что данные виды хорошо различаются по последовательностям генов *act*, *gaphd*, *gs*, но неотличимы по морфологическим критериям.

На листе баклажана был обнаружен недавно описанный (Liao et al., 2023) на бессимптомных листьях *Wurfbainia villosa* аскомицет *Apiospora guangdongensis*, показавший себя слабопатогенным в отношении томата. Из плода томата с симптомами грибного поражения был выделен штамм *Geotrichum silvicola*, оказавшийся патогенным в отношении томата (табл. 18).

На всех изучаемых растениях часто встречались штаммы рода *Fusarium*, причем многие отличались высокой патогенностью. Ряд видов этого рода был впервые отмечен на культивируемых пасленовых растениях (табл. 17): *F. arthrosporioides*, *F. flagelliforme*, *F. vanleeuwenii*, *F. cugenangense*, *F. commune*, *F. odoratissimum*, *F. merksianum* на картофеле; *F. curvatum* — на томате и картофеле; а *F. fabacearum*, *F. compactum* — на томате и перце, *F. nirenbergiae* — обнаружен на томате, *F. proliferatum*, *F. brachygibbosum*, *F. petroliphilum* и *F. sporotrichioides* — на перце, *F. annulatum* — на всех трех исследованных растениях.

Кроме того, ряд видов, уже описанных на соответствующих растениях в разных странах мира, был впервые обнаружен в России (табл. 18): *F. caeruleum*, *F. avenaceum*, *F. incarnatum*, *F. equiseti*, *F. sporotrichioides*, *F. redolens* на картофеле; *F. clavum* — на томате и баклажане; *F. citri* — на томате.

Таблица 17. Виды, впервые обнаруженные на картофеле, томате, перце и баклажане при выполнении данной работы

Новые виды для культуры	Растение, с которого вид выделен в нашей работе	Пасленовые культуры, на которых уже был выявлен как патоген	Патогенность раневая, карт/том
<i>Fusarium curvatum</i> , FOSC	Картофель (клубни), томат (корень)	—	Н.д.
<i>F. fabacearum</i> , FOSC	Томат (плод, корни), перец (корни)	—	++/+++*
<i>F. nirenbergiae</i> , FOSC	Томат (плод)	Картофель	+ /+++
<i>F. odoratissimum</i> , FOSC	Картофель (клубни)	—	Н.д.
<i>F. cugenangense</i> , FOSC	Картофель (клубни)	—	Н.д.
<i>F. vanleeuwenii</i> , FOSC	Картофель (клубни)	—	Н.д.
<i>F. proliferatum</i> , FFSC	Перец (плод)	Томат, картофель	++/+++
<i>F. annulatum</i> , FFSC	Картофель (клубни), томат (плод), перец (плод)	—	++/++
<i>F. flagelliforme</i> , FIESC	Картофель (лист)	—	
<i>F. compactum</i> , FIESC	Томат (плод), Перец (плод)	—	Н.д./+++
<i>F. petroliphilum</i> , FSSC	Перец (лист)	—	Н.д.
<i>F. merxianum</i> , FSSC	Картофель (стебли)	—	+ /+++
<i>F. brachygibbosum</i> , FSaMSC	Перец (лист)	Томат, картофель	Н.д.
<i>F. sporotrichioides</i> , FSaMSC	Перец (плод)	Томат, картофель	Н.д.
<i>F. commune</i> , FTSC	Картофель (лист)	Томат, перец	+ / Н.д.
<i>F. arthrosporioides</i>	Картофель (клубни)	—	Н.д.
<i>Irpex lacteus</i>	Томат (плод)	—	Н.д./+++
<i>I. latemarginatus</i>	Томат (плод)	Перец	Н.д./+++
<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	Томат (плод)	—	Н.д./+
<i>Apiospora guangdongensis</i>	Баклажан (лист)	—	Н.д./+
<i>Geotrichum silvicola</i>	Томат (плод)	—	Н.д./+++

прим.: * – для видов рода *Fusarium* показан комплекс видов.

** – не вирулентен, + слабо агрессивен, ++ средне агрессивен, +++ сильно агрессивен. Подробнее о скорости роста на клубнях картофеля и плодах томата см. табл. 7, 10, 15, 16. Н.д. – нет данных.

Таблица 18. Виды, впервые обнаруженные в России на картофеле, томате, перце и баклажане при выполнении данной работы

Новые виды для России	Растение, с которого вид выделен в нашей работе	Страны, где виды уже были выделены с данных культур	Патогенность раневая, карт/том
<i>F. caeruleum</i>	Картофель (клубни)	США	н.д.
<i>F. clavum</i> , FIESC*	Томат (плод), баклажан (плод)	Иран, Италия, Португалия, Алжир	+ /+++
<i>F. avenaceum</i> , FTSC	Картофель (клубни)	США	н.д.
<i>F. redolens</i> , FRSC	Картофель (клубни)	США, Иран	н.д.
<i>F. sporotrichioides</i> , FSamSC	Картофель (клубни)	США	н.д.
<i>F. incarnatum</i> , FIESC	Картофель (листья)	Иран	+ /++
<i>F. equiseti</i> , FIESC	Картофель (листья)	Иран, Дания, США	+ /+++
<i>F. luffae</i> , FIESC	Томат (плод, стебель)	Китай	+ /++
<i>F. citri</i> , FIESC	Томат (плод)	Уганда	н.д. /++
<i>Colletotrichum nigrum</i>	Томат, перец, баклажан (плод)	Многие страны	+ /+
<i>Rhizoctonia</i> AG 5	Картофель (клубень)	Многие страны	н.д.
<i>Rhizoctonia</i> AG K	Картофель (стебли)	Многие страны	+++ /н.д.
<i>Rhizoctonia</i> AG F	Перец (корни)	Сербия, Турция	н.д.

См. прим. к таблице 17.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эффективность защиты растений зависит от многих факторов. Одним из основных является правильная идентификация возбудителей заболевания. Развитие новых технологий и методов анализа живых объектов в последнее время позволило упростить и уточнить определение видовой принадлежности фитопатогенов. Наряду с существующими были описаны новые виды, уточнены границы старых. Особенно хорошо изменения заметны на примере крупных родов, таких как *Fusarium*. Так, в 2024 году Taxonomy browser NCBI включал 37 видов комплекса *Fusarium incarnatum-equiseti* с бинарными латинскими названиями, из которых 32 были описаны в 2019 году и позже. Аналогичная ситуация и с другими распространенными на картофеле и томате видовыми комплексами: *Fusarium oxysporum* (FOSC) и *Fusarium fujikuroi* (FFSC). Из 29 видов FOSC с бинарными названиями 26 описаны в 2018 году и позднее, из примерно 80 видов FFSC – 31 описан после 2018 года. Границы ранее описанных видов также были пересмотрены.

При выполнении данной работы были выявлены 16 видов рода *Fusarium*, ранее неизвестных как патогены картофеля, томата, перца и баклажана, и еще 9 видов, ранее не отмеченных на вышеуказанных культурах в России (табл. 17, 18). Большинство из этих видов были описаны недавно; возможно, их наблюдали и ранее, но достоверно их определить позволили только молекулярные методы, разработанные в последние десятилетия. Благодаря методам молекулярной идентификации в нашей работе были выявлены различия между видами рода *Colletotrichum*, поражающими картофель (*C. coccodes*) и томат и перец (*C. nigrum*). В комплексном роде *Rhizoctonia* впервые в России обнаружены на клубнях картофеля штаммы группы AG 5. В стеблях картофеля и в корнях перца впервые в России были обнаружены двудерные ризоктонии групп AG K и AG F соответственно. Морфологических отличий между видами *C. coccodes* и *C. nigrum* и между разными AG группами *Rhizoctonia* не было выявлено.

Однако изменение видового состава фитопатогенов связано не только с изменением систематики и выделением новых видов из ранее существующих. Постоянно появляются сведения о паразитировании на культивируемых растениях видов, ранее считавшихся непатогенными или паразитировавшими на других растениях. Так, в процессе работы нами были выявлены виды рода *Irpex* (*I. lacteus* и *I. latemarginatus*) показавшие себя агрессивными патогенами томата. Ранее эти виды отмечались как непатогенные целлюлозолитики на мертвой древесине.

Выявление новых патогенов культурных растений приводит к необходимости изучения их особенностей, таких как восприимчивость к средствам защиты растений, агрессивность в отношении разных видов и сортов культурных растений, температурные оптимумы и экологические диапазоны развития. Новые знания о видовом составе фитопатогенов и их биологических особенностях позволят подобрать устойчивые к ним сорта, эффективные средства химической и биологической защиты, правильно организовать севообороты, агротехнические мероприятия и процесс хранения, уточнить прогнозы развития заболеваний и рекомендации по обработкам пестицидами и, в целом, увеличить урожайность и повысить качество продукции.

ВЫВОДЫ

1. Оптимально подобранные последовательности ДНК позволяют надёжно разделять виды внутри разных таксономических групп грибов. Виды рода *Fusarium* хорошо разделяются по последовательности гена фактора элонгации транскрипции *tefla*, для разделения видов *Colletotrichum coccodes* и *C. nigrum* хорошо подходят последовательности интронов генов глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы (*gaphd*) и актина (*act*), анастомозные группы *Rhizoctonia solani* разделяются по последовательностям участка ядерных рибосомных генов и межгенных транскрибируемых спейсеров ITS1-5,8S-ITS2.

2. Применение молекулярных методов анализа позволило выявить виды, патогенные для культивируемых пасленовых культур – томата, картофеля, перца и баклажана. Всего на них идентифицировано 72 вида из 24 родов: на томате – 28 видов, на картофеле – 43 вида, на перце – 15 видов, на баклажане – 8 видов.

3. Все 8 видов *Fusarium*, выявленные на томате, являются новыми для России, и 5 из них — новыми находками на томате в мире. На перце впервые в мире и России обнаружены 6 видов данного рода. На картофеле — 15 видов впервые в России (из них 9 видов впервые в мире).

4. Анализ встречаемости видов рода *Fusarium* показал, что на надземных частях томата преобладают виды из комплекса *Fusarium incarnatum-equiseti*, на перце — из комплекса *Fusarium fujikuroi*. На надземных частях картофеля преобладают виды комплексов *Fusarium incarnatum-equiseti* и *Fusarium fujikuroi*, на подземных (клубнях) — комплексов *Fusarium oxysporum* и *Fusarium sambucinum*.

5. Впервые на томате обнаружены ксилотрофные базидиомицеты видов *Phanerochaete chrysosporium*, *Irpex lacteus* и *I. latemarginatus*, способные вызывать заражение плодов.

6. Анализ видовой принадлежности изолятов рода *Colletotrichum*, выделенных с культивируемых паслёновых растений, показал, что *C. nigrum* выделялся с томата, баклажана и перца, и не был обнаружен на картофеле, в то

время как *C. coccodes* встречался преимущественно на клубнях и листьях картофеля (один изолят *C. coccodes* был выделен с плода томата).

7. Анализ компонент патогенности (вирулентность, скорость колонизации тканей) выявил сильные межштаммовые различия внутри видов, идентичных по культурально-морфологическим признакам и по последовательностям анализируемых участков ДНК. Поэтому оценку патогенности (вирулентности и агрессивности) следует проводить на выборках штаммов одного вида; оценка на единственном штамме не даст достоверных результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акосах Й. А., Марданова А. М. Характеристика микромицетов рода *Fusarium* – возбудителей увядания и сухой гнили картофеля //Симбиоз-Россия 2020. 2020. С. 24-28.
2. Анисимов Б. В., Белов Г. Л., Варищев Ю. А. и др. Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. / Ред.: С. Н. Еланский. М.: Картофелевод, 2009. 272 с.
3. Ахатов А. К. Мир томата глазами фитопатолога. //М.: КМК, 2010. 288 с.
4. Белосохов А. Ф., Ярмеева М. М., Миславский С. М., Курчаев М. Л., Долгов А. М., Албантов Г. П., Скоков Д. Н., Цинделиани А.А., Кокаева Л.Ю., Чудинова Е.М., Еланский С.Н. Микобиота клубней картофеля // Микология и фитопатология. 2023. Т. 57, № 2. С. 123-133.
5. Белосохов А.Ф., Ярмеева М.М., Еланский С.Н. Новые подходы к хранению рабочей коллекции чистых культур микромицетов в пробирках с использованием полиакрилата натрия // Современная микология в России. 2020. Т. 8. С. 54.
6. Благовещенская Е. Ю. Микологические исследования: Основы лабораторной техники //М.: ЛЕНАНД. 2017. 96 с.
7. Гагкаева Т. Ю. Значительные изменения в классификации грибов рода *Fusarium* //Успехи медицинской микологии. Учредители: "Общероссийская общественная организация" "Общественная национальная академия микологии". 2023. Т. 25. С. 54-59.
8. Гагкаева Т. Ю., Орина А. С., Трубин И. И., Гаврилова О. П., Хютти А. В. *Fusarium sambucinum* – возбудитель сухой гнили клубней картофеля //Вестник защиты растений. 2023. №. 3. С. 137-145.
9. Гагкаева Т. Ю., Орина А. С., Гаврилова О. П., Трубин И. И., Хютти А. В. Распространение фузариозной сухой гнили клубней картофеля в Российской Федерации //Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2025. Т. 26. №. 1. С. 98-106.
10. Ганнибал Ф. Б. Видовой состав, таксономия и номенклатура возбудителей альтернариоза листьев картофеля / Лаборатория микологии и фитопатологии им.

А. А. Ячевского ВИЗР. История и современность /Под ред. А. П. Дмитриева. СПб.: ВИЗР. 2007. С. 142-148.

11. Ганнибал Ф. Б., Орина А. С. Характеристика патогена томата *Alternaria tomatophila*, ранее не идентифицированного в России //Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. №. 1. С. 51-55.

12. Государственная Комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений (ФГБУ «Госсорткомиссия») [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://gossortrf.ru/>, свободный. Загл. с экрана. Яз. рус.

13. Еланский С. Н., Кокаева Л. Ю., Стацюк Н. В., Дьяков Ю. Т. Структура и динамика популяций *Phytophthora infestans* – возбудителя фитофтороза картофеля и томата //Защита картофеля. 2017. Т. 3. С. 3-44.

14. Еланский С. Н., Еланский А. С., Чудинова Е. М., Скоков Д. Н., Цинделиани А. А., Белосохов А. Ф., Ярмеева М. М. Виды рода *Fusarium* на клубнях картофеля и плодах томата в России // Современная микология в России / Под ред. Т. Гагкаевой, С. Н. Еланского, А. В. Куракова и др. Т. 10. Москва: Общероссийская общественная организация Общественная национальная академия микологии. 2024. С. 240-241.

15. Игнатов А. Н., Паныхева Ю. С., Воронина М. В., Васильев Д. М., Джалилов Ф. С. Динамика видового состава патогенов картофеля в европейской части РФ //Картофель и овощи. 2019. Т. 9. С. 28-32.

16. Казарцев И. А., Гомжина М. М., Гасич Е. Л., Хлопунова Л. Б., Ганнибал Ф. Б. Разнообразие грибов рода *Colletotrichum* на некоторых дикорастущих и культурных растениях//Микология и фитопатология. 2022. Т. 56. №. 2. С. 127-139.

17. Кокаева Л. Ю., Белов Г. Л., Белосохов А. Ф., Кутузова И. А., Чудинова Е. М., Еланский С. Н. Виды рода *Alternaria* и *Colletotrichum coccodes* в листьях картофеля в Европейской части России //Защита картофеля. 2017. №. 4. С. 27-32.

18. Котова В. В., Кунгурцева О. В. Антракноз сельскохозяйственных растений //Приложение к журналу «Вестник защиты растений» 2014. №11. 132 с.

