

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт  
им. В.Л. Комарова Российской академии наук

На правах рукописи



подпись

**Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-  
квалификационной работы (диссертации)**

**«ПОРЯДОК EXOBASIDIALES (BASIDIOMYCOTA) В РОССИИ»**

**по направлению подготовки**  
06.06.01 Биологические науки  
направленность (профиль)  
03.02.12 Микология

Аспирант Дудка Василий Андреевич

Научный руководитель д.б.н., Змитрович Иван Викторович

Санкт-Петербург

13 июня 2023 г.

# ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

## Актуальность темы исследования

Данная работа посвящена одному из малоисследованных порядков базидиальных грибов – *Exobasidiales*. Почему данный порядок так мало изучен микологами? Скорее всего, из-за того, что его немногочисленные представители рассеяны по всему земному шару, – от Арктики до Огненной земли. Большая часть разнообразия данного порядка находится в тропической и субтропической зонах. Эти зоны исторически хуже исследованы т.к. отдалены от основных микологических исследовательских центров. Но в связи с прогрессом в микологических исследованиях в странах, территория которых принадлежит к тропикам или субтропикам, стала приоткрываться завеса тайны над проблемами разнообразия и происхождения порядка. Сейчас становится ясно, что центр разнообразия порядка и, скорее всего, его происхождения, находится вовсе не в умеренной зоне, как считалось ранее.

На данный момент существует лишь несколько значимых монографий, связанных с порядком *Exobasidiales*, например, работы Наннфельдта (Nannfeldt, 1981) (род *Exobasidium* в Европе), Севела (Savile, 1959) (род *Exobasidium* в Канаде), Гоймана (Gäumann, 1922, род *Kordyana*) и Бёрта (Burt, 1915) (род *Exobasidium* в Северной Америке), большая часть из которых, к сожалению, устарела. Большая часть литературы представлена отдельными статьями, чаще всего с описанием одного вида. Не может не радовать, что недавно вышла замечательная фундаментальная работа Пиепенбринга и соавторов (Piepenbring et al., 2012) по роду *Graphiola*. Исходя из изложенного, назрела необходимость фундаментальной монографической обработки порядка *Exobasidiales*.

## Цели и задачи исследования

Цель исследования – комплексное изучение порядка экзобазидиальных грибов в России. Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

- 1) Максимально полно выявить видовое разнообразие порядка *Exobasidiales* на основе литературных данных, российских и зарубежных гербариев и личных сборов на исследуемой территории;
- 2) Провести молекулярно-филогенетическую (мультигенный анализ) ревизию порядка с использованием гербарного материала и собственных сборов. На основе морфологических и молекулярно-генетических данных провести таксономический анализ: выявить границы таксонов и уточнить родовые и видовые концепции.
- 3) Уточнить субстратную специализацию представителей порядка и классифицировать симптомы поражения растений-хозяев, выявить их полиморфизм;

4) Провести анализ параметров биоразнообразия, эколого-ценотический и географический анализ выявленного видового состава.

### **Научная новизна результатов**

Проведена ревизия видов порядка Exobasidiales в России в результате чего выявлены новые таксоны экзобазидиальных грибов для исследуемой территории, пересмотрены ранее отмеченные виды, а также описан новый вид *Exobasidium* для науки. Для ряда видов экзобазидиальных грибов впервые получены последовательности ITS, LSU региона яДНК и *tef1*. Проведенные молекулярно-генетические исследования подтверждают видовую концепцию об узкой специализации на питающих растениях для видов порядка Exobasidiales. Полученные результаты совпадают с принятой в настоящее время системой родов и семейств внутри порядка Exobasidiales. В ходе исследования для всех видов, выявленных на территории России, была подтверждена субстратная специализация. Данное исследование также подтвердило, что полиморфизм признаков, проявляемый у представителей рода *Exobasidium*, связан со временем и местом инфицирования подходящего субстрата. Расширено представление о распространении видов порядка Exobasidiales на территории России на основе гербарного материала, личных сборов и открытых баз данных. Для ряда видов выявлены предпочтения к определенному местообитанию.

### **Теоретическая и практическая значимость проведенных исследований**

Представители порядка Exobasidiales являются паразитическими грибами преимущественно вересковых растений в частности таких важных лесных ягодных кустарничков как черника (*V. myrtillus*), брусника (*V. vitis-idaea*), голубика (*V. uliginosum*), клюква (*V. oxycoccos*), а также на таком важном культурном растении как чай (*Camellia sinensis*). Также ряд представителей экзобазидиальных грибов паразитирует на видах рода *Rhododendron* которые часто используются в садово-парковом строительстве.

### **Методология и методы исследования**

Проведенное исследование основано на оригинальном материале, собранном с 2019 по 2022 гг. Сбор материала осуществлялся лично автором в Ленинградской области, Мурманской области, Красноярском крае, Приморском крае и Ханты-Мансийском автономном округе.

Всего за период исследований автором было собрано 120 образцов экзобазидиальных грибов. Коллекция хранится в лаборатории Систематики и географии грибов БИН РАН.

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Симптомы поражения, вызываемые экзобазидиальными грибами.
2. Полиморфизм признаков экзобазидиальных грибов на примере *Exobasidium vaccinii* (Fuckel) Woronin.
3. Изменение строения тканей хозяина при поражении экзобазидиальных грибов.
4. Особенности микроструктурного строения экзобазидиальных грибов.
5. Brachybasidiaceae и *Kordyana commelinae* Petch - новое семейство и вид для России
6. *Exobasidium cordilleranum* Savile, *Exobasidium inconspicuum* Nagao & Ezuka, *Exobasidium woronichinii* Nagao - новые виды для России.
7. *Exobasidium nannfeldtii* V.A. Dudka - новый вид для науки.
8. Филогенетический анализ исследуемых видов порядка Exobasidiales в России
9. Распространение порядка Exobasidiales в России.
10. Субстратная специализация видов порядка Exobasidiales, выявленных на территории России.
11. Экологические аспекты экзобазидиальных грибов.

### **Апробация результатов исследования**

Основные результаты работы были представлены на «V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге», Санкт-Петербург, БИН РАН, 25.04.2022-29.04.2022, секционный докладчик и на «Международном семинаре по биоразнообразию на базе Варзобской горно ботаническом станции Кондара», Душанбе, Таджикистан, с 19 по 26 июня. Также по теме диссертации опубликовано 4 работ в отечественных и зарубежных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science (Dudka & Zmitrovich, 2020; Dudka & Zmitrovich, 2021; Dudka, 2022; Dudka, 2023).

# ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## Глава 1. История изучения порядка Exobasidiales

### 1.1. Истории изучения порядка и его систематическое положение в разных системах

История изучения порядка Exobasidiales по сравнению с многими другими таксонами невелика. В основном это описания новых таксонов, локальные списки и работы, посвященные отдельным родам порядка. Обобщающей работы по порядку Exobasidiales до сих пор не существует.

Историю изучения порядка Exobasidiales сложно представить в единой временной шкале т.к. практически все рода возникали независимо друг от друга (за исключением современных) и на протяжении многих лет существовали независимо и лишь 30 лет назад слились в единый порядок. По этой причине построение изложения истории этого порядка будет начинаться как отдельные сюжеты про историю изучения родов, которые в конце как отдельные корни растения подходить к единому стеблю – порядку. История родов будет идти в хронологическом порядке.

Первым представителем порядка Exobasidiales был описан вид *Phacidium phoenicis* Moug. ex Fr. описанный Жан-Батистом Мужо на финиковой пальме (*Phoenix dactylifera* L.) из Италии который Элиас Магнус Фриз отнес к порядку Ругеномицетес (ссылка). Позднее Пьер-Антуан Пуат в своей работе (ссылка) детально рассмотрел морфологию, биологию и фенологию данного вида и выделил его в отдельный род *Graphiola* с единственным видом *Graphiola phoenicis* (Moug. ex Fr.) Poit. Данная работа долгое время существовал одна. Положение данного рода в системе грибов менялось многократно, а его родство с другими представителями экзобазидиальных грибов было установлено не так давно. Подробнее про этот род будет рассмотрено ниже.

Поражения на листьях *Vaccinium vitis-idaea* вызываемые *Exobasidium vaccinii*, довольно заметны, однако история их изучения очень скудна. Эти поражения отмечались уже в XVII веке (Gäumann, 1922), но то как это поражение назвали в те времена нам пока неизвестно. Это наблюдение впоследствии было полностью забыто и не оставило никакого следа в ранней литературе. В (неопубликованной) оригинальной рукописи "Larponia illustrata", основанной на его путешествии в Лапландию в 1695 году, О. Рудбек нарисовал поражение на *V. vitis-idaea*, которая, по-видимому, представляет собой поражение *Exobasidium* (Gertz, 1928). Болезнь была переопределена только в 1861 году, когда Фукель описал грибом *Fusidium vaccinii* Fuckel., появляясь описание в двух "формах", одна из которых покрывает всю нижнюю сторону листа *V. myrtillus*, а другая образует гипертрофированные вогнутости листа на *V. vitis - idaea*. Постепенно стали появляться

сведения о новых хозяевах и морфологии данного вида. При установлении рода *Exobasidium* Воронин (Woronin, 1867) в своей фундаментальной работе рассматривал только “ограниченный” таксон на *V. vitis-idaea*. По наличию гербарных образцов в гербарии LE сохранившиеся от М.С. Воронина, он этот вид понимал широко. Но не только Воронин так считал. Разницу в системном поражении или в локальном воспринимались как экологические изменения или приписывались возрастной стадии.

Фукель (Fuckel, 1861) вскоре показал, что *Exobasidium* вызывает заметные галлы-яблоки на *Rhododendron ferrugineum* в альпах, которые на тот момент были известны как зооцеидии.

Томас подробно описал две формы *Exobasidium* и придумал для них названия “forma circumscripta” и “forma ramicola”. В своей статье Магнус сделал поспешное отождествление последнего с только что описанным *E. vaccinii-uliginosi* (Spegazzini, 1887), полагая, что все “forma ramicola” *Exobasidium* могут без микроскопического исследования быть отнесены к нему. Сам Томас, к сожалению, не дал никаких микроскопических данных, и ни он, ни его противник не заметили различия между “ограниченными” и действительно “системными” инфекциями. Его исследования также канули в лету, пока их не раскопал Юэель в 1912 году.

Тем не менее некоторые “forma ramicola” инфекции были рано описаны как вызванные собственными видами, например *E. andromedae* Karsten (1882) на *Andromeda polifolia*, *E. oxycocci* Rostrup (1885) на *Vaccinium oxycoccos* и др. *E. cassiopes* Pec. (1893) на *Cassiope mertensiana*.

Первая критическая таксономическая оценка рода являлся пересмотр Юэлем скандинавских таксонов, в котором он использовал симптомы (“локальный” или “системный” мицелий), базидии (размер, количество стеригм) и споры (форма и размер). Он выделял 10 вересковых видов хозяев и 19 комбинациях хозяев-паразитов (“расы хозяев”) и объединил их в шесть видов *Exobasidium*.

Независимо от пересмотра Юэля, пересмотр сделал Линд на датских таксонах. Он также придавал большое значение различиям между “ограниченным” и “проникающим” мицелием и признал 5 датских видов.

В следующем пересмотре, сделанном Бурт, рассматривал Северную Америку (и Европу), им были приняты только два вида *Exobasidium* на вересковых хозяевах, а именно: *E. vaccinii* на 23 вида-хозяина с небольшими стройными спорами, которые растут на базидии с 4 стеригмами и *E. vaccinii-uliginosi* на трех видах *Vaccinium* и отмечены более крупные споры на базидиях с двумя стеригмами. Т.е. крупноспорные находятся на базидиях с двумя стеригмами, в то время как мелкоспорные на 4х. К этому чрезмерному

слиянию его привело тщательное изучение превосходных иллюстраций Воронина к различным симптомам *E. vaccinii*, в интерпретации которых он был сбит с толку своим недостаточным полевым опытом. На иллюстрациях Воронина видно, что он сливал поражения растений, вызываемые *E. andromedae* Karst., *E. oxycocci* и *E. cassiopes*, в один вид *E. vaccinii*.

