

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА



На правах рукописи

Ярмеева Мария Маратовна

Микобиота растений семейства Solanaceae

Специальность 1.5.18 Микология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2025

Диссертация подготовлена на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель **Еланский Сергей Николаевич**
Доктор биологических наук, доцент

Официальные
оппоненты **Смирнов Алексей Николаевич**
Доктор биологических наук, доцент.
ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева,
кафедра защиты растений, профессор

Ткаченко Олег Борисович,
Доктор биологических наук.
ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н.В.
Цицина РАН», научно-исследовательский отдел
экспериментальной ботаники и патологии растений,
главный научный сотрудник

Кузнецова Мария Алексеевна,
Кандидат биологических наук.
ФГБНУ ВНИИ фитопатологии, отдел болезней
картофеля и овощных культур, ведущий научный
сотрудник, заведующий отделом болезней картофеля
и овощных культур

Защита диссертации состоится «24» октября 2025 г. в ____ часов ____ минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.6 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр.12, Биологический факультет МГУ, аудитория М-1.

E-mail: dissovet_00155@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3412>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Д.М.Гершкович

Общая характеристика работы

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, каждый из которых воздействует на растение по-своему и требует специфического подхода к защите (Jones et al., 1991; Lukyanenko, 1991; Поликсенова, 2008). Поэтому точная идентификация каждого патогена является критически важной для разработки эффективных методов борьбы с инфекцией. Потери урожая от 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 микроскопических грибов на культурных растениях ведутся очень давно. Однако ранее при определении видовой принадлежности фитопатогенных грибов авторы ориентировались преимущественно на культурально-морфологические и редко на биохимические признаки. В наше время определение видовой принадлежности базируется, в основном, на определении специфичных

последовательностей ДНК, что привело к изменению систематики многих таксонов 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 таксонов, выявленных в качестве патогенов пасленовых растений, растет в первую очередь за счет добавления видов, недавно описанных на основании молекулярных данных. Значительная их доля принадлежит родам *Fusarium* и *Colletotrichum*. Видовые диагнозы, сделанные ранее на основании культурально-морфологических признаков, требуют пересмотра, так что ревизия спектра видов-возбудителей болезней становится все более актуальной задачей.

В России исследованиями микобиоты пасленовых занимаются научные группы, из которых можно выделить коллектив ученых ВНИИ защиты растений (Гагкаева и др., 2023; Gavrilova et al., 2024), 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 (Dermers 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, 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, баклажане 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 экологических 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, тестировании 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 патогенности подтверждались 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), «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 Первой 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, одна 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 обнаруженных на настоящий момент 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, всех 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.

Содержание диссертации

1. Обзор литературы

Первая часть раскрывает особенности возделывания распространенных сельскохозяйственных культур из семейства пасленовых: томата, баклажана, картофеля и стручкового (овощного) перца. В разделе рассмотрены основные агроэкологические требования к условиям выращивания, правила транспортировки и хранения продукции для минимизации ущерба, наносимого фитопатогенными грибами.

Во второй части рассмотрены известные к настоящему времени возбудители болезней культурных пасленовых растений, в том числе малоизученные представители базидиальных патогенов пасленовых растений. Отдельные подразделы посвящены подробному рассмотрению широко распространенных грибных патогенов из родов *Colletotrichum* и *Fusarium*. Проанализирован таксономический состав вышеуказанных родов, принятый ранее и используемый в настоящее время, морфологические и молекулярные методы идентификации, данные о встречаемости и патогенности для культивируемых пасленовых растений.

2. Материалы и методы

Сбор пораженных растений проводили с 2016 по 2023 годах в нескольких регионах (Московская, Калужская, Брянская, Смоленская, Костромская, Владимирская, Астраханская, Саратовская, Магаданская области, Краснодарский и Приморский края, республики Татарстан, Чувашия и Марий-Эл), в личных подсобных и специализированных хозяйствах. Всего в работе проанализировано 88 штаммов с томата (из них 35 взято из коллекции кафедры микологии и альгологии и 53 выделены лично автором), 182 изолята с картофеля (все взяты из коллекции), 12 с баклажана и 27 с перца (выделены автором). Коллекционные штаммы были ранее выделены А. Ф. Белосоховым, И. А. Кузовой, С. Н. Еланским, М. А. Побединской, Л. Ю. Кокаевой, Е. М. Чудиновой.

Для выделения отбирали пораженные плоды, стебли и листья пасленовых растений. После поверхностной стерилизации из пораженных органов растений выделяли чистые культуры с использованием метода влажных камер либо прямым посевом пораженной ткани на питательную среду картофельно-глюкозный агар (КГА) с добавлением антибиотика. Первичную идентификацию (до рода) проводили по морфологии. Определение видовой принадлежности проводили по последовательностям участков ДНК: у всех штаммов (кроме части *Fusarium* spp.) анализировали части ядерных рибосомных генов и внутренний транскрибируемый спейсер (ITS); у изолятов из рода *Fusarium* секвенировали интроны генов фактора элонгации (*tef1a*) и β -тубулина (*tub2*), у *Colletotrichum* дополнительно к ITS определяли последовательности ДНК частей генов глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы (*gapdh*), глутаминсинтетазы (*gs*) и актина (*act*). Эти последовательности признаны наиболее информативными для

разграничения видов внутри изучаемых таксонов (Dos Santos Vieira et al., 2020; O'Donnel et al., 2022).