19. Мотова М. В. Устойчивость томата, перца и баклажана к основным болезням в условиях защищенного грунта: автореф. дис. канд. биол. наук: 06.01.11 // М. В. Мотова. Санкт-Петербург: ВИЗР. 2007. 19 с.
20. Побединская М. А., Плуталов П. Н., Романова С. С., Кокаева Л. Ю., Николаев А. В., Александрова А. В., Еланский С. Н. Устойчивость возбудителей альтернариоза картофеля и томата к фунгицидам //Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. №. 6. С. 401-408.
21. Поликсенова В. Д. Микозы томата: возбудители заболеваний, устойчивость растений //Минск: БГУ. 2008. 159 с.
22. Полуэктова Е. В., Берестецкий А. О., Кутузова И. А., Кокаева Л. Ю., Ярмеева М. М., Хуснетдинова Т. И., Балабко П. Н., Курчаев М. Л., Еланский С. Н. Биологические свойства и чувствительность к фунгицидам штаммов *Colletotrichum coccodes* (Wallr.) S. Hughes различного географического происхождения //Проблемы агрохимии и экологии. 2021. №. 3-4. С. 45-54.
23. Попов С. Я., Смирнов А. Н. Новые данные по сохранности возбудителей болезней томата после перезимовки //Сельскохозяйственная биология. 2024. Т. 59. №. 3. С. 561-570.
24. Приходько Е. С., Смирнов А. Н. Вредоносность патоконплекса *Fusarium-Alternaria* в посадках картофеля //Картофель и овощи. 2019. №. 7. С. 27-28.
25. Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций. ФАОСТАТ [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.fao.org/home/ru/>, свободный. Загл. с экрана. Яз. рус.
26. Хютти А. В., Лазарев А. М. Фузариоз картофеля – причина потерь //Сельскохозяйственные вести. 2019. №. 3. С. 60-61.
27. Ярмеева М. М., Белосохов А. Ф., Чудинова Е. М., Еланский С. Н. Базидиальные грибы на растениях картофеля и томата //Экология грибов и грибоподобных организмов: факты, гипотезы, тенденции. 2023. С. 69.
28. Ярмеева М.М., Чудинова Е.М., Еланская А.С., Кокаева Л.Ю., Еланский С.Н. Грибы рода *Fusarium* на растениях томата в России // Микология и фитопатология. 2025. Т. 59. №. 2. С. 169-180.

29. Abd Elfatah H. A. S., Sallam N. M., Mohamed M. S., Bagy H. M. K. *Curvularia lunata* as new causal pathogen of tomato early blight disease in Egypt //Molecular Biology Reports. 2021. V. 48. №. 3. P. 3001-3006.
30. Abdallah M., F., De Boevre M., Landschoot S., De Saeger S., Haesaert G., Audenaert K. Fungal endophytes control *Fusarium graminearum* and reduce trichothecenes and zearalenone in maize //Toxins. 2018. V. 10. №. 12. Art. 493.
31. Abeywickrama P. D., Qian N., Jayawardena R. S., Li Y., Zhang W., Guo K., Zhang L., Zhang G., Yan J., Li X., Guo Z., Hyde K. D., Peng Y., Zhao W. Endophytic fungi in green manure crops; friends or foe? //Mycosphere. 2023. V. 14. №. 1. P. 1-106.
32. Agrios G. N. Plant diseases caused by fungi //Plant pathology. 2005. P. 385-614.
33. Ali A., Bordoh P. K., Singh A., Siddiqui Y., Droby S. Post-harvest development of anthracnose in pepper (*Capsicum* spp): Etiology and management strategies //Crop protection. 2016. V. 90. P. 132-141.
34. Atkins S. D., Clark I. M., Sosnowska D., Hirsch P. R., Kerry B. R. Detection and quantification of *Plectosphaerella cucumerina*, a potential biological control agent of potato cyst nematodes, by using conventional PCR, real-time PCR, selective media, and baiting //Applied and Environmental Microbiology. 2003. V. 69. №. 8. P. 4788-4793.
35. Avis T. J., Bélanger R. R. Mechanisms and means of detection of biocontrol activity of *Pseudozyma* yeasts against plant-pathogenic fungi //FEMS Yeast Research. 2002. V. 2. №. 1. P. 5-8.
36. Avis T. J., Caron S., Boekhout T., Hamelin R.C., Bélanger R.R. Molecular and physiological analysis of the powdery mildew antagonist *Pseudozyma flocculosa* and related fungi // Phytopathology. 2001. V. 91(3). P. 249-254.
37. Azil N., Stefańczyk E., Sobkowiak S., Chihat S., Bouregghda H., Śliwka J. Identification and pathogenicity of *Fusarium* spp. associated with tuber dry rot and wilt of potato in Algeria //European Journal of Plant Pathology. 2021. V. 159(3). P. 495-509.
38. Bao J. R., Fravel D. R., O'Neill N. R., Lazarovits G., Berkum P. V. Genetic analysis of pathogenic and nonpathogenic *Fusarium oxysporum* from tomato plants //Canadian Journal of Botany. 2002. V. 80. №. 3. P. 271-279.

39. Baral D., Thapa S., Saha J. First report of *Curvularia alcornii* as a plant pathogen causing post-harvest rot of tomatoes //New Disease Reports. 2022. V. 45. №. 2. Art. 12078.
40. Baxter A. P., Van der Westhuizen G. C. A., Eicker A. Morphology and taxonomy of South African isolates of *Colletotrichum* //South African Journal of Botany. 1983. V. 2. №. 4. P. 259-289.
41. Baxter A. P., Van der Westhuizen G. C. A., Eicker A. Review of literature on the taxonomy, morphology and biology of the fungal genus *Colletotrichum* //Phytophylactica. 1985. V. 17. №. 1. P. 15-18.
42. Beckman C. H. The nature of wilt diseases of plants. APS press, 1987.
43. Belosokhov A., Yarmeeva M., Kokaeva L., Chudinova E., Mislavskiy S., Elansky S. *Trichocladium solani* sp. nov. – A new pathogen on potato tubers causing yellow rot //Journal of Fungi. 2022. V. 8. №. 11. Art. 1160.
44. Belov G. L., Belosokhov A. F., Kutuzova I. A., Statsyuk N. V., Chudinova E. M., Alexandrova A. V., Kokaeva L. Y., Elansky S. N. *Colletotrichum coccodes* in potato and tomato leaves in Russia //Journal of plant diseases and protection. 2018. V. 125. P. 311-317.
45. Bhunjun C. S., Phukhamsakda C., Jayawardena R. S., Jeewon R., Promptutha I., Hyde K. D. Investigating species boundaries in *Colletotrichum* //Fungal Diversity. 2021. V. 107. P. 107-127.
46. Binder M., Larsson K. H., Matheny P. B., Hibbett D. S. Amylocorticiales ord. nov. and Jaapiales ord. nov.: early diverging clades of Agaricomycetidae dominated by corticioid forms // Mycologia. 2010. V. 102(4). P. 865-880.
47. Blakeman J. P., Hornby D. The persistence of *Colletotrichum coccodes* and *Mycosphaerella ligulicola* in soil, with special reference to sclerotia and conidia //Transactions of the British Mycological Society. 1966. V. 49. №. 2. P. 227-240.
48. Booth C. The genus *Fusarium* //Surrey: Commonwealth Mycological Institute, Kew, UK. 1971. 237 pp.

49. Boyette C. D., Hoagland R. E., Stetina K. C. Bioherbicide enhancement and host range expansion of a mycoherbicide fungus via formulation approaches //Biocontrol Science and Technology. 2018. V. 28. №. 3. P. 307-315.
50. Brahim M., Boukhalfa K., Moussaoui A. Deep learning for tomato diseases: classification and symptoms visualization //Applied Artificial Intelligence. 2017. V. 31. №. 4. P. 299-315.
51. Cabrera L., Rojas P., Rojas S., Pardo-De la Hoz C.J., Mideros M.F., Danies G., Lopez-Kleine L., Jiménez P., Restrepo S. Most *Colletotrichum* species associated with tree tomato (*Solanum betaceum*) and mango (*Mangifera indica*) crops are not host-specific //Plant pathology. 2018. V. 67. №. 5. P. 1022-1030.
52. Cai L., Hyde K. D., Taylor P. W. J., Weir B., Waller J., Abang M. M., Zhang J. Z., Yang Y. L., Phoulivong S., Liu Z. Y., Shivas R. G. A polyphasic approach for studying *Colletotrichum* //Fungal Diversity. 2009. V. 39. №. 1. P. 183-204.
53. Çakır E., Karahan A., Kurbetli İ. Involvement of *Colletotrichum coccodes* causing atypical symptoms of potato tubers in Turkey //Journal of Plant Diseases and Protection. 2019. V. 126. №. 2. P. 173-176.
54. Cannon P. F., Bridge P. D., Monte E. Linking the past, present and future of *Colletotrichum* systematics. In: Prusky D, Freeman S, Dickman MB (eds) *Colletotrichum: host specificity, pathology and host-pathogen interaction*. APS Press, St. Paul. 2000. P. 1-20.
55. Cannon P. F., Damm U., Johnston P. R., Weir B. S. *Colletotrichum*: current status and future directions //Studies in mycology. 2012. V. 73. №. 1. P. 181-213.
56. Carbone I., Kohn L. M. A method for designing primer sets for speciation studies in filamentous ascomycetes //Mycologia. 1999. V. 91. №. 3. P. 553-556.
57. Centraalbureau voor Schimmel-cultures (CBS-KNAW) Fungal Biodiversity Center [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.cbs.knaw.nl/fusarium/>, свободный. Загл. с экрана. Яз. англ.
58. Chang J., Crous P. W., Ades P. K., Wang W., Liu F., Damm U., Vagnefi N., Taylor P. W. Potato leaf infection caused by *Colletotrichum coccodes* and *C. nigrum* //European Journal of Plant Pathology. 2024. P. 1-5.

59. Chang Y.D., Bin D.U., Ling W.A., Pei J.I., Xie Y.J., Li X.F., Li Z.G., Wang J.M. A study on the pathogen species and physiological races of tomato *Fusarium* wilt in Shanxi, China //Journal of Integrative Agriculture. 2018. V. 17 (6). P. 1380-1390.
60. Chen C. C., Chen C. Y., Wu S. H. Species diversity, taxonomy and multi-gene phylogeny of phlebioid clade (Phanerochaetaceae, Irpicaceae, Meruliaceae) of Polyporales //Fungal Diversity. 2021. V. 111. №. 1. P. 337-442.
61. Chen Y, Su P, Hyde K, Maharachchikumbura S. Phylogenomics and diversification of Sordariomycetes. Mycosphere. 2023. V. 14. №. 1. P. 414-451.
62. Chohan S., Perveen R., Mehmood M. A., Rehman A. U. Fungi colonizing different parts of tomato plant (*Lycopersicon lycopersicum* (L.) Karst.) in Pakistan //Pakistan Journal of Phytopathology. 2016. V. 28. №. 1. P. 25-33.
63. Christian C. L., Rosnow J., Woodhall J. W., Wharton P. S., Duellman K. M. Pathogenicity of *Fusarium* Species Associated with Potato Dry Rot in the Pacific Northwest of the United States //Plant Disease. 2024. №. ja.
64. Chudinova E. M., Kokaeva L. Y., Elansky S. N., Kutuzova I. A., Pertsev A. S., Pobendinskaya M. A. The occurrence of thiabendazole-resistant isolates of *Helminthosporium solani* on potato seed tubers in Russia //Journal of Plant Diseases and Protection. 2020. V. 127. P. 421-423.
65. Chudinova E. M., Shkunkova T. A., Elansky S. N. Fungal pathogens of tomato in South-Western Russia (Krasnodar territory) //Вестник защиты растений. 2020. Т. 103. №. 3. С. 210-212.
66. Ciofini A., Negrini F., Baroncelli R., Baraldi E. Management of post-harvest anthracnose: current approaches and future perspectives //Plants. 2022. V. 11. №. 14. Art. 1856.
67. Crous P. W. et al. CBS Laboratory Manual Series //CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, The Netherlands. 2009.
68. Crous P.W. et al. Thines *Fusarium*: more than a node or a foot-shaped basal cell //Studies in mycology. 2021. V. 98. Art. 100116.

69. Daami-Remadi M., Jabnoun-Khiareddine H., Ayed F., El-Mahjoub M. Effect of temperature on aggressivity of Tunisian *Fusarium* species causing potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber dry rot //Journal of Agronomy. 2006. V. 5(2). P. 350–355.
70. Damm U., Cannon P. F., Woudenberg J. H. C., Crous P. W. The *Colletotrichum acutatum* species complex //Studies in mycology. 2012. V. 73. P. 37-113.
71. Damm U., Woudenberg J. H. C., Cannon P. F., Crous P. W. *Colletotrichum* species with curved conidia from herbaceous hosts //Fungal Diversity. 2009. V. 39. 45.
72. Dandurand L. M., Knudsen G. R. Effect of the trap crop *Solanum sisymbriifolium* and two biocontrol fungi on reproduction of the potato cyst nematode, *Globodera pallida* //Annals of Applied Biology. 2016. V. 169. №. 2. P. 180-189.
73. Debbarma R., Kamil D., Maya Bashyal B., Choudhary S. P., Thokla P. First report of root rot disease on *Solanum lycopersicum* L. caused by *Fusarium vanettenii* in India //Journal of Phytopathology. 2021. V. 169(11-12). P. 752-756.
74. Demers J. E., Gugino B. K., Jiménez-Gasco M. M. Highly diverse endophytic and soil *Fusarium oxysporum* populations associated with field-grown tomato plants //Applied and environmental microbiology. 2015. V. 81. №. 1. P. 81-90.
75. Dhara B., Banerjee S., Maity A., Ghosh U., Hazra A., Mitra A. K. First report of *Alternaria aungustiovoidea* mediated leaf anomalies in *Abelmoschus esculentus* in Greater Kolkata, India //Vegetos. 2024. P. 1-11.
76. Dhaval P., Faraaz M., Dholu D., Shete P.P. Early blight (*Alternaria solani*) etiology, morphology, epidemiology and management of tomato: Review article // The Pharma Innovation Journal. 2021. V. 10. P. 14231428.
77. Dimayacyac D. A., Balendres M. A. First report of *Colletotrichum nymphaeae* causing post-harvest anthracnose of tomato in the Philippines //New Disease Reports. 2022. V. 46. №. 2. Art. 12125.
78. Dobbs J. T. et al. Fusarioid community diversity associated with conifer seedlings in forest nurseries across the contiguous USA / Dobbs J. T., Kim M. S., Reynolds et al. //Frontiers in Plant Science. 2023. V. 14. Art. 1104675.
79. Domsch K. H. Compendium of soil fungi. Volume 1. Academic Press (London) Ltd., 1980. 672 pp.

80. Dos Santos Vieira W. A., Bezerra P. A., da Silva A. C., Veloso J. S., Câmara M. P. S., Doyle V. P. Optimal markers for the identification of *Colletotrichum* species //Molecular phylogenetics and evolution. 2020. V. 143. Art. 106694.
81. Du M., Ren X., Sun Q., Wang Y., Zhang R. Characterization of *Fusarium* spp. causing potato dry rot in China and susceptibility evaluation of Chinese potato germplasm to the pathogen //Potato Research. 2012. V. 55. P. 175-184.
82. Elansky A. S., Mislavskiy S. M., Chudinova E. M., Kokaeva L. Y., Elansky S. N., Denisova E. E., Ilichev I. A., Belosokhov A. F., Bamutaze Y., Musinguzi P., Opolot E., Krasilnikov P. V. *Fusarium* species affecting potato tubers and tomato fruits in Uganda // Микология и фитопатология. 2024. Т. 58. № 2. С. 163174.
83. El-Hasan A., Ngatia G., Link T. I., Voegelé R. T. Isolation, identification, and biocontrol potential of root fungal endophytes associated with Solanaceous plants against potato late blight (*Phytophthora infestans*) //Plants. 2022. V. 11. №. 12. Art. 1605.
84. Ellis M. B. Dematiaceous hyphomycetes // Kew: Commonwealth Mycological Institute. 1971.
85. Engalycheva I., Kozar E., Frolova S., Vetrova S., Tikhonova T., Dzhos E., Engalychev M., Chizhik V., Martynov V., Shingaliev A., Dudnikova K., Dudnikov M., Kostanchuk Y. *Fusarium* Species Causing Pepper Wilt in Russia: Molecular Identification and Pathogenicity //Microorganisms. 2024. V. 12. №. 2. Art. 343.
86. EPPO Global Database [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://gd.eppo.int/>, свободный. Загл. с экрана. Яз. англ.
87. Farber C., Mahnke M., Sanchez L., Kurouski D. Advanced spectroscopic techniques for plant disease diagnostics. A review //TrAC Trends in Analytical Chemistry. 2019. V. 118. P. 43-49.
88. Feng X., Li S. P., Lu Y. F., Zhang J. J., Zhu Y. Y., Li Y., He X. H. *Bjerkandera adusta* M1 inhibits the growth of *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* and fusarium wilt incidence in *Brassica napus* L //Journal of Plant Pathology. 2021. V. 103. P. 483-491.
89. Fiers M., Chatot C., Edel-Hermann V., Le Hingrat Y., Konate A. Y., Gautheron N., Guillery E., Alabouvette C., Steinberg, C. Diversity of microorganisms associated

with atypical superficial blemishes of potato tubers and pathogenicity assessment //European journal of plant pathology. 2010. V. 128. №. 3. P. 353-371.