Приобретения, главным образом из обширных полевых поездок в Северную и северо-западную части Северной Америки, привели Сэвила (Savile, 1959) к следующей пересмотру, в которой были признаны *E. empetri* S. Ito & Otani и 10 таксонов на эриковых хозяевах, 7 видов и 3 разновидности (один из них позже был поднят до особого ранга (Savile, 1959). Ряд более или менее отклоняющихся образцов, недостаточно известных для однозначного суждения, помещен в *E. vaccinii* s. lat. Тем не менее, *E. vaccinii* s. str. имеет 11 цитируемых синонимов и охватывает образцы из 7 родов-хозяев и 22 видов-хозяев. Его таксономические критерии основаны главным образом на спорах и базидиях, тогда как симптомы играют подчиненную роль, “локализованные” и “системные” инфекции появляются бок о бок у полифагов *E. vaccinii*. С другой стороны, остальные его таксоны, моно- или олигофаговые, в последнем отношении однородны, 5 из них являются “локализованными” и 5 - “системными”.

Разносторонние исследования (физиологические, морфологические и серологические) Сундстрема пролили новый, более твердый и ясный свет на таксономическую структуру экзобазидиальных грибов (Nannfeldt, 1981). Используя классификацию Юэля в качестве основы для работы, он культивировал 67 изолятов (“штаммов”), представляющих 15 комбинаций хозяев-паразитов (“рас-хозяев”) из 8 видов эриковых растений. Морфология и всхожесть были изучены еще у двух рас-хозяев, которые, к сожалению, отказались культивироваться (Piątek et al., 2012).

Здесь следует только добавить, что Сундстром предоставил полное доказательство отличия “локализованных” и “системных” инфекций. Он дважды обнаружил “двойные инфекции” на *Vaccinium vitis-idaea* (т. е. гипертрофированные листовые пятна на листьях, также “системно” зараженные), смог изолировать возбудителя гриба от каждого вида инфекции и обнаружил, что они ведут себя во всех отношениях точно так же, как расы-хозяева, обычно вызывающие “локализованные” и “системные” инфекции соответственно на указанном хозяине.

Европейскую флору дополнил Донка (Nannfeldt, 1981). Он основывался на классификации Юэля, и число принятых видов на европейских эрикоидных хозяевах составляет 15 (+ один сомнительный). Четыре дополнительных вида, не являющихся или только сомнительно родственными по происхождению, находятся на хозяевах других

семейств, а именно: *E. citri* Siemaszko (on Citrus, Rutaceae), *E. lauri* Geyler (on Laurus, Lauraceae), *E. patavinum* (из всех четырех сомнительных видов, которые отмечал Нандфельдт, остался только этот и *E. citri*) D. Sacc. и *E. warmingii* Rostr. (= *Arcticomycetes warmingii* Savile). Позднее *E. lauri* был тщательно изучен и отнесен в другой род. Также было отмечено что *Laurobasidium lauri* имеет сходное караловидное строение плодовых тел с производимыми у *E. parvifolii* Hotson.

## 1.2. Истории изучения порядка в России

Первый кто изучал представителей порядка Exobasidiales был Михаил Степанович Воронин, внесший своей классической работой по биологии и онтогенезу *Exobasidium vassini* (Woronin, 1867) выдающийся вклад в изучение биологии и систематики грибов этой группы. Н. Н. Воронихин (1920, 1927; Woronichin, 1926) описал ряд видов экзобазидиевых с территории Кавказа, принятых ныне в современной систематике этой группы. Однако крупных флористических работ, специально посвященных экзобазидиевым грибам на территории бывшего СССР, не было. Некоторое исключение в этом отношении составили работы В. Хеладзе (1971, 1975) по экзобазидиевым грибам на декоративных растениях Грузии. Краткая сводка по грибам порядка Exobasidiales в СССР принадлежит А. Г. Райтвильру (1967), в которой приведено 8 видов грибов.

Наиболее существенный вклад в современное понимание порядка Exobasidiales в России и бореальной зоны внес И.В. Каратыгин в ряде своих работ (Каратыгин, 1999а; Каратыгин и др., 1999б; Каратыгин, 2000; Каратыгин, 2002). В работе «Грибы Российской Арктики» (Каратыгин и др., 1999) приводится первый полный список видов для порядка Exobasidiales.

В работе И.В. Каратыгина «Определитель...» охватывается больше литературных источников и изучены гербарные образцы других ведущих микологических гербариев (LE, VLA LECB) (Каратыгин, 2002). Последняя из этих работ, даёт уже более полный обзор порядка для территории России. Так в статье (Каратыгин, 2000) приводится для территории 21 вид из рода *Exobasidium*, а в «определителе...» дается уже 29 видов из рода *Exobasidium* и 1 представитель рода *Arcticomycetes*.

Также интересным является статья М.М. Гомжиной и А.В. Тобиас (Гомжина и Тобиас, 2015) о представителях рода *Exobasidium* на островах Кретского архипелага, где приводится 9 новых видов из 10 для данной территории.

## Глава 2. Материалы и методы

### 2.1. Изученный материал



В работе использовались личные сборы автора, сборы от других исследователей собранные в ходе данной работы, так и микологические коллекции научных учреждений России.

Сборы лично автором проводились на территории г. Санкт-Петербург (2019-2023), Ленинградской области (2020-2023), Приморского края (2020-2021), Ханты-Мансийского автономного округа (2021-2022), Мурманской области (2022), Красноярского края (2022). В ходе сбора свежего материала, фотографировали симптомы поражения растений, отмечали точку сбора, в полевой журнал записывали признаки необходимые для точного определения растения-хозяина. Для представителей рода *Kordyana* в полевых условиях делали полу-постоянные препараты т.к. у представителей данного рода при гербаризации разрушаются микроструктуры (Pierenbring и др., 2020). Свежий материал гербаризировался

Преданные образцы от других исследователей собранные в ходе данной работы были собраны с территории Ленинградской (2020, 2021), Псковской (2020-2022), Республика Карелия (2020, 2021), Камчатского (2020-2022), Краснодарского (2020, 2021) и Красноярского края (2021).

Свежие собранные экземпляры депонированы в Микологическом гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE-F).

В рамках выполнения данной работы были изучены микологические коллекции семи научных организаций.

Наиболее значимая коллекция представителей порядка Exobasidiales храниться в Ботаническом институте им В.Л. Комарова (БИН РАН). Данная коллекция насчитывает около 656 образцов и 12 типовых. Число приблизительное, т.к. часть образцов которые имеют номер и храняться в фонде были собраны в ювенильном состоянии и их идентификация представляется сложной.

Вторая по объему коллекция находится в Всероссийском научно-исследовательский институт защиты растений (ФГБНУ ВИЗР) – 260 образцов; из них 7 типовых.