Проверку патогенности проводили на клубнях картофеля сорта «Гала» и томатах черри молочной степени зрелости. Поверхностно стерилизованные плоды и клубни заражали суспензией конидий или, при их отсутствии, мицелием. Клубни заражали уколом, внося инокулюм внутрь тканей; плоды заражали уколом и поверхностно. Зараженный материал инкубировали в термостате при +12 °С. По прошествии 14 дней для томата или 40 дней для картофеля измеряли диаметр поражения и проводили повторное выделение штамма из искусственно зараженной ткани на питательную среду для подтверждения патогенного статуса изучаемого штамма.

3. Результаты и обсуждение

Суммарно в работе проанализировано 300 штаммов, относящихся к 72 видам из 24 родов: 59 видов из 16 родов отдела Ascomycota и 13 видов из 8 родов отдела Basidiomycota (табл. 1, 2). Среди них обнаружены рода, включающие в себя многочисленные специализированные патогенные для растений виды и внутривидовые таксоны и имеющие широкий круг растений-хозяев (*Alternaria*, *Colletotrichum*, *Fusarium*, *Rhizoctonia* и др.), а также нетипичные для агроэкосистем находки (*Athelia*, *Bjerkandera*, *Fomitopsis*). Список видов и количество штаммов, выделенных из разных культивируемых пасленовых, представлены в таблице 2.

3.1. Базидиальные грибы на пасленовых растениях

Значительная доля базидиальных представителей принадлежала широко известному фитопатогену *Rhizoctonia solani*. Из 46 выделенных с картофеля штаммов 44 относились к многоядерной группе, 2 – к двуядерной группе. Среди многоядерных выявлены анастомозные группы AG 3PT, AG 5; оба двуядерных относились к AG K. Также *R. solani* был обнаружен на перце, оба выделенных штамма принадлежали многоядерной группе AG F.

Кроме широкоизвестных видов рода *Rhizoctonia* в нашей лаборатории было выявлено несколько представителей порядка Polyporales. Из плодов томата были выделены два вида рода *Irpex* (*I. lacteus* и *I. latemarginatus*), *Phanerochaete chrysosporium*, а также базидиальные дрожжи *Pseudozyma flocculosa*. На микроклональных растениях картофеля были обнаружены *Fomitopsis subpinicola*, *Bjerkandera adusta* и *Phlebia tremellosa*; на клубнях картофеля – *Flammulina rossica*, *Athelia epiphylla*.

Все виды базидиальных грибов были определены по участку ITS, при необходимости идентификация штаммов была подтверждена также последовательностью 28S. В культуре штаммы базидиальных грибов не формировали спор (конидиальное спороношение было обнаружено лишь у *Phanerochaete*). *I. latemarginatus* формировал зачаток гименофора, но базидий и базидиоспор обнаружено не было).

Таблица 1. Рода микромицетов на пасленовых растениях (выявленные в рамках данной работы выделены зеленой заливкой; синим выделены данные коллег из нашей лаборатории; голубым — взятые из литературы данные, светло-коричневым — данные из базы GenBank)

Род	Картофель	Томат	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>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>Rhizoctonia</i>	+	+	+	+	+
<i>Sordaria</i>			+	+	
<i>Stemphylium</i>	+	+	+	+	+

*единичное обнаружение, не подтвержденное публикацией

Таблица 2. Список видов и количество штаммов, выделенных и/или проанализированных в процессе работы

Вид	Количество штаммов, выделенных с			
	картофеля	томата	перца	баклажана
<i>Acremonium</i> sp.	-	-	-	1
<i>Allophoma yuccae</i>	-	1	-	-
<i>Alternaria alternata</i>	1	6	2	1
<i>Alternaria angustiovoidea</i>	1	1	2	1
<i>Alternaria astragalicola</i>	-	1	-	-
<i>Alternaria grandis</i>	1	-	-	-
<i>Alternaria linariae</i>	-	14	-	-
<i>Alternaria multiformis</i>	1	-	-	-
<i>Alternaria protenta</i>	1	-	-	-
<i>Alternaria solani</i>	1	-	-	-
<i>Alternaria</i> sect. <i>Ulocladium</i>	-	1	-	-
<i>Athelia epiphylla</i>	1	-	-	-
<i>Apiospora guangdongensis</i>	-	-	-	1
<i>Bjerkandera adusta</i>	2	-	-	-
<i>Botrytis cinerea</i>	-	2	1	-
<i>Chaetomium globosum</i>	-	4	-	-
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	1	7	2	1
<i>Cladosporium sphaerospermum</i>	-	1	-	-
<i>Clonostachys solani</i>	1	-	-	-
<i>Clonostachys rosea</i>	1	-	-	-
<i>Colletotrichum coccodes</i>	50	1	-	-
<i>Colletotrichum nigrum</i>	-	11	7	6
<i>Flammulina rossica</i>	1	-	-	-
<i>Fomitopsis subpinicola</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium annulatum</i>	2	4	2	-
<i>Fusarium arthrosporioides</i>	3	-	-	-
<i>Fusarium avenaceum</i>	3	-	-	-
<i>Fusarium brachygibbosum</i>	-	-	1	-
<i>Fusarium caeruleum</i>	2	-	-	-

Продолжение Таблицы 2.