90. Filippov A. V., Kuznetsova M. A., Rogozhin A. N., Spiglazova S. Y., Smetanina T. I., Derenko T. A., Statsyuk N. V. Efficacy of the VNIIFBlight decision support system in the control of potato late blight in Russia //PPO-Special Report. 2009. V. 13. P. 243-250.

91. Fourie G., Steenkamp E. T., Ploetz R. C., Gordon T. R., Viljoen A. Current status of the taxonomic position of *Fusarium oxysporum* formae specialis *cubense* within the *Fusarium oxysporum* complex //Infection, Genetics and Evolution. 2011. V. 11. №. 3. P. 533-542.

92. Freeman S., Shalev Z., Katan J. Survival in soil of *Colletotrichum acutatum* and *C. gloeosporioides* pathogenic on strawberry //Plant Disease. 2002. V. 86. №. 9. P. 965-970.

93. Freire F. C. O., Kozakiewicz Z., Paterson R. R. M. Mycoflora and mycotoxins in Brazilian black pepper, white pepper and Brazil nuts //Mycopathologia. 2000. V. 149. №. 1. P. 13-19.

94. FUSARIOID-ID database [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://isolate.fusariumdb.org/>, свободный. Загл. с экрана. Яз. англ.

95. Gaire S. P., Zhou X. G., Jo Y. K. Sterile white basidiomycete fungus *Marasmius graminum*: a new pathogen causing seedling blight in rice //Plant Disease. 2021. V. 105. №. 3. P. 702-702.

96. Gannibal P. B., Lawrence D. P. Distribution of *Alternaria* species among sections. 6. Species formerly assigned to genus *Ulocladium* //Mycotaxon. 2018. V. 133. №. 2. P. 293-299.

97. Gannibal P. B., Orina A. S. An electronic key for identification of *Alternaria* fungi common in Russia //Микология и фитопатология. 2022. Т. 56. №. 6 С. 431-440.

98. Gao M. L., Beltran M., Delgado J.C., Valdivia A.G. et al. First report of *Fusarium equiseti* causing root and crown rot in tomato in Mexico //Plant Disease. 2023. V.107. Art. 2542.

99. Gao M. L., Luan Y. S., Yu H. N. et al. First report of tomato leaf spot caused by *Fusarium proliferatum* in China //Canadian Journal of Plant Pathology. 2016. V.38 (3). P. 400-404.
100. Garibaldi A., Gilardi G., Baudino M., Ortu G., Gullino M. L. *Colletotrichum coccodes*: a soil-borne pathogen dangerous to a pepper rootstock in Italy //Journal of Plant Pathology. 2012. V. 94. №. 4.
101. Gavrilova O., Orina A., Trubin I., Gagkaeva T. Identification and Pathogenicity of *Fusarium* Fungi Associated with Dry Rot of Potato Tubers //Microorganisms. 2024. V. 12. №. 3. Art. 598.
102. Ge Z. W., Yang Z. L., Zhang P., Matheny P. B., Hibbett, D. S. *Flammulina* species from China inferred by morphological and molecular data // Fungal Diversity, 2008. V. 32(2). P. 59-68.
103. Geiser D. M. et al. Phylogenomic analysis of a 55.1-kb 19-gene dataset resolves a monophyletic *Fusarium* that includes the *Fusarium solani* species complex / D. M. Geiser, A. M Al-Hatmi, T. Aoki, et al. //Phytopathology. 2021. V. 111. №. 7. P. 1064-1079.
104. Geiser D. M., del Mar Jiménez-Gasco M., Kang S., Makalowska I., Veeraraghavan N., Ward T. J., Zhang N., Kulda G. A., O'Donnell, K. FUSARIUM-ID v. 1.0: a DNA sequence database for identifying *Fusarium* //European Journal of Plant Pathology. 2004. V. 110. №. 5. P. 473-479.
105. Genbank Database, National Center for Biotechnology Information [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>, свободный. Загл. с экрана. Яз. англ.
106. Gherbawy Y. A., Hussein M. A., El-Dawy E. G., Hassany N. A., Alamri S. A Identification of *Fusarium* spp. associated with potato tubers in upper Egypt by morphological and molecular characters //Asian Journal of Biochemistry, Genetics and Molecular Biology. 2019. V. 2. №. 3. P. 1-14.
107. Gherbawy Y. A., Hussein M. A., Hassany N. A., Shebany Y. M., Hassan S., El-Dawy E. G. Phylogeny and pathogenicity of *Fusarium solani* species complex (FSSC)

- associated with potato tubers //Journal of Basic Microbiology. 2021. V. 61(12). P. 1133-1144.
108. Gilardi G., Matic S., Guarnaccia V., Garibaldi A., Gullino M. L. First report of *Fusarium clavum* causing leaf spot and fruit rot on tomato in Italy //Plant Disease. 2021. V. 105. №. 8. Art. 2250.
109. Glass N. L., Donaldson G. C. Development of primer sets designed for use with the PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes //Applied and environmental microbiology. 1995. V. 61. №. 4. P. 1323-1330.
110. Gondal A. S., Rauf A., Naz F. Anastomosis Groups of *Rhizoctonia solani* associated with tomato foot rot in Pothohar Region of Pakistan //Scientific reports. 2019. V. 9. №. 1. Art. 3910.
111. Guevara-Suarez M., Cárdenas M., Jiménez P., Afanador-Kafuri L., Restrepo S. *Colletotrichum* species complexes associated with crops in Northern South America: a review //Agronomy. 2022. V. 12. №. 3. Art. 548.
112. Hadden J. F., Black L. L. Anthracnose of pepper caused by *Colletotrichum* spp. Tomato and pepper production in the tropics //International Symposium on Integrated Management Practices 21-26 Mar 1988 Tainan (Taiwán) Asian Vegetable Research and Development Center, Shanhua (Taiwán). 1989. P. 189-199.
113. Ham H., Kim S., Kim M. H., Lee S., Hong S. K., Ryu J. G., Lee T. Mycobiota of ground red pepper and their aflatoxigenic potential //Journal of Microbiology. 2016. V. 54. P. 832-837.
114. Hamini-Kadar N., Edel-Hermann V., Gautheron N., Steinberg C. First report of *Fusarium commune* and *Fusarium redolens* causing crown and root rot on tomato in Algeria //New Disease Reports. 2010. V. 22(3).
115. Hammami W., Quiroga Castro C., Remus-Borel W., Labbe C., Belanger R. R. Ecological Basis of the Interaction between *Pseudozyma flocculosa* and Powdery Mildew Fungi. //Applied and environmental microbiology. 2011. V. 77. P. 926–933.
116. Han S. L., Wang M. M., Ma Z. Y., Raza M., Zhao P., Liang J. M., Gao M., Li Y. J., Wang J. W., Hu D. M., Cai L. *Fusarium* diversity associated with diseased cereals in

- China, with an updated phylogenomic assessment of the genus //Studies in Mycology. 2023. V. 104. №. 1. P. 87-148.
117. Hay F. S. Strickland D., Maloney E., Hoepting C., Pethybridge S. J. Anthracnose of onion caused by *Colletotrichum coccodes* in New York //Plant Disease. 2016. V. 100. №. 10. P. 2171-2171.
118. Homolka L. Methods of Cryopreservation in Fungi // Laboratory Protocols in Fungal Biology. 2013. P. 916.
119. Huang R. X., Zhao C. L. Three new species of *Phlebia* (Polyporales, Basidiomycota) based on the evidence from morphology and DNA sequence data // Mycological Progress, 2020. V. 19. P. 753-767.
120. Hyde K. D. Cai L., Cannon P. F., Crouch J. A., Crous P. W., Damm U., Goodwin P., Chen H., Johnston P., Jones E., Shivas R. G., Tan Y. P. *Colletotrichum* — names in current use //Fungal Diversity. 2009a. V. 39. №. 1. P. 147-182.
121. Hyde K. D. Cai L., McKenzie E. H. C., Yang Y. L., Zhang J. Z., Prihastuti H. *Colletotrichum*: a catalogue of confusion //Fungal Diversity. 2009b. V. 39. №. 1. P. 1-17.
122. Ilić R., Ilić R., Blagojević J., Bagi F., Konstantin Đ., Trkulja V., Trkulja N., Popović Milovanović T. First report of *Colletotrichum nigrum* causing tomato anthracnose in Serbia //Plant Protection Science. 2024. P. 305-309.
123. Imazaki I., Kadota I. Molecular phylogeny and diversity of *Fusarium* endophytes isolated from tomato stems //FEMS microbiology ecology. 2015. V. 91. №. 9. P. 1-16.
124. Jain A., Sarsaiya S., Wu Q., Lu Y., Shi J. A review of plant leaf fungal diseases and its environment speciation //Bioengineered. 2019. V. 10. №. 1. P. 409-424.
125. Jayawardena R. S., Bhunjun C. S., Hyde K. D., Gentekaki E., Itthayakorn P. *Colletotrichum*: lifestyles, biology, morpho-species, species complexes and accepted species //Mycosphere. 2021. V. 12. №. 1. P. 519-669.
126. Jayawardena R. S., Hyde K. D., Damm U., Cai L., Liu M., Li X. H., Zhang W., Zhao W.S., Yan J. Y. Notes on currently accepted species of *Colletotrichum* //Mycosphere. 2016. V. 7. №. 8. P. 1192-1260.

127. Jones J.P., Stall R.E., Zitter T.A. Compendium of tomato diseases. //APS Press: Saint Paul, MN, USA. 1991. 73 pp.
128. Kitamoto H. The phylloplane yeast *Pseudozyma*: a rich potential for biotechnology. //FEMS Yeast Research. 2019. Vol. 19(5). foz053.
129. Kochkina G. A., Ivanushkina N. E., Lupachev A. V., Starodumova I. P., Vasilenko O. V., Ozerskaya S. M. Diversity of mycelial fungi in natural and human-affected Antarctic soils // Polar Biology. 2019. V. 42 P. 47-64.
130. Kokaeva L. Y., Berezov Y. I., Chudinova E. M., Elansky S. N. Analysis of fungal diversity on *Solanum dulcamara* and *S. tuberosum* leaves by sequencing of cloned PCR-amplified ITS rDNA //PPO-Special Report. 2018. V. 18. P. 217-222.
131. Kokaeva L. Y., Yarmeeva M. M., Kokaeva Z. G., Chudinova E. M., Balabko P. N., Elansky S. N. Phylogenetic study of *Alternaria* potato and tomato pathogens in Russia //Diversity. 2022. V. 14. №. 8. Art. 685.
132. Kokaeva L., Chudinova E., Berezov A., Yarmeeva M., Balabko P., Belosokhov A., Elansky S. Fungal diversity in tomato (*Solanum lycopersicum*) leaves and fruits in Russia //Journal of Central European Agriculture. 2020. V. 21. №. 4. P. 809-816.
133. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms //Molecular biology and evolution. 2018. V. 35. №. 6. Art. 1547.
134. Kuznetsova M. A., Spiglazova, S. Y., Rogozhin, A. N., Smetanina, T. I., Filippov, A. V. A new approach to measure potato susceptibility to *Phytophthora infestans*, a causal organism of the late blight //PPO-Special Report. 2014. №. 16. P. 223-232.
135. Kuznetsova, M. A., Ulanova, T. I., Rogozhin, A. N., Smetanina, T. I., & Filippov, A. V. Role of oospores in the overwintering and year-on-year development of the late blight pathogen on tomato and potato //PPO Spec. Rep. 2010. V. 14. P. 223-230.
136. Lawrence D. P., Gannibal P. B., Peever T. L., Pryor B. M. The sections of *Alternaria*: formalizing species-group concepts //Mycologia. 2013. V. 105. №. 3. P. 530-546.
137. Lawrence D. P., Rotondo F., Gannibal P. B. Biodiversity and taxonomy of the pleomorphic genus *Alternaria* //Mycological Progress. 2016. V. 15. №. 1. P. 1-22.

138. Lee S. O., Kim H. Y., Choi G. J., Lee H. B., Jang K. S., Choi Y. H., Kim J. C. Mycofumigation with *Oxyporus latemarginatus* EF069 for control of postharvest apple decay and Rhizoctonia root rot on moth orchid //Journal of Applied Microbiology. 2009. V. 106. №. 4. P. 1213-1219.
139. Lehtonen M. T., Marttinen E. M., Akita M., Valkonen J. P. Fungi infecting cultivated moss can also cause diseases in crop plants //Annals of applied biology. 2012. V. 160. №. 3. P. 298-307.
140. Leslie J. F., Summerell B. A. The *Fusarium* laboratory manual //John Wiley & Sons. 2008. 388 pp.
141. Li S., Yuan R., Tian C. Morphological and phylogenetic analyses reveal three new species of *Apiospora* in China //MycologyKeys. 2023. V. 99. Art. 297.
142. Liao C., Senanayake I. C., Dong W., Thilini Chethana K. W., Tangtrakulwanich K., Zhang Y., Doilom M. Taxonomic and phylogenetic updates on *Apiospora*: Introducing four new species from Wurfbainia villosa and grasses in China //Journal of Fungi. 2023. V. 9. №. 11. Art. 1087.
143. Liu F., Cai L., Crous P. W., Damm U. Circumscription of the anthracnose pathogens *Colletotrichum lindemuthianum* and *C. nigrum* //Mycologia. 2013. V. 105. №. 4. P. 844-860.
144. Liu F., Hyde K. D., Cai L. Neotypification of *Colletotrichum coccodes*, the causal agent of potato black dot disease and tomato anthracnose //Mycology. 2011. V. 2. №. 4. P. 248-254.
145. Liu F., Ma Z. Y., Hou L. W., Diao Y. Z., Wu W. P., Damm U., Song S., Cai L. Updating species diversity of *Colletotrichum*, with a phylogenomic overview //Studies in Mycology. 2022. V. 101. №. 1. P. 1-56.
146. Liu S. L., Wang X. W., Li G. J., et al. Fungal diversity notes 1717–1817: Taxonomic and phylogenetic contributions on genera and species of fungal taxa // Fungal Diversity, 2024. V. 124(1). P. 1-216.
147. Liu S., Chen Y. Y., Sun Y. F., He X. L., Song C. G., Si J., Liu D.-M., Gates G., Cui B. K. Systematic classification and phylogenetic relationships of the brown-rot fungi within the Polyporales // Fungal diversity, 2023. V. 118(1). P. 1-94.