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники (СПбГУ) – 68 образцов;

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН – 58 образцов;

Югорский государственный университет, кафедра ЮНЕСКО (ЮГУ) – 12 образцов;

Московского государственного университет (МГУ) – 11 образцов.

## 2.2. Световая микроскопия

Материал для изучения строения микроструктур использовался из высушенных образцов. Для этого сухой материал нарезался лезвием вручную для получения серии тонких срезов. После срезы помещали в 5% раствор КОН или lactophenol (cotton blue) solution. После чего приготовленные препараты были изучены с помощью световой микроскопии на Axio Imager.A1 (CarlZeiss, Германия) and a Zeiss AxioCam MRc5 digital camera with AxioVision SE64 version 4.8.3.0 software. Измерение микроструктур осуществлялся на основе электронных снимков с помощью программы Piximètre ver. 5.10 R 1541 (Piximètre, 2020).

### **2.3. Выделение ДНК, амплификация, молекулярное клонирование и секвенирование полученных фрагментов**

#### *Выделение ДНК*

Для извлечения ДНК исследуемых объектов отбирали фрагменты пораженных частей растений (не более 2 г) и помещались в пластиковые пробирки для микроцентрифугирования (типа Эппендорф) 2 мл с добавлением одного металлического шарика радиусом 0,5 см. После чего производили механическую гомогенизацию образцов механическим путем на TissueLyser LT (QIAGEN) с протоколом 30 обр./с в течении 10 минут. После чего добавляли 100 мкл 2% ЦТАБ-буфера в каждую пробирку и оставляли на 2-3 дня.

Последующие выделение ДНК велось с помощью коммерческого набора Animal and Fungi DNA Preparation Kit (Jena Bioscience) согласно прилагаемому протоколу. После завершения экстракции ДНК получение образцы хранились в холодильной камере при -20.

#### *Амплификация*

Для амплификации, а также секвенирования участка ITS1–5.8S–ITS2 яДНК, использовали пару праймеров ITS1f–ITS4 (Gardes, Bruns, 1993). Амплификацию проводили с применением стандартных для использованных праймеров протоколов ПЦР (White et al., 1990).

Продукты ПЦР очищали с использованием набора для извлечения из геля Cleanup Mini (Evrogen, Moscow, Russia). Секвенирование проводили с помощью генетического анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems, Калифорния, США). Необработанные данные были собраны в MEGA X (Kumar et al. 2018).

#### *Молекулярное клонирование*

Дополнительно для получения более качественных сиквенсов использовался метод молекулярного клонирования. Процесс легирования осуществлялся на основе очищенных ПЦР продуктов с помощью коммерческого набора Quick-TA kit (Evrogen, Moscow, Russia). Рост колонии осуществлялся на Luria-Bertani agar в течении 16 часов при температуре 37°C.

После выращенные колонии хранились в холодильнике на 4°C. Из части отдельной колони с помощью стерильной препаровальной иглы переносились в фальконы с Luria-Bertani liquid medium для роста в течении 16 часов при температуре 37 °C и перемешивании 200 об./мин на шейкер-инкубаторе Orbital Shaker-Incubator ES-20 (Biosan, Латвия). После этого выделяли и очищали плазмидную ДНК с использованием коммерческого набора Plasmid Miniprep Plasmid Miniprep. Далее производилось секвенирование как описано выше.

#### **2.4. Выравнивание последовательностей и филогенетический анализ**

Для этого исследования были созданы новые 142 последовательности nrITS. Кроме того, 53 последовательности nrITS, включая внешнюю группу, были извлечены из базы данных GenBank ([www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/)) с использованием приложения BLAST и таксономических соображений.

Таксономическая идентичность этих последовательностей дана в филогенетических деревьях, как они появляются в GenBank. Последовательности были выровнены с помощью инструмента MAFFT 7 Online version (Kuraku et al. 2013; Katoh et al. 2019). Выравнивание в программе проводилось с настройками по умолчанию кроме степа Advanced settings/Iterative refinement methods здесь выбирался метод E-INS-i для не кодирующих участков. Филогенетические реконструкции были выполнены для всех доступных ITS видов *Exobasidium* с анализом максимального правдоподобия (ML) и байесовского вывода (BI). Перед анализом наиболее подходящие модели замещения оценивались на основе информационного критерия Акаике (AIC) с использованием веб-сервера FindModel (<http://www.hiv.lanl.gov/content/sequence/findmodel/findmodel.htm>). Наилучшая модель для набора данных являлась GTR (ML) / GTR+I+G (BI). Анализы максимального правдоподобия выполнялись на серверах RAxML версии 0.6.0 (<http://raxml-ng.vitalit.ch/#/>) с сотней быстрых повторов начальной загрузки. Анализ BI был выполнен с помощью программного обеспечения MrBayes 3.2.5 (Ronquist et al. 2012) для двух независимых прогонов, каждый с 10 миллионами поколений в соответствии с описанной моделью и четырьмя цепочками с выборкой каждые 100 поколений. Для проверки сходимости анализов MCMC и получения оценок апостериорного распределения значений параметров использовался Tracer v1.7.1 (Rambaut et al. 2018). Мы приняли результат, в котором ESS (эффективный размер выборки) был выше 100, а PSRF (потенциальный коэффициент уменьшения масштаба) был близок к 1. Вновь созданные последовательности были депонированы в GenBank с соответствующими инвентарными номерами.

### **Глава 3. Симптомы поражения и микроструктуры**

### 3.1. Жизненные циклы и симптомы поражения

Экзобазидиальные грибы заражают молодые ткани хозяев, вызывая в течение нескольких недель ограниченные, строго локализованные гипертрофии в виде галлов или просто более или менее утолщенные пятна листьев (бывают и системные поражения). Они, как правило, красные, часто ярко-красные, по крайней мере на верхней поверхности, в конце концов покрываются гимением на нижней стороне (редко на всей пораженной поверхности), и непосредственно после спорообразования они полностью увядают. Таким образом, инфекции являются однолетними или скорее эфемерными и монокарпическими. Физиологический и анатомический фон поражений развития в принципе одинаков у всех них: одно или несколько веществ из паразита провоцируют гипертрофию (увеличение числа клеток) и гиперплазию (увеличение размера клеток) и тормозят нормальную дифференцировку тканей. Соответствующие ауксины, очевидно, являются индольными соединениями.