Вид	Количество штаммов, выделенных с			
	картофеля	томата	перца	баклажана
<i>Fusarium citri</i>	-	1	-	-
<i>Fusarium clavum</i>	-	11	-	1
<i>Fusarium commune</i>	3	-	-	-
<i>Fusarium compactum</i>	-	3	2	-
<i>Fusarium cugenangense</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium curvatum</i>	1	1	-	-
<i>Fusarium equiseti</i>	3	-	-	-
<i>Fusarium fabacearum</i>	-	3	1	-
<i>Fusarium flagelliforme</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium incarnatum</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium luffae</i>	-	2	-	-
<i>Fusarium merckianum</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium nirenbergiae</i>	8	2	-	-
<i>Fusarium noneumartii</i>	5	-	-	-
<i>Fusarium odoratissimum</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium oxysporum</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium petroliphilum</i>	-	-	1	-
<i>Fusarium proliferatum</i>	-	-	1	-
<i>Fusarium redolens</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium sambucinum</i>	8	-	-	-
<i>Fusarium solani</i>	5	-	-	-
<i>Fusarium</i> sp. 3	4	-	-	-
<i>Fusarium sporotrichioides</i>	4	-	1	-
<i>Fusarium tanahbumbuense</i>	-	-	-	1
<i>Fusarium vanettenii</i>	1	-	-	-
<i>Fusarium vanleeuwenii</i>	1	-	-	-
<i>Geotrichum silvicola</i>	-	1	-	-
<i>Irpex lacteus</i>	-	1	-	-
<i>Irpex latemarginatus</i>	-	1	-	-
<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	-	1	-	-

Вид	Количество штаммов, выделенных с			
	картофеля	томата	перца	баклажана
<i>Phomopsis phaseoli</i>	-	1	-	-
<i>Phlebia tremellosa</i>	1	-	-	-
<i>Plectosphaerella niemeijerarum</i>	-	-	1	-
<i>Plectosphaerella oligotrophica</i>	2	1	-	-
<i>Plectosphaerella plurivora</i>	1	-	-	-
<i>Plectosphaerella</i> sp.	2	-	-	-
<i>Pseudozyma flocculosa</i>	-	1	-	-
<i>Rhizoctonia</i> AG F	-	-	2	-
<i>Rhizoctonia</i> AG K	2	-	-	-
<i>Rhizoctonia solani</i> AG 5	2	-	-	-
<i>Rhizoctonia solani</i> AG 3	42	-	-	-
<i>Sordaria fimicola</i>	-	-	1	-
<i>Stemphylium vesicarium</i>	-	1	-	-
Всего штаммов	176	84	27	13
Всего видов	43	28	15	8

F. subpinicola, *B. adusta*, *I. lacteus*, *I. latemarginatus* и *P. chrysosporium* были проверены на патогенность к растениям-хозяевам: томату (тестирование проведено на плодах) или картофелю (тестирование на клубнях). Выделенные из микроклональных растений штаммы (*F. subpinicola*, *B. adusta*) не показали патогенности к клубням ни при одном из вариантов заражения, тогда как штаммы с томата (*P. chrysosporium*, *I. latemarginatus*, *I. lacteus*) поражали плоды при раневой инокуляции, а виды рода *Irpex* также развивались и при поверхностной инокуляции неповрежденных плодов. В литературе нам не удалось обнаружить какие-либо данные о патогенности полипоровых базидиомицетов к пасленовым растениям. Напротив, есть сведения о штамме *I. latemarginatus*, выделенном из здоровых тканей болгарского перца (Lee et al., 2009), метаболиты которого были способны контролировать ризоктониозную гниль; и *B. adusta*, подавляющей развитие *Fusarium* spp. (Feng et al., 2021). И если результаты наших исследований патогенной активности *B. adusta* не исключают перспективности использования вида в качестве агента биоконтроля при выращивании картофеля, то для продукции томата грибы рода *Irpex* являются патогенами.