148. Liu S., Han M. L., Xu T. M., Wang Y., Wu D. M., Cui B. K. Taxonomy and phylogeny of the *Fomitopsis pinicola* complex with descriptions of six new species from east Asia // *Frontiers in Microbiology*. 2021. V. 12. 644979.
149. Lombard L., Sandoval-Denis M., Lamprecht S. C., Crous P. W. Epitypification of *Fusarium oxysporum* – clearing the taxonomic chaos // *Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*. 2019. V. 43. №. 1. P. 1-47.
150. Lukyanenko A. N. Disease resistance in tomato // *Genetic improvement of tomato*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. 1991. P. 99-119.
151. Mamaghani N. A. Masiello M., Somma S., Moretti A., Saremi H., Haidukowski M., Altomare C. Endophytic *Alternaria* and *Fusarium* species associated to potato plants (*Solanum tuberosum* L.) in Iran and their capability to produce regulated and emerging mycotoxins // *Heliyon*. 2024. V. 10. №. 5.
152. Manova V. Stoyanova Z., Rodeva R., Boycheva I., Korpelainen H., Vesterinen E., Wirta H., Bonchev G. Morphological, Pathological and Genetic Diversity of the *Colletotrichum* Species, Pathogenic on Solanaceous Vegetable Crops in Bulgaria // *Journal of Fungi*. 2022. V. 8. №. 11. Art. 1123.
153. Manzotti A., Bergna A., Burow M., Jørgensen H. J., Cernava T., Berg G., Collinge D. B., Jensen B. Insights into the community structure and lifestyle of the fungal root endophytes of tomato by combining amplicon sequencing and isolation approaches with phytohormone profiling // *FEMS microbiology ecology*. 2020. V. 96. №. 5. Art. fiae052.
154. Marcou S., Wikström M., Ragnarsson S., Persson L., Höfte M. Occurrence and Anastomosis Grouping of *Rhizoctonia* spp. Inducing Black Scurf and Greyish-White Felt-Like Mycelium on Carrot in Sweden // *Journal of Fungi*. 2021. V. 7. №. 5. Art. 396.
155. Marin-Felix Y. Genera of phytopathogenic fungi: GOPHY 3 /Marin-Felix Y., Hernández-Restrepo M., Iturrieta-González I. et al. // *Studies in mycology*. 2019. V. 94. P. 1-124.
156. Martinuz A., Schouten A., Sikora R. A. Post-infection development of *Meloidogyne incognita* on tomato treated with the endophytes *Fusarium oxysporum* strain Fo162 and *Rhizobium etli* strain G12 // *BioControl*. 2013. V. 58. №. 1. P. 95-104.

157. McGovern R. J. Management of tomato diseases caused by *Fusarium oxysporum* //Crop Protection. 2015. V. 73. P. 78-92.
158. Moine L. M., Labbé C., Louis-Seize G., Seifert K. A., Bélanger R. R Identification and detection of *Fusarium striatum* as a new record of pathogen to greenhouse tomato in northeastern America //Plant disease. – 2014. V. 98 (3). P. 292-298.
159. Morris W. L., Taylor M. A. The solanaceous vegetable crops: Potato, tomato, pepper, and eggplant. 2017.
160. Murad N. B. A., Kusai N. A., Zainudin N. A. I. M. Identification and diversity of *Fusarium* species isolated from tomato fruits //Journal of Plant Protection Research. 2016. V. 56. P. 231-236.
161. Mycology and Nematology Genetic Diversity and Biology Laboratory: Beltsville, MD [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://nt.ars-grin.gov/fungaldatabases/> Загл. с экрана. Яз. англ.
162. Nakashima K., Tomida J., Hirai T., Kawamura Y., Inoue M. Sesquiterpenes with new carbon skeletons from the basidiomycete *Phlebia tremellosa* //Journal of natural medicines. 2019. V. 73. P. 480-486.
163. Newcombe G., Campbell J., Griffith D., Baynes M., Launchbaugh K., Pendleton R. Revisiting the life cycle of dung fungi, including *Sordaria fimicola* //PLoS One. 2016. V. 11. №. 2. Art. 147425.
164. Nguyen V. Q. H., Tran T. T., Tran L.T., Nguyen T.T., Pham T.T., Hoang Q.T., Pham T.T. Identification of fungal species associated with chilli fruit disease in North-Central Vietnam //Journal of Plant Pathology. 2024. V. 106 (2). P. 507-526.
165. Nikitin M., Deych K., Grevtseva I., Girsova N., Kuznetsova M., Pridannikov M., Dzhavakhiya V., Statsyuk N., Golikov A. Preserved microarrays for simultaneous detection and identification of six fungal potato pathogens with the use of real-time PCR in matrix format //Biosensors. 2018. V. 8. №. 4. Art. 129.
166. Nirenberg H. Unterstructure uber die morphologische und biologische differenzierung in der *Fusarium*-Sektion *Liseola* //Mitteilungen aus der Biologischen Bundesansatlt fur Landund Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem. 1976. V. 169. P. 11-17.

167. O'Donnell K. et al. DNA sequence-based identification of *Fusarium*: A work in progress / O'Donnell, K., Whitaker, B. K., Laraba, I. et al. //Plant disease. 2022. V. 106. №. 6. P. 1597-1609.
168. O'Donnell K. et al. No to *Neocosmospora*: phylogenomic and practical reasons for continued inclusion of the *Fusarium solani* species complex in the genus *Fusarium*/ O'Donnell K., Al-Hatmi A. M., Aoki et al. //Mycosphere. 2020. V. 5(5). e00810-20
169. O'Donnell K., Kistler H. C., Cigelnik E., Ploetz R. C. Multiple evolutionary origins of the fungus causing Panama disease of banana: concordant evidence from nuclear and mitochondrial gene genealogies //Proceedings of the National Academy of Sciences. 1998. V. 95. №. 5. P. 2044-2049.
170. O'Donnell K., Ward T. J., Robert V. A., Crous P. W., Geiser D. M., Kang S. DNA sequence-based identification of *Fusarium*: current status and future directions //Phytoparasitica. 2015. V. 43. P. 583-595.
171. O'Donnell K. et al. Internet-accessible DNA sequence database for identifying fusaria from human and animal infections / O'Donnell K., Sutton D. A., Rinaldi M. G. et al. //Journal of Clinical Microbiology. 2010. V. 48. №. 10. P. 3708-3718.
172. O'Donnell K., Sutton D.A., Rinaldi M.G., Gueidan C., Crous P.W., Geiser D.M. Novel multilocus sequence typing scheme reveals high genetic diversity of human pathogenic members of the *Fusarium incarnatum*-*F. equiseti* and *F. chlamydosporum* species complexes within the United States //Journal of Clinical Microbiology. 2009. V. 47 (12). P. 3851-3861.
173. Okorley B. A., Ravnskov S., Brentu F. C., Offei S. K. Characterisation of *Fusarium* and *Neocosmospora* species associated with crown rot and wilt of African eggplant (*Solanum aethiopicum*) in Ghana //Journal of Phytopathology. 2024. V. 172(5). Art. 13393.
174. Okungbowa F. I., Shittu H. O. *Fusarium* wilts: An overview //Environ. Res. J. 2012. V. 6. №. 2. P. 83-102.
175. Panno S., Davino S., Caruso A.G., Bertacca S., Crnogorac A., Mandić A., Noris E., Matic S. A review of the most common and economically important diseases that

- undermine the cultivation of tomato crop in the mediterranean basin //Agronomy. 2021. V. 11 (11). Art. 2188.
176. Parihar T. J., Naik M., Mehraj S., Inam ul Haq S., Perveen M., Malla I. A., Abid T., Gul N., Masoodi K. Z Emergence of *Fusarium incarnatum* and *Fusarium avenaceum* in wilt affected solanaceous crops of the Northern Himalayas //Scientific Reports. 2025. V. 15(1). Art. 3855.
177. Paulitz T. C., Bélanger R. R. Biological control in greenhouse systems. //Annual review of phytopathology. 2001. Vol. 39(1). P. 103-133.
178. Pennisi E. Proposal to 'wikify' GenBank meets stiff resistance //Science V. 319. 2008. P. 1598-1599.
179. Pérez-Izquierdo L., Morin E., Maurice J. P., Martin F., Rincón A., Buée M. A new promising phylogenetic marker to study the diversity of fungal communities: The Glycoside Hydrolase 63 gene // Molecular Ecology Resources. 2017. V. 17(6). P. e1-e11.
180. Pérez-Vázquez M. A. K., Morales-Mora L. A., Romero-Arenas O., Rivera A., Landeta-Cortés G., Villa-Ruano N. First report of *Fusarium temperatum* causing fruit blotch of *Capsicum pubescens* in Puebla, México //Plant Disease. 2022. V. 106 (6). Art. 1758.
181. Pfister D. H., LoBuglio K. F., Kristiansen R. Species of *Peziza* s. str. on water-soaked wood with special reference to a new species, *P. nordica*, from central Norway // Sydowia, 2016. V. 68. P. 173-185.
182. Pimenta R. S., Alves P. D., Correa Jr, A., Lachance M. A., Prasad G. S., Rajaram, Sinha B. R. R. P., Rosa C. A. *Geotrichum silvicola* sp. nov., a novel asexual arthroconidial yeast species related to the genus *Galactomyces* //International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2005. V. 55. №. 1. P. 497-501.
183. Poli A., Lazzari A., Prigione V., Voyron S., Spadaro D., Varese G. C. Influence of plant genotype on the cultivable fungi associated to tomato rhizosphere and roots in different soils //Fungal Biology. 2016. V. 120. №. 6-7. P. 862-872.
184. Raimondo M. L., Carlucci A. Characterization and pathogenicity assessment of *Plectosphaerella* species associated with stunting disease on tomato and pepper crops in Italy //Plant pathology. 2018. V. 67. №. 3. P. 626-641.

185. Rehner, S. A., Samuels, G. J. Taxonomy and phylogeny of *Gliocladium* analysed from nuclear large subunit ribosomal DNA sequences //Mycological Research. 1994. V. 98. №. 6. P. 625-634.
186. Ribeiro J.A., Albuquerque A., Materatski P., Patanita M., Varanda C.M., Félix M.D., Campos M.D. Tomato response to *Fusarium* spp. infection under field conditions: study of potential genes involved //Horticulturae. 2022. V. 8 (5). Art. 433.
187. Rodriguez-Salamanca L. M., Enzenbacher T. B., Derie M. L., du Toit L. J., Feng C., Correll J. C., Hausbeck M. K. First report of *Colletotrichum coccodes* causing leaf and neck anthracnose on onions (*Allium cepa*) in Michigan and the United States //Plant Disease. 2012. V. 96. №. 5. P. 769-769.
188. Romberg M. K., Davis R. M. Host range and phylogeny of *Fusarium solani* f. sp. *eumartii* from potato and tomato in California //Plant Disease. 2007. V. 91. №. 5. P. 585-592.
189. Rotem J. The genus *Alternaria*. St Paul, Minnesota. 1994.
190. Sandoval-Denis M. An integrative re-evaluation of the *Fusarium sambucinum* species complex / M. Sandoval-Denis, M. M. Costa, K. Broders, et al. //Studies in Mycology. 2024. V. 110. P. 1-110.
191. Sandoval-Denis M., Lombard L., Crous P. W. Back to the roots: a reappraisal of *Neocosmospora* //Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 2019. V. 43. №. 1. P. 90-185.
192. Sekiguchi H., Masunaka A., Nomiya K., Tomioka, K. Internal fruit rot of sweet pepper caused by *Fusarium lactis* in Japan and fungal pathogenicity on tomato and eggplant fruits //Journal of General Plant Pathology. 2021. V. 87 (5). P. 326-329.
193. Severo R., Soki Shibutani L. J., da Silva G. F., da Silva Costa Guimarães S., de Alcântara Neto F., Beserra Jr J. E. A., de Souza J. F. F., de Melo M. P. *Fusarium* species causing root rot and wilt in tomato in Brazil //Journal of Phytopathology. 2024. V. 172. №. 1. Art. 13261.
194. Shaheen N., Khan U. M., Azhar M. T., Tan D. K., Atif R. M., Israr M., Yang S.-H., Chung G., Rana I. A. Genetics and Genomics of *Fusarium* Wilt of Chilies: A Review. Agronomy. 2021. V. 11 № 11. Art. 2162.

195. Shahnazi S., Meon S., Vadamalai G., Ahmad K., Nejat, N. Morphological and molecular characterization of *Fusarium* spp. associated with yellowing disease of black pepper (*Piper nigrum* L.) in Malaysia //Journal of General Plant Pathology. 2012. V. 78. P. 160-169.
196. Sharma G., Pinnaka A. K., Shenoy B. D. ITS-based diversity of *Colletotrichum* from India //Current Research in Environmental & Applied Mycology. 2013. V. 3. №. 2. P. 194-220.
197. Shcherbakova L. A., Nazarova T. A., Mikityuk O. D., Fravel D. R. *Fusarium sambucinum* isolate FS-94 induces resistance against *Fusarium* wilt of tomato via activation and priming of a salicylic acid-dependent signaling system //Russian Journal of Plant Physiology. 2011. V. 58. P. 808-818.
198. Short P. G., O'Donnell K., Zhang N., Juba J. H., Geiser D. M. Widespread occurrence of diverse human pathogenic types of the fungus *Fusarium* detected in plumbing drains //Journal of Clinical Microbiology. 2011. V. 49. №. 12. P. 4264-4272.
199. Simmons E. G. *Alternaria*. An Identification Manual. Utrecht. 2007.
200. Sinno M., Ranesi M., Gioia L., d'Errico G., Woo S. L. Endophytic fungi of tomato and their potential applications for crop improvement //Agriculture. 2020. V. 10. №. 12. Art. 587.
201. Sneh B., Jabaji-Hare S., Neate S. M., Dijst G. *Rhizoctonia* species: taxonomy, molecular biology, ecology, pathology and disease control. Springer science & business media, 2013. 577 pp.
202. Soltani J., Sheikhahmadi A. Endophyte-pathogen continuum in *Alternaria alternata* //J Mycopathol Res. 2023. V. 61. P. 171-176.
203. Soylu S., Atay M., Kara M., Uysal A., Soylu E. M., Kurt Ş. Morphological and molecular characterization of *Fusarium incarnatum* as a causal disease agent of pepper (*Capsicum annuum*) fruit rot //Journal of Phytopathology. 2023. V. 171 (11-12). P. 688-699.
204. Soyong K., Kanokmedhakul S., Kukongviriyapa V., Isobe M. Application of *Chaetomium* species (Ketomium) as a new broad spectrum biological fungicide for plant disease control //Fungal Divers. 2001. V. 7. P. 1-15.

205. Srinivas C., Devi D. N., Murthy K. N., Mohan C. D., Lakshmeesha T. R., Singh B., Srivastava R. K. *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* causal agent of vascular wilt disease of tomato: Biology to diversity A review //Saudi journal of biological sciences. 2019. V. 26. №. 7. P. 1315-1324.
206. Stalpers J. A. Identification of wood-inhabiting fungi in pure culture //Studies in mycology. 1978. №. 16.
207. Stephenson S. A., Green J. R., Manners J. M., Maclean, D. J. Cloning and characterisation of glutamine synthetase from *Colletotrichum gloeosporioides* and demonstration of elevated expression during pathogenesis on *Stylosanthes guianensis* //Current genetics. 1997. V. 31. P. 447-454.
208. Sun X., Jiang S., Hong H., Zhang M., Xin Z., Wu B., Xin X. First Report of Fruit Rot Caused by *Fusarium luffae* in Cherry Tomato in China //Plant Disease. 2024. V. 108. №. 3. Art. 788.
209. Sutton B. C. The Coelomycetes. Fungi imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata. Commonwealth Mycological Institute, 1981. 696 pp.
210. Sutton B. C. The genus *Glomerella* and its anamorph *Colletotrichum* // *Colletotrichum: Biology, Pathology and Control*, eds J. A. Bailey and M. J. Jeger, 1992. P. 1-28.
211. Taerum S., Steven B., Triplett L. Exploring Protist Communities in the Phyllosphere: Emerging Patterns in Diversity, Structure, and Bacterial. 2021. Phyllosphere fortnight.
212. Talhinhos P., Baroncelli R. *Colletotrichum* species and complexes: geographic distribution, host range and conservation status //Fungal Diversity. 2021. V. 110. №. 1. P. 109-198.
213. Templeton M. D., Rikkerink E. H., Solon S. L., Crowhurst R. N. Cloning and molecular characterization of the glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase-encoding gene and cDNA from the plant pathogenic fungus *Glomerella cingulata* //Gene. 1992. V. 122. №. 1. P. 225-230.