Эпидермис обеих поверхностей сохраняет в целом свою структуру, но при ранних поражениях нормальная палисадная паренхима с верхней стороны и губчатая паренхима с нижней стороны замещаются нерегулярными, изодиаметрическими, гипертрофированными клетками. В более поздних поражениях сохранились следы палисадной паренхимы. Хлоропласты присутствуют, но их количество уменьшается, а содержание хлорофилла в них невелико или равно нулю. Гипертрофия в основном сильнее проявляется на нижней стороне листа, и поэтому она становится выпуклой или даже морщинистой, в то время как верхняя сторона может стать вогнутой. (т.е. форма зависит от протекания пролиферации клеток они либо увеличиваются в размерах, либо их становится больше и еще растет мицелий) Проводящие ткани сильно деформированы. Когда начинается образование гимения, гифы вырастают из довольно плотного слоя между мезофиллом и нижним эпидермисом, раздвигая отдельные клетки эпидермиса и даже в некоторой степени выталкивая их наружу. Гифы в конечном итоге появляются через кутикулу, либо прокалывая ее, либо через устьица.

Довольно известный родовой тип *E. vaccinii* на *V. vitis-idaea* (Woronin, 1867; Wakker, 1892; Sundstrom, 1964) может служить репрезентативным примером. Заражение обычно начинается с пятна очень молодого листа и приводит непосредственно к образованию толстого, мясистого листа - вогнутости галла до 1 см в поперечнике. Иногда атакуют более "зрелый" лист, и тогда деформация прекращается с небольшим, лишь слегка утолщенным пятном листа. Напротив, при попадании в самую точку роста побега, как это бывает в исключительных случаях, реакция оказывается наиболее яркой: образуется мясистый, сильно гипертрофированный и деформированный побег, весь покрытый гимением и резко

отграниченный от здоровой прикорневой части. Бутоны цветов, иногда зараженные, принимают самые любопытные формы. Базидиоспоры способны немедленно инфицируют при помощи зародышевых трубок, которые проникают в организм хозяина либо через устьица, либо через перфорацию кутикулы (Woronin 1867). Конидии, выращенные *in vitro* (даже такие из моноспоровых культур), также могут вызывать инфекции, приводящие к образованию нормальной базидиоспорообразующей гимении (Sundstrom 1964).

## 3.2. Изучение микроструктур

### 3.2.1. Вегетативный мицелий, гаустории

Одной из ведущих особенностей *Exobasidiales* является межклеточный мицелий из тонких, гиалиновых, септатных и двудерных гифов, которые в определенных местах образуют довольно компактные “строматические” слои. В своей работе Садебек (1886) заметил, что гифы *E. vaccinii* s.str. являются “стройными и нежными”, чем у *E. vaccinii* s. str., но таких сравнений не последовало. Гифы, как правило, считались незатемненными, пока Эрикосн и другие (1981) в своих культурах *E. lauri* и *E. vaccinii* s. str. нашли гифы, постепенно формирующие пряжки. У *E. rhododendri* Кавара (1899) наблюдал гифы, которые проникают через клеточные стенки хозяина и образуют в просвете лопастные гаустории, а Гуттенберг (1905) характеризовал гаустории как «Неразветвленные, в форме кнопки или в форме конуса, или также раздвоенные». У *E. horvathianum* Магнус (1900) замечает гаустории. Эфтимии и Харбуш (1927) обнаружили ветвистую древесную хаусторию у *E. rhododendri* и простую клавирионидную у *E. japonicum*. Но опять же Ричардс (1896) утверждал, что гифы “никогда не проникают в клетки” у *E. andromedae* Реск, Мейр (1916) не мог найти гаустории у *E. unedonis*, а Эфтимии и Харбуш (1927) объявили *E. vaccinii-uliginosi* их лишенными. Таким образом, остается выяснить, можно ли использовать гаустории и их форму в систематике.

### 3.2.1. Гимений

Гимений *E. vaccinii* s. str. развивается на нижней стороне листьев из довольно плотного гифального слоя между эпидермисом и мезофиллом. Из этого слоя гифы вырастают перпендикулярно к поверхности между клетками эпидермиса, отделяя их друг от друга и приподнимая кутикулу. В конце концов они появляются либо через устьица, либо через разрыв кутикулы.

Процедура в принципе примерно одинакова во всех таксонах на вересковых хозяевах, исследованных до сих пор. В некоторых, особенно суркуликолозных, таксонах (например, двух видов на *Cassiope* и один на *Vaccinium oxycoccos*) гимений, хотя все еще

интраэпидермальный и субкутикулярный по происхождению, не является исключительно гипофильным, но покрывает инфицированные органы со всех сторон. Специфическое отклонение в “ограниченном” таксоне на *Arctostaphylos uva-ursi* с амфигенными гифальными слоями.

В этом отношении изучались до сих пор два таксона на земных хозяевах, а именно: *E. camelliae* Shirai на *C. japonica* L. и *E. gracilis* (Shirai) Syd. на *C. sasanqua* Tachab. (McNabb, 1962), отклоняются. В них гимений формируется как неспецифическая Строма глубоко внутри субэпидермальной ткани, в конечном счете вызывая отторжение эпидермиса и прилегающей к нему ткани (McNabb, 1962).

### 3.2.2. Базидии

Базидии в *Exobasidium* очень однородны и тривиальны, дают мало таксономического интереса на видовом уровне. Они цилиндрические, узко-загнутые или в дистальной части более или менее апикально закругленные и увенчанные стеригматами. Их средние размеры, особенно ширина, постоянно варьируют от таксона к таксону, *E. vaccinii-uliginosi* и его близких к нему видов имеют самые крупные базидии (до 10 мкм шириной). Длина отдельных базидий может быть очень разной в одном и том же гимении. Истинные длины, кроме того, трудно установить, и Сэвил (Savile, 1959) предполагает, что длины частей, выступающих за пределы кутикулы, “могут дать лучшие сравнения, чем в случае неадекватных измерений полных длин”. Тем не менее, кажется очевидным, что средние длины больше в некоторых таксонах, как прокомментировал Юэль (1912) относительно *E. ledi* (больше 100 мкм).

Более явную таксономическую помощь должны получить стеригмы, их количество, размер, форма и направление.