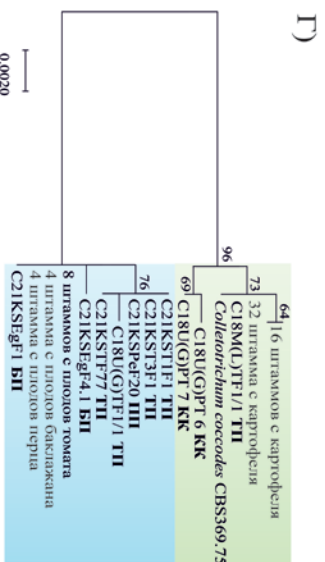
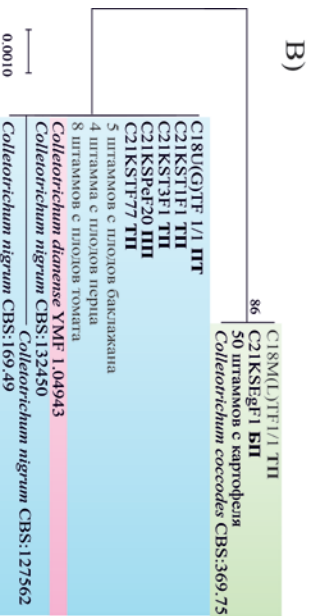
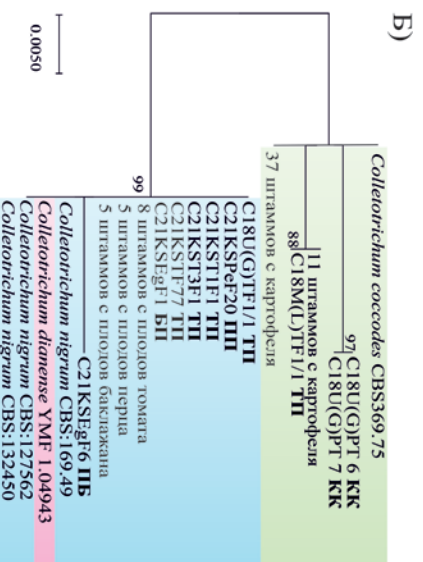
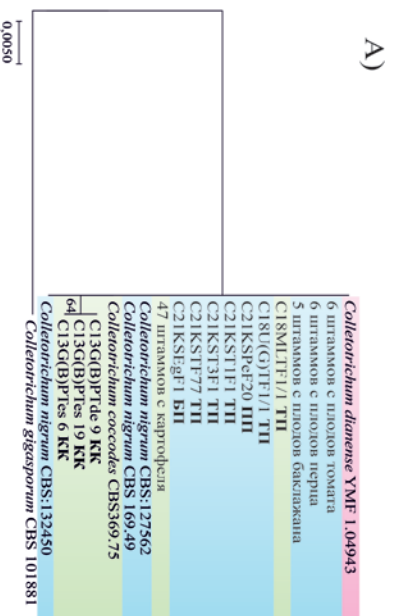


Рисунок 1. Филогенетические деревья, полученные анализом последовательностей А) участка ITS, интронов генов: Б) *garhd*, В) *act*, Г) *gs* для штаммов *Colletotrichum* spp. методом максимального правдоподобия (Maximim Likelihood, ML). Толстым цветом отмечены виды *C. nigriti*, зеленым — *C. soccoides*, красным — *C. dianense*. Масштабная линейка отображает количество нуклеотидных замен на

КК — штаммы с клубней картофеля, ТП — с плодов томата, ШП — с плодов перца, БП — с плодов баклажана

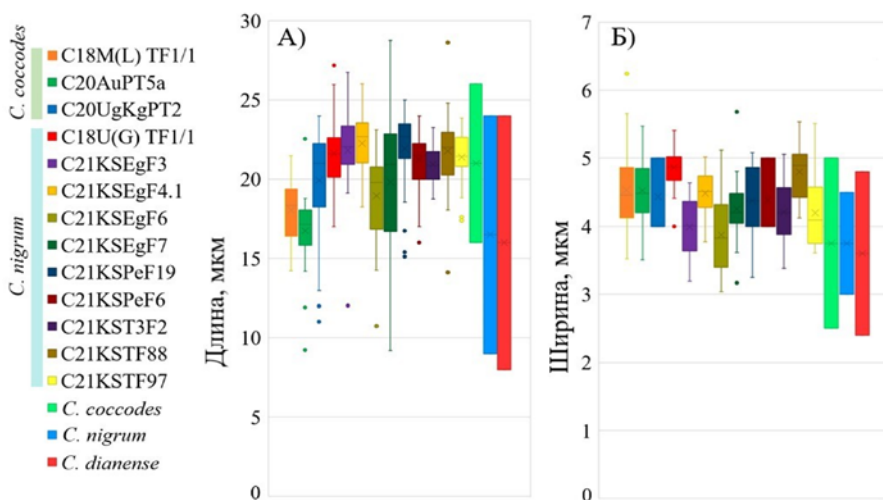


Рисунок 2. Сравнение размеров конидий *Colletotrichum* spp.: штаммов, выделенных в нашей лаборатории, и типовых штаммов. Прямоугольники охватывают диапазон от верхней до нижней квартилей, «усы» - минимальное и максимальное значения, точками отмечены выбивающиеся значения

3.2. Виды рода *Colletotrichum*

Из 74 проанализированных штаммов *Colletotrichum* большая часть (50 штаммов) получена с картофеля, и все они принадлежат виду *C. coccodes*. 11 штаммов было выделено с томата, 7 с перца и 6 с баклажана, и из этих штаммов все, кроме одного штамма с томата (C18M(L)TF1/1 – *C. coccodes*), принадлежат виду *C. nigrum*. На филогенетических деревьях, построенных методом максимального правдоподобия по отдельным участкам проанализированных генов *act*, *gaphd*, *gs* и по их совокупности, явно выделяются две клады близких видов: *C. coccodes* и *C. nigrum* (рис. 1Б, В, Г). При этом использование для определения вида региона ITS не дает результата, так как и типовые, и все исследованные штаммы попадают в одну кладу (рис. 1А). На основе анализа участков интронов *gaphd* и *act* (рис. 1Б, В) показано, что описанный в 2022 году вид *C. dianense* (Zheng et al., 2022) следует считать синонимом *C. nigrum*, что было недавно подтверждено (Chang et al., 2024).