214. Thareja R. K., Srivastava M. P., Sarjeet S. Epidemiology of buckeye rot of tomato caused by *Phytophthora nicotianae* var *parastica* // Indian Phytopathology, 1989. V. 42. P. 582-584.
215. Thomas B., Audonneau N. C., Machouart M., Debourgogne A. Molecular identification of *Fusarium* species complexes: Which gene and which database to choose in clinical practice? //Journal de mycologie medicale. 2019. V. 29. №. 1. P. 56-58.
216. Timmusk S., Nevo E., Ayele F., Noe S., Niinemets Ü. Fighting *Fusarium* pathogens in the era of climate change: A conceptual approach //Pathogens. 2020. V. 9. №. 6. Art. 419.
217. Toju H., Okayasu K., Notaguchi M. Leaf-associated microbiomes of grafted tomato plants //Scientific reports. 2019. V. 9. №. 1. P. 1-11.
218. Torres-Cruz T. J. FUSARIUM-ID v. 3.0: an updated, downloadable resource for *Fusarium* species identification / T. J. Torres-Cruz, B. K. Whitaker, R. H. Proctor, et al. //Plant disease. 2022. V. 106. №. 6. P. 1610-1616.
219. Troncoso-Rojas, R., Tiznado-Hernández, M. E. *Alternaria alternata* (black rot, black spot) in Postharvest decay //Academic Press. 2014. P. 147-187.
220. Tsrer L. Biology, epidemiology and management of *Rhizoctonia solani* on potato //Journal of Phytopathology. 2010. V. 158. №. 10. P. 649-658.
221. Türkölmez Ş., Derviş S., Çiftçi O., Serçe Ç. U., Dikilitas M. New disease caused by *Neoscytalidium dimidiatum* devastates tomatoes (*Solanum lycopersicum*) in Turkey //Crop Protection. 2019. V. 118. P. 21-30.
222. Van Dam P., Rep M. The distribution of miniature impala elements and SIX genes in the *Fusarium* genus is suggestive of horizontal gene transfer //Journal of molecular evolution. 2017. V. 85(1). P. 14-25.
223. Vieira M. L., Hughes A. F., Gil V. B., Vaz A. B., Alves T. M., Zani C. L., Rosa C. A., Rosa L. H. Diversity and antimicrobial activities of the fungal endophyte community associated with the traditional Brazilian medicinal plant *Solanum cernuum* Vell. (Solanaceae) // Canadian journal of microbiology. 2012. V. 58(1). P. 54-66.
224. Vu D., Groenewald M., De Vries M., Gehrman T., Stielow B., Eberhardt U., Verkley G. J. M. Large-scale generation and analysis of filamentous fungal DNA

barcodes boosts coverage for kingdom fungi and reveals thresholds for fungal species and higher taxon delimitation // *Studies in mycology*. 2019. V. 92(1). P. 135-154.

225. Wang C. G., Vlasák J., Dai Y. C. Phylogeny and diversity of *Bjerkandera* (Polyporales, Basidiomycota), including four new species from South America and Asia // *MycoKeys*, 2021. V. 79. P. 149.

226. Wang J., Wang S., Zhao Z., Lin S., Van Hove F., Wu A. Species composition and toxigenic potential of *Fusarium* isolates causing fruit rot of sweet pepper in China // *Toxins*. 2019a. V. 11. №. 12. Art. 690.

227. Wang M. M. et al. *Fusarium* and allied genera from China: species diversity and distribution / M. M. Wang, P. W. Crous, M. Sandoval-Denis, et al. // *Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*. 2022. V. 48. №. 1. P. 1-53.

228. Wang M. M., Chen Q., Diao Y. Z., Duan W. J., Cai L. *Fusarium incarnatum-equiseti* complex from China // *Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*. 2019b. V. 43. №. 1. P. 70-89.

229. Watanabe M., Yonezawa T., Lee K. I., Kumagai S., Sugita-Konishi Y., Goto K., Hara-Kudo Y. Molecular phylogeny of the higher and lower taxonomy of the *Fusarium* genus and differences in the evolutionary histories of multiple genes // *BMC Evolutionary Biology*. 2011. V. 11. №. 1. P. 1-16.

230. Weir B. S., Johnston P. R., Damm U. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex // *Studies in mycology*. 2012. V. 73. P. 115-180.

231. Westphalen M. C., Tomšovský M., Kout J., Gugliotta A. M. *Bjerkandera* in the Neotropics: phylogenetic and morphological relations of *Tyromyces atroalbus* and description of a new species // *Mycological Progress*, 2015. V. 14. P. 1-8.

232. White T. J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // *PCR Protocols: A guide to methods and applications*/Academic Press, Inc. 1990.

233. Wollenweber H. W., Reinking O. A. Die Fusarien. Paul Parey, Berlin, 1935. 355 pp.

234. Woudenberg J. H. C., Groenewald J. Z., Binder M., Crous P. W. *Alternaria* redefined // *Studies in mycology*, 2013. V. 75. №. 1. P. 171-212.

235. Xia J. W., Sandoval-Denis M., Crous P. W., Zhang X. G., Lombard L. Numbers to names-restyling the *Fusarium incarnatum-equiseti* species complex //Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 2019. V. 43. №. 1. P. 186-221.
236. Xu J., Xu X.D., Wang L.J., Yu J., Zhang W.M., Cao Y.Y. Biological characteristics on *Plectosphaerella cucumerina* of *Plectosphaerella* tomato wilt causal agent //Journal of Shenyang Agricultural University. 2014. V. 45. №. 6. P. 673-678.
237. Yarmeeva M. M., Kokaeva L. Y., Chudinova E. M., Kah M. O., Kurchaev M. L., Zeyruk V. N., Belov G. L., Bairambekov S. B., Elansky S. N. Anastomosis groups and sensitivity to fungicides of *Rhizoctonia solani* strains isolated from potato in Russia //Journal of Plant Diseases and Protection. 2021. V. 128. №. 5. P. 1253-1261.
238. Yarmeeva M., Kutuzova I., Kurchaev M., Chudinova E., Kokaeva L., Belosokhov A., Belov G, Elansky A., Pobedinskaya M., Tsindeliani A., Tsvetkova Y., Elansky S. *Colletotrichum* species on cultivated solanaceae crops in Russia //Agriculture. 2023. V. 13. №. 3. Art. 511.
239. Yarmeeva M. M., Belosokhov A. F., Elansky A. S., Chudinova E. M., Kokaeva L. Y., Balabko P. N., Elansky S. N. Basidiomycetes isolated from potato and tomato plants //Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2025. T. 130. №. 2. С. 25-37.
240. Ye Q., Wang R., Ruan M., YaoZ., Cheng Y., Wan H., Li Z., Yang Y., Zhou G. Genetic diversity and identification of wilt and root rot pathogens of tomato in China //Plant disease. 2020. V. 104. №. 6. P. 1715-1724.
241. Yezli W., Hamini-Kadar N., Zebboudj N., Blondin L., Tharreau D., Kihal M. First report of crown and root rot of tomato caused by *Fusarium equiseti* in Algeria //Journal of Plant Pathology. 2019. V. 101 (4). Art. 1249.
242. Yu X., Hallett S. G., Sheppard J., Watson A. K. Effects of carbon concentration and carbon-to-nitrogen ratio on growth, conidiation, spore germination and efficacy of the potential bioherbicide *Colletotrichum coccodes* //Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology. 1998. V. 20. №. 6. P. 333-338.

243. Zaki O., Weekers F., Compere P., Jacques P., Thonart P., Sabri A. Morphological differences between aerial and submerged sporidia of bio-fongicide *Pseudozyma flocculosa* CBS 16788 //PLoS ONE. 2018. Vol. 13(8). Art. 0201677.
244. Zalar P., de Hoog G. S., Schroers H.-J., Crous P. W., Groenewald J. Z., Gunde-Cimerman N. Phylogeny and ecology of the ubiquitous saprobe *Cladosporium sphaerospermum*, with descriptions of seven new species from hypersaline environments //Studies in mycology. 2007. V. 58. №. 1. P. 157-183.
245. Zheng H., Yu Z., Jiang X., Fang L., Qia M. Endophytic *Colletotrichum* species from aquatic plants in southwest China //Journal of Fungi. 2022. V. 8. №. 1. Art. 87.
246. Zmitrovich I. V., Malysheva V. F. Studies on *Oxyporus*. I. Segregation of *Emmia* and general topology of phylogenetic tree //Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. №. 3. С. 161-171.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Список штаммов *Rhizoctonia*, использованных в работе.

Штамм	Год	AG	Регион выделения	Растение-хозяин, орган	Номера депонирования в GenBank	
					ITS	<i>tef-1a</i>
R12S2PT1	2012	3	Смоленская обл.	КК	MN956348	MT081364
R12S2PT3	2012	3		КК	н/д.*	н/д.
R12S2PT7	2012	5		КК	MN956359	MK532958
R12S2PT8	2012	3		КК	MN956356	MN752243
R12S2PT9	2012	3		КК	MN956354	MN564951
R12S2PT11	2012	3		КК	MN956357	MT081366
R12S2PT12	2012	3		КК	MN956351	MN752241
R12S2PT32	2012	3		КК	MN956362	MN542677
R12S2PT36	2012	3		КК	MN956355	MT081365
R12S1PT5	2012	3		КК	MN956347	MT146886
R12S1PT6	2012	3		КК	MN956352	MN752242
R12M1PT1	2012	3	Московская обл.	КК	MN956370	MT081362
R12M1PT3	2012	3		КК	MN956349	MT081363
R13M3PT14	2013	3		КК	MN956343	MT174615
R13M3PT22	2013	3		КК	MN956345	MT174616
R13M3PT29	2013	3		КК	MN956358	MT174614
R13M2PT1	2013	5		КК	MN956364	MK532957
R13M2PT3	2013	3		КК	MN956373	MT146887
R13M4PT3	2013	3		КК	MN956360	MT146888
R13M4PT5	2013	3		КК	MN956374	MT345891
R13GDe8	2013	3	Германия, Анхальт-Цербст	КК	MW287752	MW269628
R13GDe21	2013	3		КК	MW287748	MW269627
R13GEs15	2013	3		КК	MW287751	MW269626
R13GEs16	2013	3		КК	MT134465	MN564958
R13GSa7/2	2013	3	Германия, Восточный Гольштейн	КК	MN956342	MT146889
R14KSman1	2014	3	Костромская обл.	КК	MN956346	MT146890
R14KSman2	2014	3		КК	MN956350	MN564955
R14KSman6	2014	3		КК	MN956353	MT146891
R14KSman9	2014	3		КК	MN956365	MN564957
R14KSman18	2014	3		КК	MN956341	MN564950
R14VMrs6	2014	3	Владимирская обл.	КК	MN956344	MN752245
R14VMrs8/2	2014	3		КК	MT534518	MT537198
R14VMrs9	2014	3		КК	MN956361	MT146892
R14VMrs10/1	2014	3		КК	MN956370	MT174617
R17KShPT1	2017	3	Костромская обл.	КК	MN956367	MN752239
R17KShPT4	2017	3		КК	MN956368	MT174623
R17KShPT7	2017	3		КК	MT134462	MN752240
R17MShPT2/1	2017	3	Московская обл.	КК	MT134461	MT174622
R17MaPT3/2	2017	3	Магаданская обл.	КК	MN956366	MN752244

R18KNpPTrom13	2018	3	Калужская обл.	КК	MN956371	MT174618
R18MPTsa1	2018	3	Московская обл.	КК	MN956372	MT174619
R19M2PT1	2019	3		КК	MT134464	MT174620
R19M2PT4	2019	3		КК	MT134463	MT174621
R20AuPT9	2020	3	Австралия, Виктория	КК	MW287749	MW269624
R20AuPT10	2020	3		КК	MW287750	MW269625
R20AKPS1	2020	К	Астраханская обл.	КС	MW453064	-
R20AKPS2	2020	К		КС	MW453065	-
22KrSPepR3.2	2022	F	Краснодарский край	ПК	PQ594791	-
22KrSPepR4.2	2022	F		ПК	PQ106573	-

* н/д – не депонирован

Приложение 2. Список штаммов *Colletotrichum*, использованных в работе

Вид	Штамм	Регион происхождения (см. рис. 2А*)	Выделен с	Номера последовательностей в GenBank			
				ITS	<i>gaphd</i>	<i>act</i>	<i>gs</i>
<i>C. coccodes</i>	C13V(GH)PT1/1	1, Владимирская обл.	КК	OP718477	OP743730	OP743793	OP743860
	C13K(S)PT11	2, Костромская обл.		OP718470	OP743723	OP743786	OP743853
	C13K(S)PT14			OP718471	OP743724	OP743787	OP743854
	C13K(S)PT15			OP718472	OP743725	OP743788	OP743855
	C13K(S)PT17			OP718473	OP743726	OP743789	OP743856
	C13K(S)PT21			OP718474	OP743727	OP743790	OP743857
	C13K(S)PT34			OP718475	OP743728	OP743791	OP743858
	C13K(S)PT58b			OP718476	OP743729	OP743792	OP743859
	C13HPT29/2			3, Голландия	OP718469	OP743722	OP743836
	C13G(B)PTde8/2	4, Германия, пос. Брезен		OP718463	OP743716	OP743830	OP743844
	C13G(B)PTde9			OP718464	OP743717	OP743831	OP743845
	C13G(B)PTde12			OP718461	OP743714	OP743828	OP743842
	C13G(B)PTde23			OP718462	OP743715	OP743829	OP743843
	C13G(B)PTes6			OP718466	OP743719	OP743833	OP743847
	C13G(B)PTes19			OP718465	OP743718	OP743832	OP743846
	C13G(B)PTal15			OP718456	OP743709	OP743823	OP743837
	C13G(B)PTal19			OP718457	OP743710	OP743824	OP743838
	C13G(B)PTal20	OP718458		OP743711	OP743825	OP743839	
	C13G(B)PTal23	OP718459		OP743712	OP743826	OP743840	
	C13G(B)PTal24	OP718460		OP743713	OP743827	OP743841	
	C13G(B-Sh)PTsa5	5, Германия, г. Бад Швартау		OP718468	OP743721	OP743835	OP743849
	C13G(B-Sh)PTsa29			OP718467	OP743720	OP743834	OP743848
	C14M(Ch)PT6	6, МО, Одинцовский р-н		OP718479	OP743732	OP743795	OP743862
	C14M(Ch)PT18/2			OP718478	OP743731	OP743794	OP743861
	C15M(L)PT1	7, МО, Люберецкий р-н		OP718480	OP743733	OP743796	OP743863
	C15M(L)PT1/2			OP718481	OP743734	OP743797	OP743864
	C15M(L)PT4			OP718482	OP743735	OP743798	OP743865
	C15M(L)PT5			OP718483	OP743736	OP743799	OP743866
	C15M(L)PT6			OP718484	OP743737	OP743800	OP743867
	C15M(L)PT7			OP718485	OP743738	OP743801	OP743868
	C16ME(Y-O)PL7	8, респ. Марий-Эл	КЛ	OP718490	OP743743	OP743806	OP743873
	C16ME(Y-O)PL11			OP718489	OP743742	OP743802	OP743872