Так же, как и у других стихобазидных грибов, количество серигм далеко не фиксировано в *Exobasidium*. В большинстве таксонов их около четырех, но отклонения в обоих направлениях встречаются часто; у некоторых пять (*E. pentasporium*) или шесть наиболее частые числа, а в других три или два (например, *E. uvae-ursi*). *E. vaccinii-uliginosi* и близкие виды имеют неизменно только две стеригмы, но это не связано с какой-либо разницей в ядерном поведении

По-видимому, в целом существует некоторая корреляция между длиной стеригмы и размером спор. У видов близких к таксону *E. vaccinii-uliginosi* стеригмы могут достигать длины до 7 мкм. Самые длинные стеригмы зарегистрированы (до 11 мкм) у *E. empetri*, где они несут споры 14–18 x 6–8 μm (Savile, 1959). У *E. vaccinii* и сходных видов средние длины составляют в основном около 2–4 мкм. Стеригмы узко конические, прямые или слегка

изогнутые, но в некоторых таксонах (например, *E. myrtilli* s. str.) стройнее среднего, в других (например, *E. uvae-ursi*) толще. Они в основном прямостоячие или слегка расходящиеся.

### 3.2.3. Базидиоспоры

В порядке Exobasidiales также базидиоспоры в целом очень тривиальны и однородны, предлагая мало хороших различающих признаков. Они изначально неядерны и имеют тонкие, гладкие, гиалиновые, неамилоидные и не цианофильные стенки.

При прорастании они получают в основном одну или несколько поперечных перегородок; у некоторых таксонов срединная перегородка может появиться еще до прорастания. Число септ и стадия их появления представляют таксономический интерес. У некоторых видов, например *E. burtii* (Zeller, 1934) и *E. camelliae* (McNabb, 1962) одна продольная перегородка может иногда разделять один из сегментов. Но это, конечно, не шаг в сторону муральности спор, характеризующих род *Muribasidiospora* Kamat & Rajendren с его тремя видами (Maire, 1917; Rajendren 1968; 1970), населяющими *Rhus* (Anacardiaceae) и *Celtis* (Ulmaceae). Макнабба (McNabb, 1962) изучал споры *Muribasidiospora* и их муральность была главным отличием от *Exobasidium*, но описания видов *Murobasidiospora* обнаруживают другие, гораздо более глубокие различия, которые делают близкое родство маловероятным.

С тех пор как прошло более столетия, форма и размер спор являются почти обязательными компонентами грибных описаний и основными для таксономической обработки, и, тем не менее, описания спор *Exobasidium* прискорбно запутаны, ненадежны и слишком часто некритически копируются или компилируются.

Споры *Exobasidium* почти прямые или субсигмоидальные до умеренно, равномерно изогнутые или геникулярные, эллипсоидные или слегка обратнойцевидные или ключичные до цилиндрических или банановидные. Последний, очень удачный термин был введен Сэвилем (Savile, 1959) и определен как “имеющий форму плода банана“, то есть слегка изогнутый и слегка сужающийся к каждому концу; промежуточный между фалькатом и аллантаидом. Спора, как правило, имеет заметную верхушку ("хилум" или "хиллярный придаток"), форма, размер и направление которой также могут иметь таксономическое значение.

### 3.2.4. Конидии

Из вышесказанного должно быть ясно, что в *Exobasidium* встречаются конидии разных, но плохо изученных видов. Когда Сэвил (Savile, 1959) указывал: “У некоторых

видов наблюдается обильное производство как вторичных споридий, то есть баллистоспор, образованных непосредственно из базидиоспор, но гораздо меньших, чем они, так и игольчатых и эллипсоидных конидий“, его различие вполне обосновано, но его применение термина ”баллистоспоры" должно быть связано с некоторым недоразумением. Экзобазидии не обладают никакими другими баллистоспорами, то есть насильственно отторгнутыми спорами, кроме базидиоспор. Правда, несколько лет спустя Сундстром (1964) обнаружил, что на агаровых пластинках мицелий гриба, получившего название “*E. vexans Masee*”, образовал баллистоспоры, которые дали начало короткому мицелию, производящему новые баллистоспоры, но определение гриба наиболее сомнительно. На мой взгляд, это был, конечно же, не *Exobasidium*, а скорее *Tilletiopsis*, как и предполагал сам Сундстром (l.c. P. 80).

Формулировка Сэвила вводит в заблуждение и в другом отношении. Его вторичные споридии, то есть конидии, образовавшиеся непосредственно из прорастающих базидиоспор, считаются гораздо меньшими, чем они, а его конидии - игольчато-эллипсоидным. Конидии, образующиеся при прорастании базидиоспор, на самом деле не только меньше, но и Прямые, в основном игольчатые, бациллообразные, субфузиформные или удлиненно - эллипсоидные, реже клиновидные или слегка ключичные, и я не могу найти какого-либо общего признака, чтобы отличить их от конидий, исходящих из мицелия или из конидиофоров. Остается выяснить, какие таксоны обладают более чем одним видом конидий и как тогда, в отдельных случаях, их можно различать.

В своей лаборатории заметили, что мицелия *E. mscinii* s. str. может образовывать воздушные гифы с дугообразными конидиофорами, образующими blastoconidia и боковые ветви на обычных гифах, ветви которых распадаются на цилиндрические артроконидии 3–7 x 2–2, 5 мкм. Остается выяснить, насколько это соответствует природным условиям.

Первый раз конидиальная форма была использована в качестве различающего признака, по-видимому, когда, рассматривая два вида на *Rhododendron arboreum*, противопоставляет “вторичные споры” *E. zeulanicum* (обычно клаватические, иногда цилиндрические, концы округлые, 8–12 x 1,5–2 мкм) с теми (цилиндрические, 5-9 x 1,5 мкм) другого вида, ошибочно данного как *E. Rhododendri*.