Последовательность интрона *gs* также позволяет достоверно различить данные виды. Интересно, что при анализе данного участка у пяти штаммов (C18U(G)TF1/1, C21KST1F1, C21KST3F1, C21KSTF77, C21KSPeF20), выделенных с томата и перца и определенных по типовым участкам ДНК (*act*, *gaphd*) как *C. nigrum*, была обнаружена инсерция длиной 25 п.о., характерная для вида *C. coccodes* и отсутствующая у *C. nigrum*. Предположительно, эти штаммы являются межвидовыми гибридами *C. coccodes* и *C. nigrum*. Один штамм с плода баклажана (C21KSEgF1) по участку гена *gaphd* попадал в кладу

C. coccodes, а по генам *act* и *gs* — в кладу *C. nigrum*. Так как по совокупности всех проанализированных участков данный штамм все же оказывался внутри клады *C. nigrum*, он был отнесен именно к этому виду.

Для 13 штаммов *C. nigrum* и *C. coccodes* с разных растений-хозяев была изучена морфология. Размеры и форма конидий и ацервул оказались практически идентичны, так что сравнение видов с привлечением литературных данных (типовых образцов *C. nigrum*, *C. coccodes*, *C. dianense*; по Liu et al., 2011; Liu et al., 2013; Zheng et al., 2022) не позволяет выявить достоверных различий, размеры полностью перекрываются (рис. 2).

Все 10 проверенных на патогенность штаммов, вне зависимости от вида или растения с которого были выделены, оказались способны заражать и плоды томата, в том числе при поверхностной инокуляции, и клубни картофеля (табл. 3). До 2024 года данных о встречаемости *C. nigrum* на картофеле не было, хотя в нашей работе показано, что штаммы данного вида способны вызывать поражение клубней наравне со штаммами вида *C. coccodes*. Но в последний год стали появляться сведения об обнаружении *C. nigrum* на картофеле (Chang et al., 2024).

Таблица 3. Скорость развития инфекции при заражении клубней картофеля и плодов томата видами рода *Colletotrichum*, мм/сут.

Вид	Растение-хозяин*	Диапазон скорости развития инфекции, мм/сут.		
		на картофеле при раневом заражении	на томате при раневом заражении	на томате при наружном заражении
<i>C. coccodes</i>	К	0,21-0,43	0,49-0,59	0,15-0,17
<i>C. nigrum</i>	Б	0,19-0,21	0,30-0,40	0,04-0,18
<i>C. nigrum</i>	П	0,17-0,69	0,39-0,49	0,13-0,50
<i>C. nigrum</i>	Т	0,10-0,33	0,55-0,72	0,10-0,56

* К —картофель, Б — баклажан, П — перец болгарский, Т — томат.

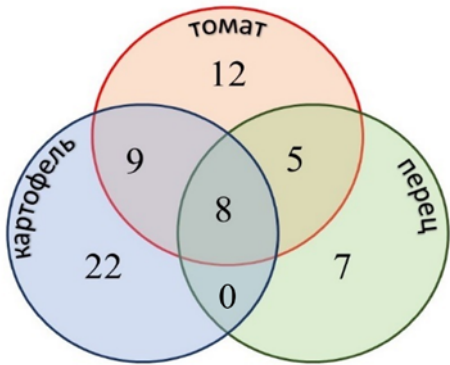


Рисунок 3. Диаграмма Венна, отображающая сходство видового состава *Fusarium* (с привлечением литературных данных, приведено число видов)

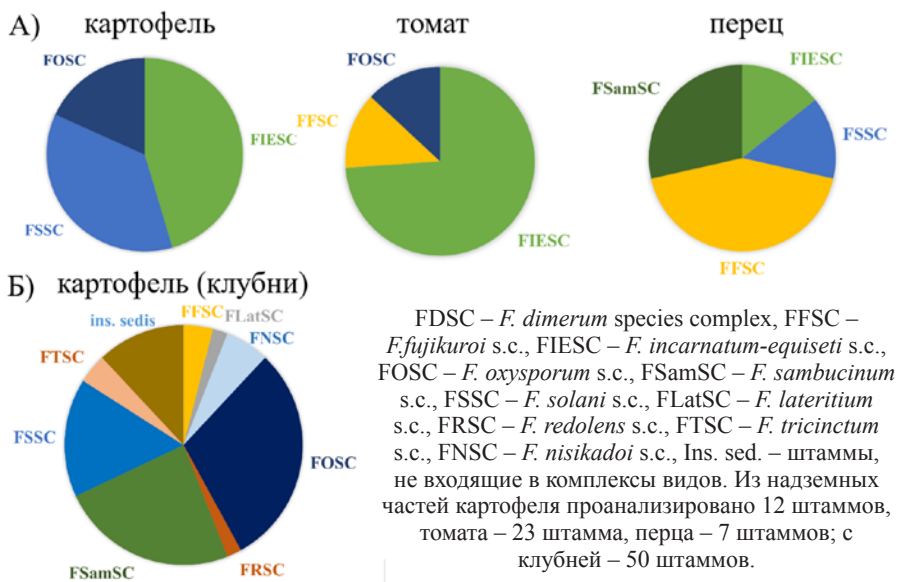


Рисунок 4. Диаграммы соотношения выявленных комплексов видов *Fusarium* на надземных (А) и подземных (Б) частях пасленовых растений.