	C16M(G)PS9	9, МО, ВНИИФ	КС	OP718488	OP743741	OP743805	OP743871
	C16M(G)PS15			OP718486	OP743739	OP743803	OP743869
	C16M(G)PS16b			OP718487	OP743740	OP743804	OP743870
<i>C. nigrum</i>	C17K(K)TF5-2	10, Краснодарский край, Крымский р-н	ТП	OP718492	OP743745	OP743808	OP743875
	C17K(K)TF5-14			OP718491	OP743744	OP743807	OP743874
<i>C. coccodes</i>	C17K(S)PTrs9	11, Костромская обл	КК	OP718494	OP743747	OP743810	OP743877
	C17K(S)PTrs11/1			OP718493	OP743746	OP743809	OP743876
	C18M(L)TF1/1	7, МО, Люберецкий р-н	ТП	OP718496	OP743749	OP743822	OP743889
<i>C. nigrum</i>	C18K(S)TF1/2	12, Краснодарский край, Темрюкский р-н	ТП	OP718495	OP743748	OP743811	OP743878
	C18U(G)TF1/1	13, Приморский край, Уссурийский р-н		OP716941	OP730520	OP743774	OP743898
<i>C. coccodes</i>	C18U(G)PT4	13, Приморский край, Уссурийский р-н	КК	OP718500	OP743753	OP743815	OP743882
	C18U(G)PT6			OP718501	OP743754	OP743816	OP743883
	C18U(G)PT7			OP718502	OP743755	OP743817	OP743884
	C18U(G)PT11			OP718499	OP743752	OP743814	OP743881
	C18TPS8	14, респ. Татарстан		OP718497	OP743750	OP743812	OP743879
	C18TPS9			OP718498	OP743751	OP743813	OP743880
	C19CyPT1/2	15, о. Кипр		OP718503	OP743756	OP743783	OP743850
	C19CyPT2/1			OP718504	OP743757	OP743784	OP743851
	C20AuPT5a	16, Австралия, Виктория		OP718505	OP743758	OP743785	OP743852
	C20UgLaPT1/1	17, Уганда		OL405711	OP743762	OP743821	OP743888
	C20UgKgPT1			OP718506	OP743759	OP743818	OP743885
	C20UgKgPT2			OP718508	OP743761	OP743820	OP743887
	C20UgKgPT12			OP718507	OP743760	OP743819	OP743886
<i>C. nigrum</i>	C21KST1F1	12, Краснодарский край, Темрюкский р-н	ТП	OP716934	OP730512	OP743775	OP743891
	C21KSTF9			OP716939	OP730517	OP743780	OP743896
	C21KST3F1			OP716935	OP730513	OP743776	OP743892
	C21KST3F2			OP716936	OP730514	OP743777	OP743893
	C21KSTF88			OP716938	OP730516	OP743779	OP743895
	C21KSTF77			OP716937	OP730515	OP743778	OP743894
	C21KSTF97			OP716940	OP730518	OP743781	OP743897
	C21KSTF98			OP716941	OP730519	OP743782	OP743899
	C21KSPeF3	12, Краснодарский край, Темрюкский р-н	ПП	OP716931	OP743706	OP743771	OP743908
	C21KSPeF4			OP716932	OP743707	OP743772	OP743909
	C21KSPeF6			OP716933	OP743708	OP743773	OP743910

	C21KSPeF20			OP716930	OP743705	OP743770	OP743907
	C21KSPeF19			OP716929	OP743704	OP743769	OP743906
	C21KSEgF1	12, Краснодарский край, Темрюкский р-н	БП	OP716923	OP743698	OP743763	OP743900
	C21KSEgF3			OP716924	OP743699	OP743764	OP743901
	C21KSEgF4			OP716925	OP743700	OP743765	OP743902
	C21KSEgF5			OP716926	OP743701	OP743766	OP743903
	C21KSEgF6			OP716927	OP743702	OP743767	OP743904
	C21KSEgF7			OP716928	OP743703	OP743768	OP743905

* цифрами указаны точки на карте

Приложение 3. Список штаммов *Fusarium*

Штамм	Год	Регион выделения (см. рис. 2Б*)	Растение-хозяин, орган	Вид	Комплекс	Номера депонирования в GenBank**	
						<i>tef-1a</i>	<i>β-tub</i>
T26a F18KTTF22/a	2018	1, Краснодарский край	ТП	<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782148	PP796771
T26 F18KVTF22				<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782147	PP796770
T27 F18KVTF22/1				<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782149	PP796772
T41 F19KKTF1	2019	2, Саратовская обл.	ТП	<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782150	PP796775
T43 F19KKTF4/1				<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782153	PP796776
T44 F19KKTF4/2				<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782154	PP796777
T45 F19KKTF4/3				<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782155	PP796778
T36 F20AKTFzav2	2020	3, Астраханская обл.	ТП	<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782151	PP796773
T38 F20AKTFzav5				<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782152	PP796774
T53 21KSTF1	2021	1, Краснодарский край	ТП	<i>F. compactum</i>	FIESC	–	PP796780
T55 F21KSTF3				<i>F. compactum</i>	FIESC	PP782157	PP796781
T58 F21KSTF6				<i>F. fabacearum</i>	FOSC	PP782158	PP796782
T60 F21KSTF8				<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	PP782159	PP796783
T69 F21KST2F3				<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	PP782160	PP796784
T75 F21KST2F8				<i>F. annulatum</i>	FFSC	PP782161	PP796785
T81 21KETF1				<i>F. citri</i>	FIESC	PP782162	PP796786
T110 F22KTF1				<i>F. compactum</i>	FIESC	PP782164	PP796788
T120 22KrSTF6				<i>F. annulatum</i>	FFSC	PP782166	PP796792
T121 22KrSTF7				<i>F. annulatum</i>	FFSC	PQ687527	–
T123 22KrSTF4				<i>F. luffae</i>	FIESC	PP782167	PP796793
T85 21KETS4	2021	1, Краснодарский край	ТС	<i>F. luffae</i>	FIESC	PP782163	PP796787
T1 F14MOTLdub2	2014	4, Московская обл.	ТЛ	<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782146	PP796769
T47 F19MOVTL				<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782156	PP796779
T116 22KrSTR1.1	2022	1, Краснодарский край	ТК	<i>F. curvatum</i>	FOSC	PQ156527	–
T117 22KrSTR2.2				<i>F. fabacearum</i>	FOSC	PP782165	PP796789
T118 F22KrSTR2.1				<i>F. fabacearum</i>	FOSC	–	PP796790
Pep7 21KShPep1.2	2021	5, Костромская обл.	ПП	<i>F. sporotrichioides</i>	FSamSC	PP782139	PP796763
Pep18 F21KSPep10	2021	1, Краснодарский край	ПП	<i>F. proliferatum</i>	FFSC	PP782140	PP796764
Pep19 21KSPep11				<i>F. annulatum</i>	FFSC	PP782141	PP796765
Pep31 22KrSPepF3	2022	1, Краснодарский край	ПП	<i>F. compactum</i>	FIESC	н/д	PV091168

Pep32 22KrSPepF4				<i>F. annulatum</i>	FFSC	PP782142	PP796766
Pep37 22KrSPepR4.1				<i>F. compactum</i>	FIESC	PP782143	PP796767
Pep41 22KrSPepL1	2022	1, Краснодарский край	ПЛ	<i>F. petroliphilum</i>	FSSC	PP782144	–
Pep42 22KrSPepL4				<i>F. brachygibbosum</i>	FSamSC	PP782145	PP796768
Pep119 2KrSPepR2	2022	1, Краснодарский край	ПК	<i>F. fabacearum</i>	FOSC	–	PP796791
Egp1 19SerBEgp1	2019	2, Саратовская обл.	БП	<i>F. clavum</i>	FIESC	PP782134	PP796758
25MPL17AB	2017	6, Московская обл.	КЛ	<i>F. equiseti</i>	FIESC	ON292363	ON292468
26MPL17AB				<i>F. flagelliforme</i>	FIESC	ON292364	ON292470
30MPL17AB				<i>F. equiseti</i>	FIESC	ON292365	ON292430
31MPL17AB				<i>F. equiseti</i>	FIESC	ON292366	ON292431
P7 F20AKPL1	2020	3, Астраханская обл.	КЛ	<i>F. incarnatum</i>	FIESC	ON292430	ON409890
22MPL17	2017	4, Московская обл.	КЛ	<i>Fusarium</i> sp. 3	FOSC	ON292362	ON292481
F20AKPS3	2020	3, Астраханская обл.	КК	<i>F. merkxianum</i>	FSSC	ON409888	ON409889
F20AKPS4				<i>F. noneumartii</i>	FSSC	PP782135	PP796759
F20AKPS5				<i>F. noneumartii</i>	FSSC	PP782136	PP796760
F20AKPS7				<i>F. noneumartii</i>	FSSC	PP782137	PP796761
311PT14AB	2014	7, Костромская обл.	КК	<i>F. arthrosporioides</i>	—	ON292400	ON292477
312PT14AB				<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	ON292401	ON292446
313PT15AB	2015	8, Марий Эл	КК	<i>F. sporotrichioides</i>	FSamSC	ON292402	ON292436
337PT15AB				<i>Fusarium</i> sp.	FLatSC	ON292422	
324PT16AB	2016	4, Московская обл.	КК	<i>F. sporotrichioides</i>	FSamSC	ON292412	ON292473
333PT16AB	2016	9, респ. Крым	КК	<i>F. annulatum</i>	FFSC	ON292420	ON292438
331PT16AB				<i>F. curvatum</i>	FOSC	ON292418	ON292483
307 PT17AB	2017	7, Костромская обл.	КК	<i>F. avenaceum</i>	FTSC	ON292397	ON292488
309PT17AB	2017	4, Московская обл.	КК	<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	ON292398	ON292450
310KosPT17AB	2017	7, Костромская обл.	КК	<i>F. avenaceum</i>	FTSC	ON292399	ON292433
336KosPT17AB				<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	ON292421	н/д
320PT19AB	2017	4, Московская обл.	КК	<i>F. commune</i>	FNSC	ON292399	ON292433
20 MPT17AB	2017	6, Московская обл.	КК	<i>F. commune</i>	FNSC	ON292361	ON292478
14MPT17AB				<i>F. sporotrichioides</i>	FSamSC	ON292359	ON292492
147MPT17AB	2017	10, Москва	КК	<i>F. solani</i>	FSSC	ON292380	ON292467
150MPT17AB				<i>F. solani</i>	FSSC	ON292381	ON292474
56MCRc17AB	2017	Московская обл., пробирочное растение		<i>F. arthrosporioides</i>	—	ON292367	ON292496
103MPT18AB	2018	6, Московская обл.	КК	<i>F. vanettenii</i>	FSSC	ON292376	ON292463
75MPT18AB				<i>F. commune</i>	FNSC	ON292371	ON292440
57MPT18AB				<i>F. avenaceum</i>	FTSC	ON292368	ON292495
74MPT18AB				<i>F. cugenangense</i>	FOSC	ON292370	ON292451
77 MPT18AB				<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	ON292372	ON292480

94 MPT18AB				<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	ON292374	ON292490
109MPT18AB				<i>F. sporotrichioides</i>	FSamSC	ON292378	ON292469
302PT18AB	2018	11, Калужская обл.	KK	<i>F. arthrosporioides</i>	—	ON292394	ON292494
149 KPT18AB	2018	5, Костромская обл.	KK	<i>F. annulatum</i>	FFSC	н/д	
62 PT18AB	2018	12, Адыгея	KK	<i>F. solani</i>	FSSC	ON292369	ON292465
177PT19AB	2019	13, Московская обл.	KK	<i>F. redolens</i>	FRSC	ON292388	ON292489
314 PT19AB				<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	ON292403	ON292487
315 PT19AB				<i>F. oxysporum</i>	FOSC	ON292404	ON292444
284 PT19AB	2019	14, Тульская обл.	KK	<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	ON292392	ON292500
321 PT19AB	2019	15, Иркутская обл.	KK	<i>F. solani</i>	FSSC	ON292410	ON292464
285 PT19AB	2019	16, Краснодарский край	KK	<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	ON292393	ON292458
262 PT20AB	2020	6, Московская обл.	KK	<i>F. vanleeuwenii</i>	FOSC	ON292389	
20MKKK3				<i>F. noneumartii</i>	FSSC	н/д	н/д
355 PT20AB	2020	17, Владимирская обл.	KK	<i>Fusarium</i> sp. 3	FOSC	ON292428	ON292445
359 PT20AB	2020	18, Брянская обл.	KK	<i>Fusarium</i> sp. 3	FOSC	ON292429	ON292471
341 PT20AB	2020	14, Тульская обл.	KK	<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	ON292424	ON292453
344 K _r PT20AB	2020	16, Краснодарский край	KK	<i>F. odoratissimum</i>	FOSC	ON292425	ON292442
P26 F22MPT1	2022	10, Москва	KK	<i>F. nirenbergiae</i>	FOSC	PP782138	PP796762
22 MPKK 2	2022	19, Московская обл.	KK	<i>Fusarium</i> sp. 3	FOSC	н/д	н/д
Baryb12				<i>F. noneumartii</i>	FSSC	н/д	
23KosPT10K	2023	7, Костромская обл.	KK	<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	н/д	н/д
23KPTVega 11				<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	н/д	н/д
23KPTVega 12				<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	н/д	н/д
23KosPT1K				<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	н/д	н/д
23KosPT2K				<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	н/д	н/д
24KK105	2024	7, Костромская обл.	KK	<i>F. caeruleum</i>	—	н/д	
24KK112/1				<i>F. caeruleum</i>	—	н/д	
24KPT138				<i>F. sambucinum</i>	FSamSC	н/д	
24KPT207				<i>F. solani</i>	FSSC	н/д	
18KrSbL17AB	2017	16, Краснодарский край, сах. свекла, лист	ССЛ	<i>F. sporotrichioides</i>	FSamS	ON292360	ON292485
330 SdF15AB	2015	10, Москва, лист <i>Solanum dulcamara</i>	SdЛ	<i>Fusarium</i> sp.	FLatSC	ON292417	ON292476

* цифрами указаны точки на карте

** н/д – не депонирован

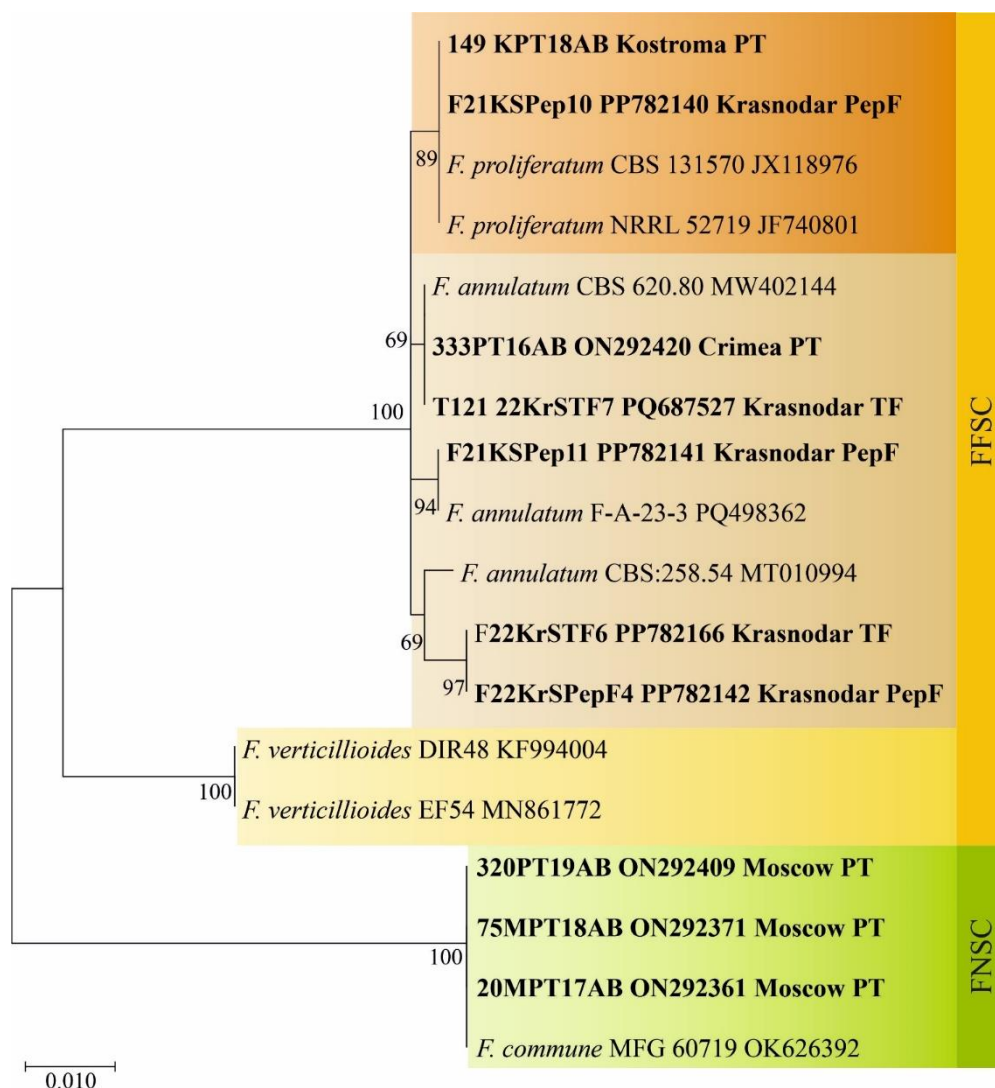
Приложение 4. Список остальных штаммов, использованных в работе