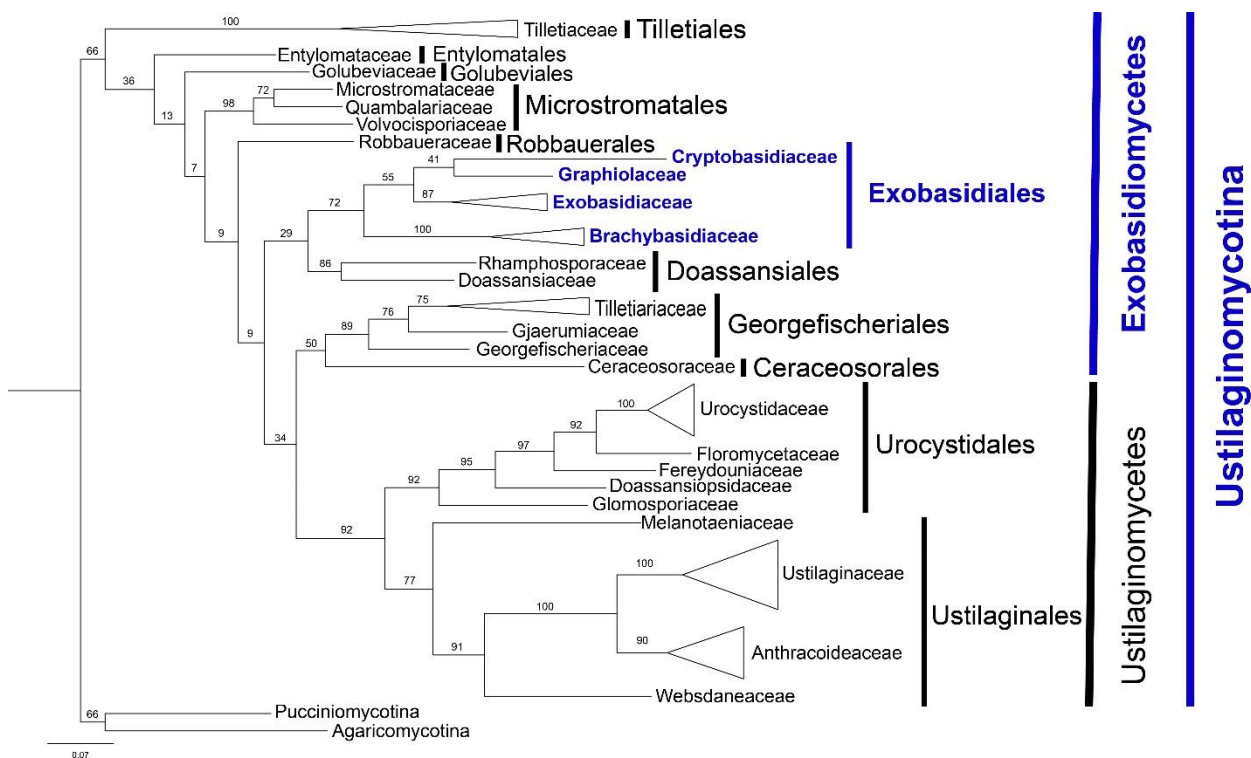
Описание *E. uvae-ursi* с конидиями, которые имеют тенденцию быть клиновидными по контуру (Sundstrom, 1964) и *E. arctostaphyli* с конидиями, которые вместо клиновидных являются удлиненно-эллипсоидальными”. Более или менее клиновидные или ключичные конидии встречаются также в различных других таксонах, например в *E. vaccinii*



(Sundstrom, 1964) и в *E. unedonis* (Maire, 1916) а также в *E. cassandrae*, где они, кроме того, имеют тенденцию иметь слегка суженную форму.

## Глава 4. Филогенетический анализ.

### 4.1. Порядок Exobasidiales в системе Ustilaginomycotina



Как и для большинства грибов при построении филогенетической системы, привязанной к морфологии групп мы выделяем не столько таксономически значимые признаки и их различное строение (как например строение цветка у высших растений), сколько отсутствие или наличие тех или иных структур.

Монофилитичность порядка экзобазидиалис указывает на то что центром их происхождения являются тропики. Их слабоспециализированные предки поражали растения широкого круга. Это объясняет почему монофилитический порядок паразитирует на семействах растений, далеко стоящих в филогении. Однако можно наблюдать и близкородственные переходы например в рамках порядка эрикалис переход от эрикация на близкородственное семейство теация.

Какое из семейств следует считать исходным сказать сложно. Для этого есть две гипотезы: 1) изначальный порядок был на вересковых (т.к. на представителях данного семейства самое обильное количество узкоспециализированных видов, за длительный период которые расселились. 2) Но более вероятным сценарием следует считать: таких

хозяев изначально было несколько, и изачальный предок был слабоспециализирован и поражал несколько представителей разных семейс после чего началось расхождение филогенетических линий и сеализация на определенном семействе, роде и виде.

#### 4.2. Виды родов *Arcticomyce*, *Graphiola*, *Kordyana*

Объединенный набор данных последовательностей nrITS и nrLSU содержал 1333 символа, включая пробелы (ITS: 1-737 и nrLSU: 738-1333). Общая топология деревьев ML и BI была почти идентична. Поэтому результаты филограммы, полученные в результате ML-анализа, были отобраны и представлены в данном исследовании (рис. 4). Выходное дерево филогенетического анализа состояло из 25 экземпляров представителей отряда Exobasidiales и одного экземпляра внешней группы (*Rhamphospora nymphaeae* D.D. Cunn. (NR119615\NG057757)). Общая топология согласуется с другими общими топологиями, которые были получены в соответствии с более ранними исследованиями (Piepenbr et al., 2020; Park et al., 2021). Почти все виды отряда Exobasidiales, взятые для филогенетического анализа, имеют сильную поддерживаемую кладу. Наши филогенетические результаты подтвердили, что найденный нами экземпляр принадлежит к виду *Kordyana commelinae*. Доступные последовательности из рода *Kordyana*, взятые для анализа, образовали монофилетическую кладу с высокими значениями поддержки (BS = 100% и PP = 1,00) и четко отделяют их от других морфологически родственных родов.

#### 4.3. Виды рода *Exobasidium*

Внутренняя топология *Exobasidium* в полученном молекулярном дереве, хотя и не всегда хорошо подтверждается, по существу коррелирует с топологией соответствующих хозяев (Braun, 2006). При интерпретации этой корреляции следующий эволюционный сценарий для *Exobasidium* может быть правдоподобным: *Exobasidium* возник как патоген у предка Ericaceae. В дальнейшем гриб и его потомки долгое время видоизменялись. Это объяснило бы базальную дихотомию, возникающую между видами *Exobasidium* на деревьях, с одной стороны, и видами Ericaceae, с другой, при анализе соседства (рис. 18), и последующую дихотомию между видами *Exobasidium* на рододендроне, с одной стороны, и видами Vaccinioideae, с другой. Хотя при анализе с максимальной экономией виды *Exobasidium*, встречающиеся на Vaccinioideae, не образуют монофилий, этот анализ не противоречит интерпретации (см. рис. 17).