3.3. Виды рода *Fusarium*

Всего в работе проанализировано 98 штаммов, принадлежащих 29 видам из 9 видовых комплексов и еще двум видам, не входящим в видовые комплексы. Из томата были выделены 27 штаммов рода *Fusarium*, которые на основании анализа последовательности *tefla* были отнесены к 8 видам из 3 видовых комплексов. С перца были выделены 9 штаммов, относящихся к 7 видам из 5 видовых комплексов. Оба штамма с баклажана принадлежали к двум видам комплекса *F. incarnatum-equiseti* (FIESC). 60 проанализированных штаммов с картофеля принадлежали 22 видам из 9 видовых комплексов. В целом, сходство видового состава *Fusarium* на разных пасленовых оказалось сравнительно небольшим. Даже с привлечением литературных данных из более чем 100 видов *Fusarium*, описанных и признанных к настоящему моменту (O'Donnel et al., 2020), лишь 8 отмечено на всех трех исследованных культурах (рис. 3,4). С надземных частей растений картофеля было выделено лишь 12 штаммов из 3 видовых комплексов (рис. 4А).

Наиболее богат видами и числом штаммов на томате оказался FIESC; наиболее часто выделяемым видом – *F. clavum* (11 штаммов). На клубнях картофеля в России штаммы FIESC встречаются крайне редко (были отмечены только в Крыму, неопубликованные данные С. Н. Еланского), при этом в более

южных странах их выделяют с клубней картофеля достаточно регулярно, и доля данного комплекса относительно всего разнообразия видов рода *Fusarium* в составе микобиоты клубней может быть до 13-19% (Elansky et al., 2024). На клубнях картофеля в России преобладающими видовыми комплексами *Fusarium* оказались *F. oxysporum* и *F. sambucinum* (рис. 4Б).

Таблица 4. Скорость распространения инфекции при раневом заражении *Fusarium* spp. на клубнях картофеля и плодах томата.

Вид	Число протестируемых штаммов	Растение-хозяин*	Скорость роста	
			На картофеле, мм/сут.	На томате, мм/сут.
<i>F. annulatum</i>	1	К	0,03	—
	1	Т	0,21	0,56
<i>F. proliferatum</i>	1	Т	0,17	1,21
<i>F. avenaceum</i>	1	К	0,33	—
<i>F. citri</i>	1	Т	—	0,57
<i>F. clavum</i>	5	Т	0,05-0,08**	0,24-1,18
	1	Б	0,12	1,32
<i>F. commune</i>	3	К	0,03-0,05	—
<i>F. compactum</i>	1	Т	—	3,13
	1	П	—	0,47
<i>F. equiseti</i>	2	К	0,03	0,51-1,07
<i>F. fabacearum</i>	3	Т	0,10-0,21	0,5-0,83
<i>F. incarnatum</i>	1	К	0,04	0,63
<i>F. languescens</i>	1	К	0,01	—
<i>F. luffae</i>	2	Т	0,08	0,38-0,60
<i>F. merxianum</i>	1	К	0,01	1,07
<i>F. nirenbergiae</i>	1	Т	—	2,75
<i>F. proliferatum</i>	1	К	0,00	—
<i>F. redolens</i>	1	К	0,04	—
<i>F. sambucinum</i>	2	К	0,09-0,10	0,93-1,67
<i>F. sporotrichioides</i>	3	К	0,02-0,08	0,63-0,77
	1	П	0,12	1,50
	1	СС	0,08	0,50

* Т — томат, К — картофель, Б — баклажан, П — перец, СС — сахарная свёкла;

** данные приведены в виде: минимальное – максимальное значение.

Среди штаммов, выделенных с надземных частей растения, комплекс видов *F. incarnatum-equiseti* в России встречается достаточно часто (рис. 4А). Среди видов, обнаруженных на перце, FIESC уступает по процентному соотношению видам комплексов *F. fujikuroi* и *F. sambucinum*.

Ряд штаммов *Fusarium*, в особенности виды, ранее не выявленные как патогены картофеля и томата, были проверены на патогенность. В экспериментах все исследованные штаммы *Fusarium* были способны вызывать инфекцию на поврежденных плодах томата, но скорость инфекции для каждого из них различалась, в том числе и внутри одного вида (табл. 4). Клубни картофеля оказались способны заразить не все штаммы. В тех же случаях, когда инфекция развивалась, скорость её распространения варьировала в меньших пределах, чем при поражении плода томата: для картофеля не превышала значения 0,33 мм/сут., тогда как для томата достигала 3,13 мм/сут.

3.4. Прочие патогены пасленовых

На томате выявлены представители родов *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Geotrichum*, *Pseudozyma*, *Allophoma*, *Stemphylium*, *Botrytis*; на картофеле — *Clonostachys*, *Plectosphaerella*, на перце — *Botrytis*, *Plectosphaerella*, *Sordaria*; на баклажане — *Apiospora*. На всех четырех пасленовых культурах обнаружены *Alternaria* spp. и *Cladosporium* spp. Некоторые новые для растений виды были описаны совсем недавно: например, *Allophoma yuccae* (Senanayake et al., 2023) или *Geotrichum silvicola* (Pimenta et al., 2005), и поэтому оказались в числе новых, хотя другие виды этих родов известны на пасленовых растениях довольно давно.