(кроме представителей отд. Basidiomycota, см. табл. 8-9 и Приложение 1)

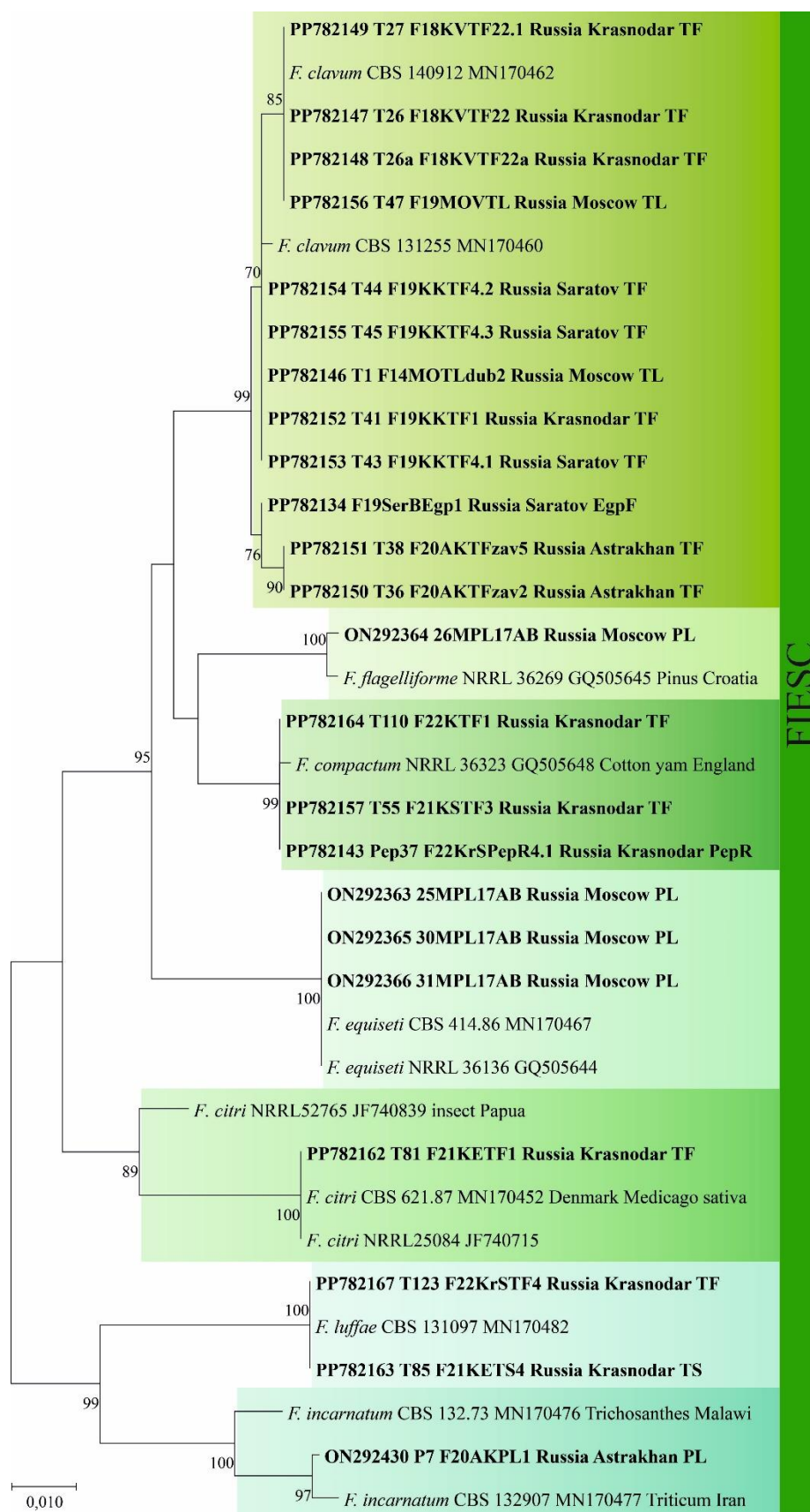
Штамм	Регион происхождения	Растение-хозяин, орган	Вид	Номер последовательности ITS в базе GenBank
T23	Краснодарский край	ТП	<i>Alternaria alternata</i> s.l.	–
T42	Саратовская обл.	ТП	<i>A. alternata</i> s.l.	–
T46	Саратовская обл.	ТП	<i>A. alternata</i> s.l.	–
T91	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. alternata</i> s.l.	–
T99	МО, Одинцовский р-н	ТС	<i>A. alternata</i> s.l.	–
T105	Краснодарский край	ТС	<i>A. alternata</i> s.l.	–
Per1	Саратовская обл.	ПП	<i>Alternaria angustiovoidea</i>	PQ164285
Per2	Саратовская обл.	ПП	<i>A. angustiovoidea</i>	PQ164286
Per4	Саратовская обл.	ПП	<i>A. alternata</i> s.l.	–
Per5	Саратовская обл.	ПП	<i>A. alternata</i> s.l.	–
Egp2	Саратовская обл.	БП	<i>A. angustiovoidea</i>	не депонирован
Egp3	Саратовская обл.	БП	<i>A. alternata</i> s.l.	–
T8	Краснодарский край	ТП	<i>A. angustiovoidea</i>	PQ164284
AB41	МО, п. Рогачево	КК	<i>A. angustiovoidea</i>	OP289014
T86	Краснодарский край	ТС	<i>A. astragalicola</i>	PQ164287
T65	Краснодарский край	ТС	<i>Alternaria linariae</i>	OM640172
T89	Краснодарский край	ТС	<i>A. linariae</i>	–
T90	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	OM640173
T92	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	OM640174
T93	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	OM640175
T95	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	–
T96	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	OM640176
T107	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	–
T94	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	–
T100	МО, Одинцовский р-н	ТС	<i>A. linariae</i>	OM640178
T102	МО, Одинцовский р-н	ТС	<i>A. linariae</i>	–
T14	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	–
T16	Краснодарский край	ТЛ	<i>A. linariae</i>	–
T106	Краснодарский край	ТП	<i>A. linariae</i>	–
AB63	Магаданская обл.	КК	<i>Alternaria multiformis</i>	OP289020
Egp14	Краснодарский край	БЛ	<i>Apiospora guangdongensis</i>	PQ164291

T33	МО, Одинцовский р-н	ТЛ	<i>Botrytis cinerea</i>	–
T129	МО, Одинцовский р-н	ТЛ	<i>B. cinerea</i>	PQ164292
Рер39	МО, Солнечногорский р-н	ПП	<i>B. cinerea</i>	–
T20	Краснодарский край	ТП	<i>Chaetomium globosum</i>	–
T22	Краснодарский край	ТП	<i>Ch. globosum</i>	–
T25	Краснодарский край	ТП	<i>Ch. globosum</i>	–
T29	Краснодарский край	ТП	<i>Ch. globosum</i>	–
T17	Краснодарский край	ТЛ	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	–
T18	Краснодарский край	ТЛ	<i>Cl. cladosporioides</i>	–
T31	МО, Одинцовский р-н	ТЛ	<i>Cl. cladosporioides</i>	–
T32	МО, Одинцовский р-н	ТЛ	<i>Cl. cladosporioides</i>	–
T48	МО, Одинцовский р-н	ТП	<i>Cl. cladosporioides</i>	–
T49	МО, Одинцовский р-н	ТП	<i>Cl. cladosporioides</i>	–
Рер24	МО, Одинцовский р-н	ПЛ	<i>Cl. cladosporioides</i>	–
Рер25	МО, Одинцовский р-н	ПЛ	<i>Cl. cladosporioides</i>	–
T103	Краснодарский край	ТЛ	<i>Cl. cladosporioides</i>	PQ164293
P25	Москва	КК	<i>Cl. cladosporioides</i>	–
T34	МО, Одинцовский р-н	ТЛ	<i>Cl. sphaerospermum</i>	PQ164294
T76	Краснодарский край	ТП	<i>Geotrichum silvicola</i>	PQ164295
T4	Краснодарский край	ТП	<i>Phomopsis phaseoli</i>	MH412692
18Plectosp	Камчатский край	КК	<i>Plectosphaerella</i> sp.	–
21MKKK2		КК	<i>Plectosphaerella</i> sp.	–
Рер6	Костромская обл.	ПП	<i>Pl. niemeijerum</i>	не депонирован
T104	Краснодарский край	ТЛ	<i>Pl. oligotrophica</i>	не депонирован
AB45	МО, п. Рогачево	КК	<i>Pl. oligotrophica</i>	OP289016
AB256	МО, п. Рогачево	КК	<i>Pl. oligotrophica</i>	OP289064
AB210	Уганда	КК	<i>Pl. plurivora</i>	OP289053
Рер36	Краснодарский край	ПК	<i>Sordaria fimicola</i>	PQ164296
T87	Краснодарский край	ТС	<i>Allophoma yuccae</i>	PQ164297
T3	Краснодарский край	ТЛ	<i>Stemphylium vesicarium</i>	PQ164298
T127	Костромская обл	ТЛ	<i>Alternaria</i> sect. <i>Ulocladium</i>	–

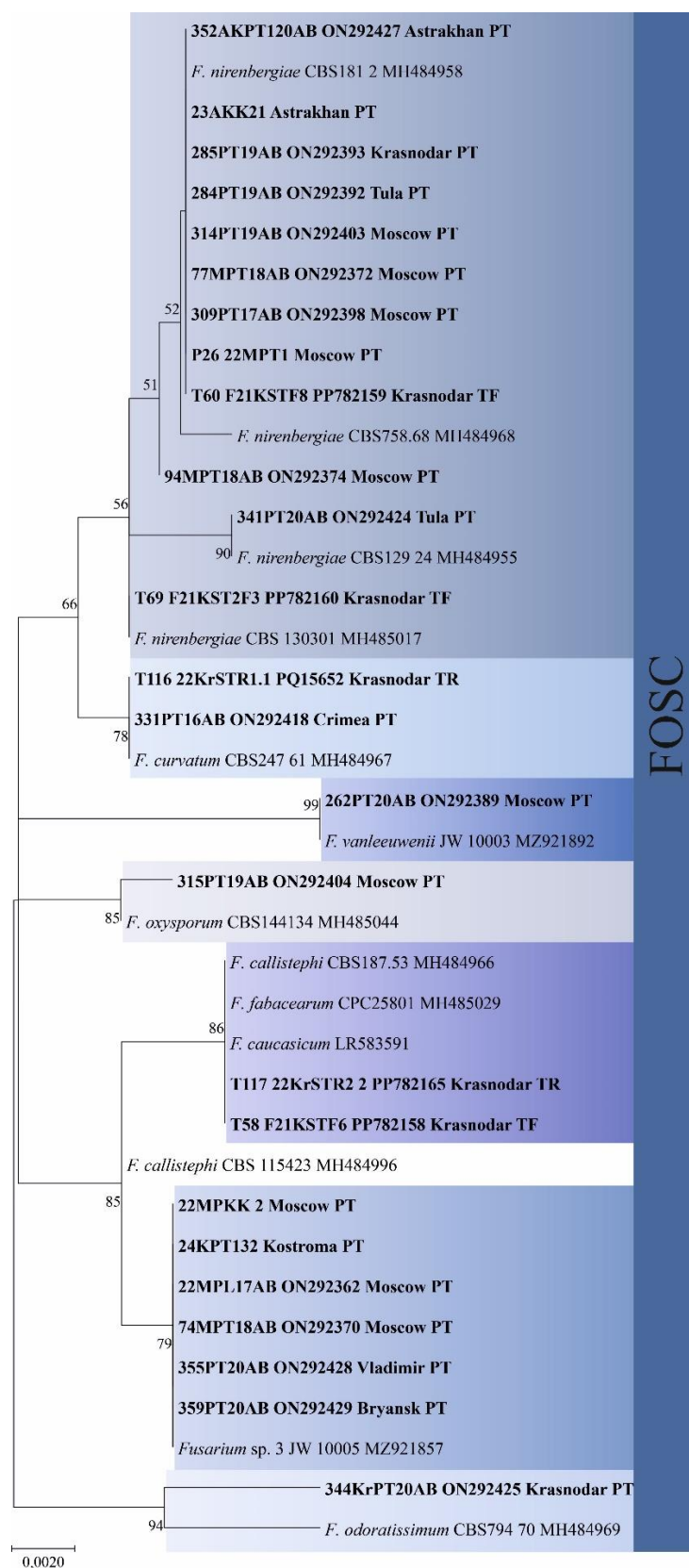
Приложение 5. Филогенетические деревья рода *Fusarium*



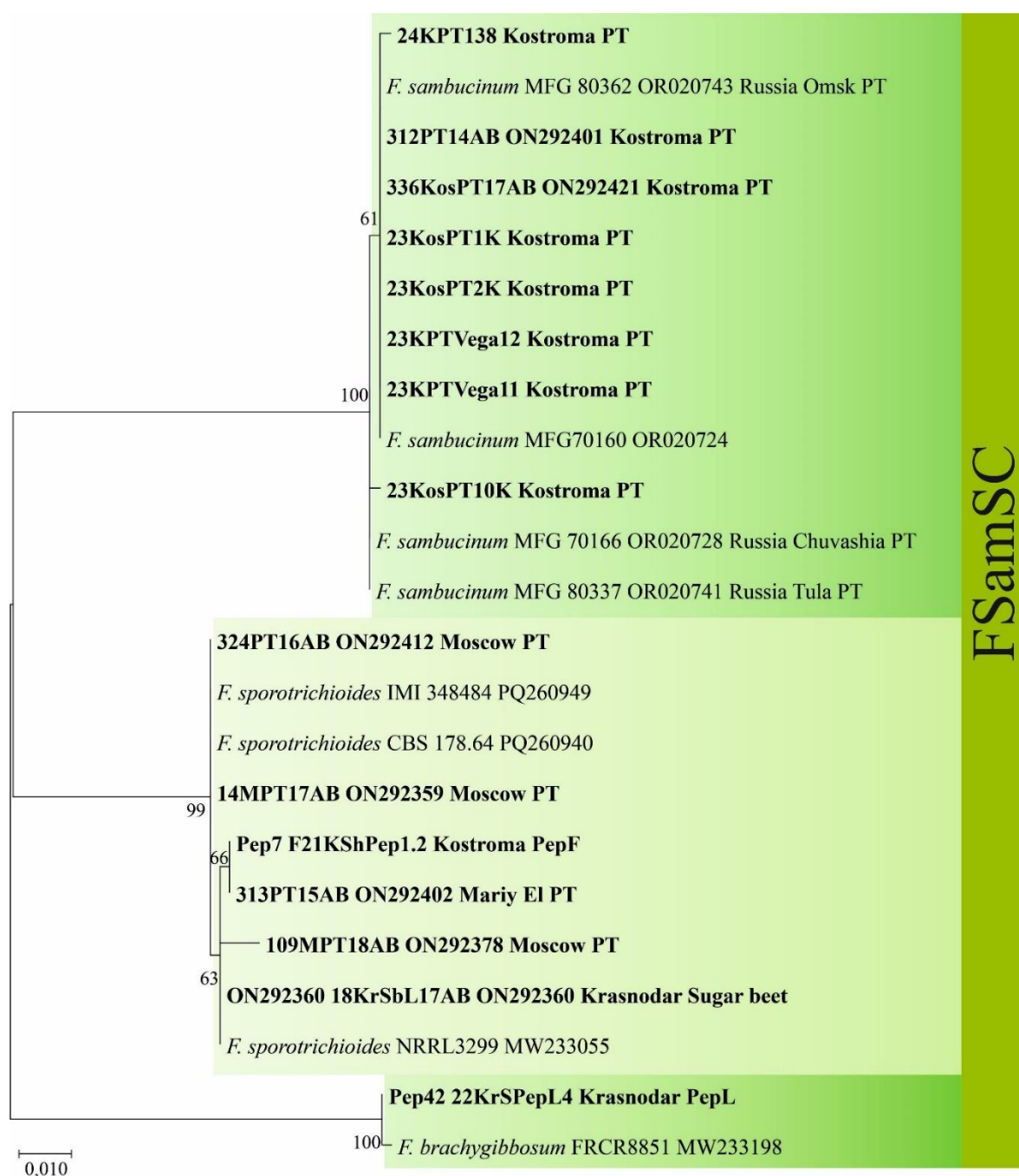
Приложение 5.1. Филогенетическое дерево *Fusarium fujikuroi* species complex и *Fusarium nisikadoi* species complex, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участку *tef1α*. Масштабная линейка отображает 0,01 нуклеотидную замену на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Жирным выделены исследованные в данной работе штаммы.



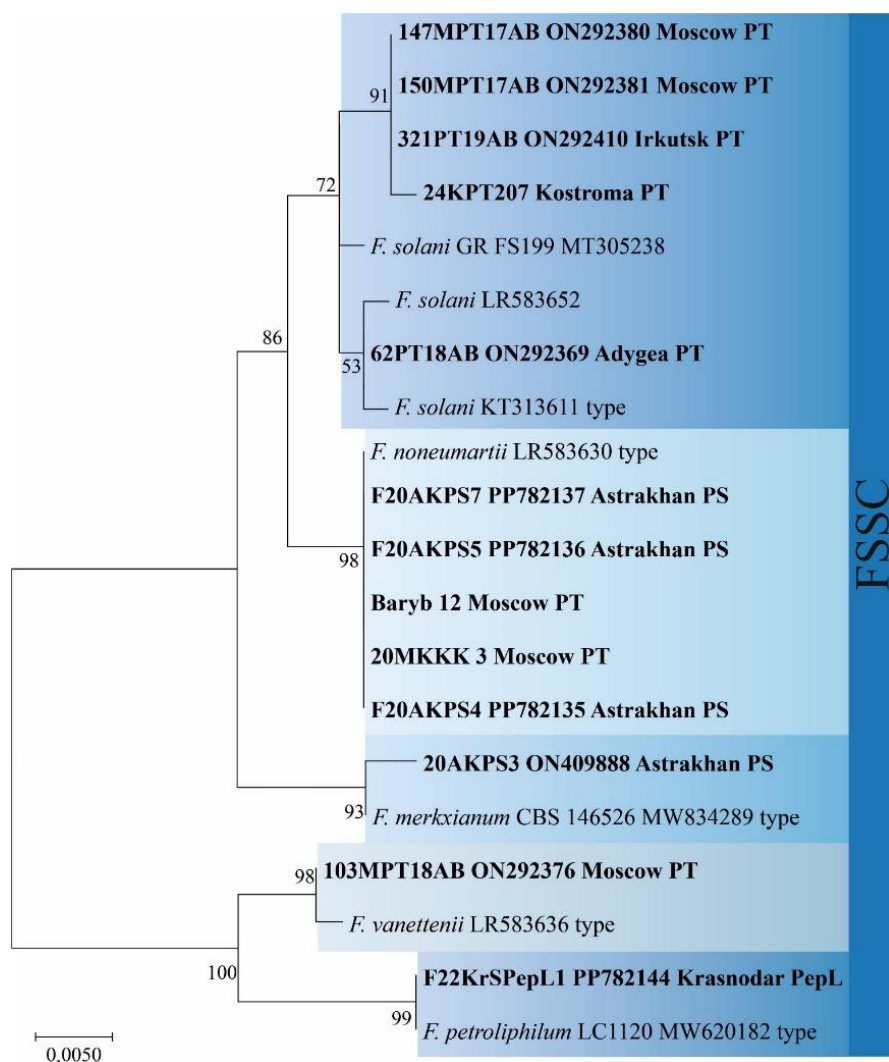
Приложение 5.2. Филогенетическое дерево *Fusarium incarnatum-equiseti* species complex, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участку *tef1a*. Масштабная линейка отображает 0,01 нуклеотидную замену на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Жирным выделены исследованные в данной работе штаммы.



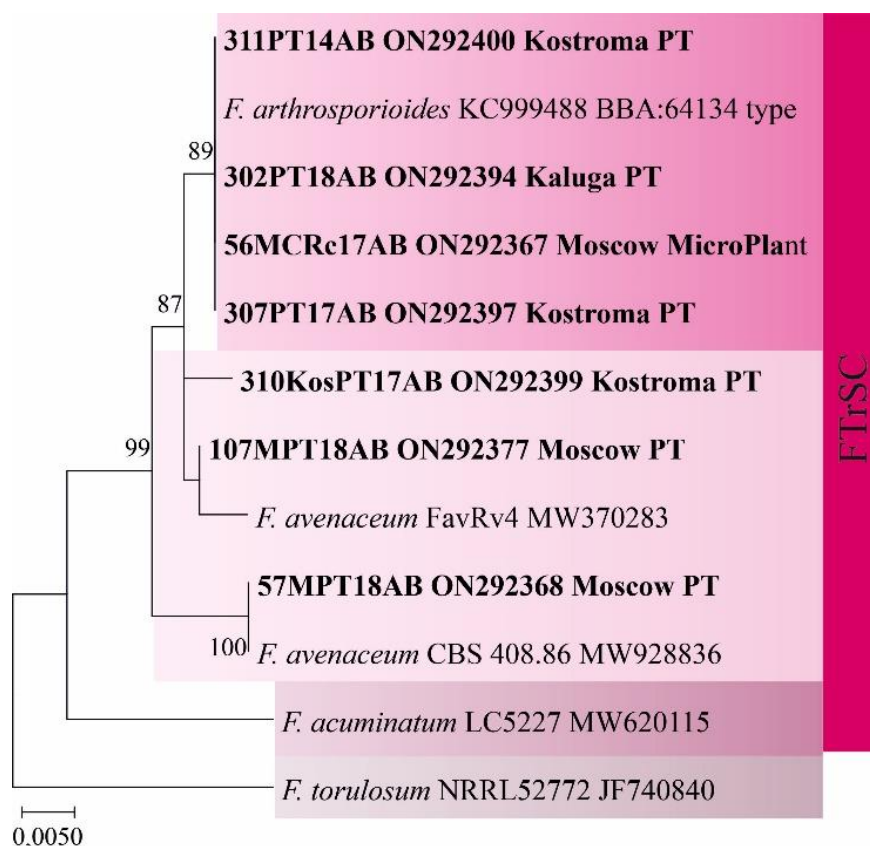
Приложение 5.3. Филогенетическое дерево *Fusarium oxysporum* species complex, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участку *tefla*. Масштабная линейка отображает 0,002 нуклеотидных замены на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Жирным выделены исследованные в данной работе штаммы.



Приложение 5.4. Филогенетическое дерево *Fusarium sambucinum* species complex, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участку *tef1α*. Масштабная линейка отображает 0,01 нуклеотидную замену на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Жирным выделены исследованные в данной работе штаммы.



Приложение 5.5. Филогенетическое дерево *Fusarium solani* species complex, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участку *tefla*. Масштабная линейка отображает 0,005 нуклеотидных замен на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Жирным выделены исследованные в данной работе штаммы.



Приложение 5.6. Филогенетическое дерево *Fusarium tricinctum* species complex и видов *Fusarium*, не входящих в комплексы, построенное методом максимального правдоподобия (ML, Tamura-Nei model) по участку *tefla*. Масштабная линейка отображает 0,005 нуклеотидных замен на сайт. Ветви отмечены показателями выше 51% среди 1000 репликантов. Жирным выделены исследованные в данной работе штаммы.

Приложение 6. Сводная таблица встречаемости видов *Fusarium* на основных культивируемых пасленовых растениях (по данным за последние семь лет)

Вид	На томате	На картофеле	На перце	Ссылка
Вне комплекса видов				
<i>F. arthrosporioides</i>		Россия (клубень, пробирочное растение)		Данная работа
<i>F. caeruleum</i>		Россия, США (клубень)		Данная работа; Christian et al., 2024
<i>F. torulosum</i>			Россия (корни)	Engalycheva et al., 2024
FTSC				
<i>F. avenaceum</i>		Россия, США (клубень)		Данная работа; Christian et al., 2024
<i>F. flocciferum</i>		Мали, Россия (клубень)		Еланский и др., 2025
FFSC				
<i>F. annulatum</i>	Россия (плод)	Россия (клубень)	Россия (плод)	Данная работа
<i>F. fujikuroi</i>			Китай (плод)	Wang et al., 2019a
<i>F. lactis</i>			Япония (плод)	Sekiguchi et al., 2021
<i>F. nygamai</i>		Иран (корни, клубни)		Mamaghani et al., 2024
<i>F. proliferatum</i>	Китай (лист, стебель)	Иран (лист, клубни)	Россия (плод)	Mamaghani et al., 2024
<i>F. sacchari</i>	ITS (Португалия)			Ribeiro et al., 2022
<i>F. subglutinans</i>	Португалия (верхушки растений), Китай			Ribeiro et al., 2022
<i>F. thapsinum</i>		Иран (клубень)		Mamaghani et al., 2024
<i>F. verticillioides</i>	Португалия (верхушки растений), Китай (корни), Кения (стебли)		Россия (стебель)	Engalycheva et al., 2024
FIESC				
<i>F. citri</i>	Россия, Уганда (Плод)		Китай, Индия (стебли)	Данная работа; Elansky et al., 2024; Wang et al., 2019b; Parihar et al., 2025
<i>F. caatigaense</i>		Мали (клубень)		Еланский и др., 2025
<i>F. clavum</i>	Россия, Италия, Португалия (плод, лист), Алжир (корни)	Россия, Иран (корни)	Россия (стебель, корень)	Данная работа; Engalycheva et al., 2024; Xia et al., 2019b; Yezli et al., 2019; Mamaghani et al., 2024

<i>F. compactum</i>	Россия (плод)		Россия (плод)	Данная работа
<i>F. duofalcatisporum</i>	Мали (плод)	Мали (клубень)		Еланский и др., 2025
<i>F. equiseti</i>	Россия (Стебель, корни), Мексика (корни), Китай (плод)	Россия (лист), Иран (клубни, корни), Дания (кожура картофеля), США (клубень)		Beltran et al., 2023; данная работа; Mamaghani et al., 2024; Christian et al., 2024
<i>F. flagelliforme</i>		Россия (лист)		Данная работа
<i>F. incarnatum</i>	Мали, Уганда, Португалия (плод), Китай (корни)	Россия (лист), Иран (корни)		Еланский и др., 2025; Elansky et al., 2024; Ribeiro et al., 2022; Mamaghani et al., 2024
<i>F. ipomoea</i>	Китай			Wang et al., 2022
<i>F. luffae</i>	Россия (стебель, плод), Китай (плод)		Китай, Турция (плод)	Данная работа; Wang et al., 2019a; Soyulu et al., 2023; Sun et al., 2024
<i>F. nanum</i>	Саудовская Аравия			Wang et al., 2022
<i>F. sulawesiense</i>			Китай (плод)	Wang. et al., 2019a
<i>F. lacertarum</i>			Китай	Nguyen et al., 2024
FNSC				
<i>F. commune</i>	Алжир (стебли)	Россия (клубень)	Россия (стебель, корень)	Данная работа, Engalycheva et al., 2024; Hamini-Kadar et al., 2010; Гагкаева и др., 2025
FOSC				
<i>F. cugenangense</i>		Россия (клубень)		Данная работа
<i>F. curvatum</i>	Россия (корень)	Россия (клубень)		Данная работа
<i>F. glycines</i>		Мали (клубень)		Еланский и др., 2025
<i>F. fabacearum</i>	Россия (плод, корень)		Россия (корень)	Данная работа
<i>F. languescens</i>	Марокко (плод)			Lombard et al., 2019
<i>F. nirenbergiae</i>	Россия (плод)	Россия, Мали (клубень), Иран (корни, клубни)		Данная работа; Mamaghani et al., 2024; Еланский и др., 2025
<i>F. odoratissimum</i>		Россия (клубень)		Данная работа
<i>F. oxysporum</i>	повсеместно (стебель)	Россия, США, Мали (клубень), Иран (клубни, корни, стебель)	повсеместно (стебель)	Chang et al., 2018; Christian et al., 2024; Mamaghani et al., 2024; Еланский и др., 2025
<i>F. oxysporum f. sp. cubense</i>	Португалия (верхушки растений)			Ribeiro et al., 2022
<i>F. oxysporum f. sp. lycopersici</i>	Повсеместно (стебли)			Mwangi et al., 2021

<i>F. oxysporum f. sp. radicis-lycopersici</i>	Повсеместно (стебли и корни)			Panno et al., 2021
<i>F. oxysporum f.sp. capsici</i>			повсеместно	Shaheen et al., 2021
<i>F. triseptatum</i>	Бразилия (стебель или корень)	Мали (клубень)		Severo et al., 2024; Еланский и др., 2025
<i>F. vanleeuwenii</i>		Россия (клубень)		Данная работа
FRSC				
<i>F. redolens</i>	Алжир (стебли)	Россия, США (клубень), Иран (корни)		Данная работа; Mamaghani et al., 2024; Christian et al., 2024; Hamini-Kadar et al., 2010
FSamSC				
<i>F. amblysporium</i>		Южная Африка		Sandoval-Denis et al., 2025
<i>F. brachygibbosum</i>	Китай (стебель), Судан	Иран (корни, клубни)	Россия (лист)	Данная работа; Liu et al., 2023; Mamaghani et al., 2024; Sandoval-Denis et al., 2025
<i>F. cerealis</i>		Нидерланды, Польша		Sandoval-Denis et al., 2025
<i>F. graminearum</i>	Португалия (верхушки растений), Китай	США (клубень)		Ye et al., 2020; Christian et al., 2024; Sandoval-Denis et al., 2025
<i>F. culmorum</i>		Мали (клубень)		Еланский и др., 2025
<i>F. sambucinum</i>		Россия (клубень), Иран (корни), Англия, Германия, Нидерланды		Данная работа; Mamaghani et al., 2024; Gavrilova et al., 2024; Sandoval-Denis et al., 2025
<i>F. seculiforme</i>		Южная Африка		Sandoval-Denis et al., 2025
<i>F. sporotrichioides</i>	Китай	Россия, США (клубень)	Россия (стебель, корни, плод)	Данная работа; Christian et al., 2024
<i>F. venenatum</i>		Россия, США (клубень)		Gavrilova et al., 2024; Christian et al., 2024
FSSC				
<i>F. falciforme</i>	Бразилия (стебель или корень)			Severo et al., 2024
<i>F. merxianum</i>		Россия (стебель)		Данная работа
<i>F. mori</i>		Россия (клубень)		Gavrilova et al., 2024
<i>F. noneumartii</i>		Россия (клубень)		Данная работа; Gavrilova et al., 2024
<i>F. petroliphilum</i>			Россия (лист)	Данная работа
<i>F. solani</i>	Китай	Россия, США, Мали (клубень), Иран (корни, стебель, клубни)	Россия (корни), Венесуэла	Engalycheva et al., 2024; Mamaghani et al., 2024; Christian et

				al., 2024; Еланский и др., 2025
<i>F. solani-melongenae</i>	Индия (почва ризосферы, стебель), Канада, США (стебли)			Moine et al., 2014; Debbarma et al., 2021
<i>F. stercicola</i>		Россия, США (клубень)		Gavrilova et al., 2024; Christian et al., 2024
<i>F. suttonianum</i>	Бразилия (стебель или корень)			Severo et al., 2024
<i>F. vanettenii</i>	Индия (корни)	Россия (клубень)		Данная работа; Gavrilova et al., 2024; Debbarma et al., 2021
<i>Fusarium chlamydosporum</i> species complex				
<i>F. chlamydosporum</i>	Китай (корни)			Chang et al., 2018