В работе суммарно было выделено более 55 штаммов рода *Alternaria*, из которых 15 отнесены к группе крупноспоровых (*Alternaria* sect. *Poegi*: *A. alternariacida*, *A. grandis*, *A. linariae*, *A. solani*, *A. protenta*), а остальные – к группе мелкоспоровых видов (*A. alternata*, *A. angustiovoidea*, *A. astragalicola*). Мелкоспоровые виды рода *Alternaria* оказались одной из наиболее часто встречающихся групп, а вид *A. alternata* был выделен со всех четырех пасленовых культур.

Тесты на патогенность к растениям-хозяевам были проведены для пяти штаммов *Alternaria*: трех крупноспоровых *A. linariae* с томата (штаммы T93, T94, T96) и двух мелкоспоровых видов с картофеля (штаммы AB63 *A. multiformis*, AB41 *A. angustiovoidea*; выделены А. Ф. Белосоховым). Мелкоспоровые виды оказались неспособны заразить картофель, а из крупноспоровых все протестированные штаммы оказались способны вызывать поражение плодов томата (табл. 5).

Также на патогенность к плодам томата были проверены некоторые из видов, ранее не описанных на томате и перце. При этом патогенность к плодам показали все протестированные штаммы, за исключением *Sordaria*. Представители рода *Sordaria* являются сапротрофами; при этом есть сведения об эндофитных штаммах *Sordaria fimicola* (Newcombe et al., 2016) и предложения использовать вид в качестве агента биоконтроля. В нашем исследовании штамм также не показал патогенной активности.

Виды рода *Plectosphaerella* встречались повсеместно в почве, в ассоциации с растениями, в том числе с культивируемыми, но как правило, в их подземных частях. Однако четыре из пяти исследованных нами штаммов не развивались на клубнях в тестах на патогенность. Вероятно, они присутствовали на клубнях, с которых были выделены, в качестве сапротрофов.

Таблица 5. Патогенность штаммов разных видов к клубням картофеля и плодам томата.

Штамм	Вид	Скорость инфекции, мм/сут.
Клубни картофеля, инокуляция уколом		
18Plectosp	<i>Plectosphaerella</i> sp.	0
21MKKK2	<i>Plectosphaerella</i> sp.	1,3
AB210	<i>Plectosphaerella plurivora</i>	<0,05
AB256	<i>Plectosphaerella oligotrophica</i>	0
AB45	<i>Plectosphaerella oligotrophica</i>	0
AB63	<i>Alternaria multiformis</i>	0
AB41	<i>Alternaria angustiovoidea</i>	0
Плод томата, инокуляция уколом		
T93	<i>Alternaria linariae</i>	1,3
T34	<i>Cladosporium sphaerospermum</i>	1,2
T76	<i>Geotrichum silvicola</i>	2,9
Рер36	<i>Sordaria fimicola</i>	0
Плод томата, поверхностная инокуляция без повреждения		
T94	<i>Alternaria linariae</i>	0,14
T96	<i>Alternaria linariae</i>	0,32

3.5. Новые выявленные патогены

В процессе работы ряд видов был обнаружен на исследованных пасленовых растениях впервые для мировой науки (табл. 6) и России (табл. 7). Некоторые из этих видов хорошо известны, но ранее не встречались на исследуемых растениях как патогены (ксилотрофные представители родов *Irpex*, *Phanerochaete*), другие (*Ap-iospora guangdongensis*, ряд видов *Fusarium*) были описаны недавно и на настоящий момент недостаточно исследованы. Среди новых для России находок в первую очередь оказались виды, неразличимые по морфологии без применения методов молекулярной идентификации (*Colletotrichum nigrum* и *C. coccodes*, *Fusarium* spp.).

Таблица 6. Фитопатогены паслёновых, впервые обнаруженные при выполнении данной работы

Новые патогены пасленовых	Растение, с которого вид выделен в работе
<i>Allophoma yuccae</i>	Томат (лист)
<i>Apiospora guangdongensis</i>	Баклажан (лист)
<i>Fusarium curvatum</i>	Картофель (клубни), томат (корень)
<i>F. fabacearum</i>	Томат (плод, корни), перец (корни)
<i>F. nirenbergiae</i>	Томат (плод)
<i>F. odoratissimum</i>	Картофель (клубни)
<i>F. cugenangense</i>	Картофель (клубни)
<i>F. vanleeuwenii</i>	Картофель (клубни)
<i>F. proliferatum</i>	Перец (плод)
<i>F. annulatum</i>	Картофель (клубни), томат (плод), перец (плод)
<i>F. flagelliforme</i>	Картофель (лист)
<i>F. compactum</i>	Томат (плод), Перец (плод)
<i>F. petroliphilum</i>	Перец (лист)
<i>F. merckxianum</i>	Картофель (стебли)
<i>F. brachygibbosum</i>	Перец (лист)
<i>F. sporotrichioides</i>	Перец (плод)
<i>F. commune</i>	Картофель (лист)
<i>F. arthrosporioides</i>	Картофель (клубни)
<i>Irpex lacteus</i>	Томат (плод)
<i>I. latemarginatus</i>	Томат (плод)
<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	Томат (плод)
<i>Geotrichum silvicola</i>	Томат (плод)

F. arthrosporioides, *F. flagelliforme*, *F. commune*, *F. odoratissimum*, *F. vanleeuwenii*, *F. cugenangense*, *F. merckxianum* впервые отмечены на картофеле; *F. curvatum* – на томате и картофеле; а *F. fabacearum* и *F. compactum* – на томате и перце. *F. nirenbergiae* – на томате, *F. brachygibbosum*, *F. proliferatum*, *F. petroliphilum* и *F. sporotrichioides* – на перце. Вид *F. annulatum* впервые обнаружен на всех трех исследованных растениях впервые в мире. Кроме того, ряд видов, уже описанных на соответствующих растениях в мире (Gilardi et al., 2021; Sun et al., 2024), был обнаружен и в России: *F. caeruleum*, *F. avenaceum*, *F. equiseti*, *F. sporotrichioides*, *F. redolens* на картофеле; *F. clavum* – на томате и баклажане; *F. citri* и *F. luffae* — на томате. Все выделенные с томата и с перца виды оказались первыми обнаружениями на данных растениях для России.

Несомненно, с развитием методов идентификации, изменением климатических условий и изменением системы таких крупных родов, как *Fusarium* или *Colletotrichum*, будут продолжать появляться данные о находках новых видов на растениях, в том числе и на растениях семейства пасленовые.

Таблица 7. Фитопатогены паслёновых, впервые обнаруженные в России при выполнении данной работы

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

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. При выполнении данной работы были выявлены 16 видов рода *Fusarium*, ранее неизвестных как патогены картофеля, томата, перца и баклажана, и еще 10 видов, ранее не отмечавшихся на вышеуказанных культурах в России (табл. 6, 7). 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, отличающиеся высокой агрессивностью, в стеблях картофеля и в корнях перца впервые в России были обнаружены двудерные ризоктонии групп AG K и AG F соответственно. При этом 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 позволяют 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, повысить качество продукции и рентабельность производства.

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 (*gapdh*) 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 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 (только 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 публикаций в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, SCOPUS и базе ядра Российского индекса научного цитирования «eLibrary Science Index», рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова

1. Kokaeva L. Y., Chudinova E. M., Berezov A. Y., **Yarmeeva M. M.**, Balabko P. N., Belosokhov A. F., Elansky S. N. Fungal diversity in tomato (*Solanum lycopersicum*) leaves and fruits in Russia // Journal of Central European Agriculture. 2020. Vol. 21, no. 4. P. 809–816: <https://doi.org/10.5513/JCEA01/21.4.2869> [WoS, Scopus, SNIP 0.38, SJR 0.21] 0.924/0.081(здесь и далее приведен объем публикации в печатных листах и вклад автора в печатных листах)

Автор участвовал в анализе штаммов.

2. **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. Vol. 128. №. 5. P. 1253-1261: <https://doi.org/10.1007/s41348-021-00490-7> [WoS, Scopus, SNIP 0.92, SJR 0.46] 1.040/0.866

Автор участвовал в исследовании генетического разнообразия и в анализе устойчивости к фунгицидам, написании основного текста.

3. 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. №. 14. Article 685: <https://doi.org/10.3390/d14080685> [WoS, Scopus, SNIP 0.85, SJR 0.59] 1.271/0.092

Автор участвовал в выделении, морфологической идентификации и анализе штаммов.

4. Belosokhov A. F., **Yarmeeva M. M.**, Kokaeva L. Y., Chudinova E. M., Mislavskiy S. M., Elansky S. N. *Trichocladium solani* sp. nov. – a new pathogen on potato tubers causing yellow rot // Journal of Fungi. 2022.V. 8. №. 11. Article 1160: <https://doi.org/10.3390/jof8111160> [WoS, Scopus, SNIP 1.19, SJR 0.93] 1.964/0.520

Автор участвовал в молекулярной идентификации, морфологическом описании штаммов, тестировании их на патогенность, подготовке материала к депонированию в ВКМ.

5. **Yarmeeva M. M.**, Kutuzova I. A., Kurchaev M. L., Chudinova E. M., Kokaeva L. Y., Belosokhov A. F., Belov G., Elansky A. N., Pobedinskaya M. A., Tsindeliani A. A., Tsvetkova Y. V., Elansky S. N. *Colletotrichum* species on cultivated Solanaceae crops in Russia // Agriculture. 2023. Vol. 13. №. 3. Article 511: <https://doi.org/10.3390/agriculture13030511> [WoS, Scopus, SNIP 1.04, SJR 0.61] 2.310/1.790

Автор участвовал в выделении, молекулярной идентификации, анализе патогенности и морфологических признаков штаммов, подготовке текста и иллюстраций, публикации материалов.

6. 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 [Scopus, SNIP 0.43, SJR 0.22] 1.271/0.231

Автор участвовал в выделении и идентификации штаммов.

7. **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. [Scopus, SNIP 0.43, SJR 0.22] 1.386/0.693

Автор участвовал в выделении, молекулярной идентификации, анализе патогенности и морфологических признаков штаммов, подготовке текста и иллюстраций публикации.

8. **Ярмеева М.М.**, Белосохов А.Ф., Еланский А.С., Чудинова Е.М., Кокаева Л.Ю., Балабко П.Н., Еланский С.Н. Базидиомицеты, изолируемые с растений картофеля и томата // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2025. Т. 130. Вып. 2. С. 29–40. [ИФ РИНЦ 0.22] 1.275/ 0.753

Автор участвовал в выделении и анализе штаммов, написании текста.

Статьи в журналах из перечня ВАК

1. 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. [1.12/ 0.21]

Автор участвовал в тестировании штаммов на устойчивость к фунгицидам.