Однако из наших молекулярных результатов ясно, что совместная эволюция *Exobasidium* и представителей семейства Vaccinioideae была более сложной и представляла собой не только процесс коспецификации. Таким образом, с одной стороны, только

отдаленно родственные виды экзобазидий встречаются на одном и том же виде-хозяине, например, *E. arescens* и *E. myrtilli* на *Vaccinium myrtillus*, *E. rostrupii* и *E. oxycocci* на *Vaccinium oxycoccos* или *E. karstenii* и *E. sundstroemii* на *Andromeda polifolia*. С другой стороны, в молекулярных анализах имеется статистически хорошо подтвержденный кластер (*E. arescens*) видов *Exobasidium* на разных хозяевах, которые все вызывают локальные инфекции на листьях, тогда как виды вне этого кластера вызывают гипертрофию побегов или, по крайней мере, способны к этому, как в случае *E. vaccinii*. Как уже заметил (Nannfeldt, 1981), *E. vaccinii* может вызывать как локальные инфекции на листьях, так и гипертрофии на верхушках побегов. Таким образом, два образца *E. vaccinii*, использованные в молекулярном анализе, также отличались по способу заражения: образец 1) вызывал локальную инфекцию на листе, тогда как образец 2) вызывал гипертрофию на верхушке побега. В целом, топология видов *Exobasidium* на *Vaccinioideae* в молекулярных деревьях позволяет предположить, что помимо ковидообразования изменение места спороношения было дополнительным механизмом видообразования. Другими словами, возможно, что в семействе *Vaccinioideae* по меньшей мере две (или более) линии экзобазидий с различными способами заражения выделились независимо друг от друга в результате дубликации (Kennedy, 2012). Однако необходимы дополнительные молекулярно-филогенетические анализы, включающие большее количество видов, а также другие участки ДНК, чтобы окончательно прояснить этот удивительный феномен совместной эволюции *Exobasidium* и *Vaccinioideae*.

## Глава 5. Конспект видов порядка

### 5.1. Порядок *Exobasidiales* Henn.

***Exobasidiales*** Henn. [as 'Exobasidiineae'], in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam., Teil. I (Leipzig) 1(1\*\*): 103 (1898) [1900]

Порядок *Exobasidiales* был введен для размещения видов рода *Exobasidium* и двух видов рода *Microstroma*, *M. album* (Desm.) Sacc. и *M. juglandis* (Bérenger) Sacc. (Henning, 1898), последний недавно рассматривался как типовой вид нового рода *Pseudomicrostroma* (Kijpornyongpan & Aime 2017). В существующих системах *Microstroma* и *Pseudomicrostroma* располагаются в другом порядке, *Microstromatales* (Bauer et al., 1997; Kijpornyongpan & Aime, 2017).

В системе экзобазидиомицетов порядок *Exobasidiales* характеризуется наличием локальных зон взаимодействия со сложным аппаратом взаимодействия, образующим кольца взаимодействия в гаусториях, наличием простых септальных пор с мембранными колпачками и с центральными трубками внутри каналов пор или без них и отсутствием

телиоспор (за исключением Graphiolaceae) (Bauer et al., 1997; Piepenbring et al., 2018). Все представители отряда голобазидиальные и диморфные (Begerow & McTaggart, 2018).

Семейство Exobasidiales включает пять семейств и 19 родов, в общей сложности 108 видов. Виды в этом порядке сгруппированы по ультраструктурным и морфологическим характеристикам и молекулярным данным (Bauer et al., 1997; Begerow et al., 1998, 2002).

### 5.1.1. Семейство Brachybasidiaceae Gäum.

**Brachybasidiaceae** Gäum., Vergl. Morph. Pilze (Jena): 489 (1926)

#### 5.1.1.1. Род *Kordyana* Racib

*Kordyana* Racib., Parasit. Alg. Pilze Java's (Jakarta) 2: 35 (1900)

Для рода характерны типичный для гомобазидиомицетов гимений с парафизами и слабо развитая строма. Близость этого рода к роду *Exobasidium* впервые отметил Гойман (Gaumann, 1922). В роде описано 5 видов, паразитирующих на видах из семейств Commelinaceae (роды *Commelina*, *Tradescantia*) обитающих в тропиках Азии. В России представители рода *Kordyana* не обнаружены. Данный род иногда включают в семейство Brachybasidiaceae (Kirk et al., 2001).

1. *Kordyana commelinae* Petch, Ann. R. bot. Gdns Peradeniya 7(4): 288 (1922)

Поражения на листьях в виде пятен. Базидия с 2 стеригмами. Базидиоспоры 7.0—8.0 × 3.0—4.0 мкм, цилиндрические, изогнутые. Имеются длинные нитеподобные парафизы (в своей работе Petch, определил парафизы как конидиеносцы, но для всего порядка не подтверждено наличие этих структур). Конидии шаровидные 3 мкм в диаметре (это могли быть конидии микофильных грибов). Паразитирует на *Murdannia nudiflora* (L.) Brenan.

### 5.1.2. Семейство Exobasidiaceae J. Schröt.

**Exobasidiaceae** J. Schröt. [as '*Exobasidiacei*'], in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien (Breslau) 3.1(25–32): 413 (1888) [1889]

Типовой род: *Exobasidium* Woronin, Verh. Naturf. Ges. Freiburg 4(4): 397 (1867)

#### 5.1.2.1. Род *Arcticomyces*

Род *Arcticomyces* наиболее близок роду *Exobasidium*. По наблюдениям Севиля (Savile, 1959), базидии этого гриба возникают из стромоподобной структуры, расположенной в тканях хозяина, что послужило существенным основанием для отграничения его от других представителей рода *Exobasidium*. Можно также отметить, что базидии рода *Arcticomyces* более тонкие, чем базидии видов рода *Exobasidium*. В то же время Донк (Donk, 1966) и Мюллер (Muller, 1977) полагают, что различия вида *Arcticomyces*

*warmingii* от других видов рода *Exobasidium* все же недостаточны, чтобы его возводить в ранг рода.

1. *Arcticomycetes warmingii* (Rostr.) Savile, *Can. J. Bot.* 37: 984 (1959)

≡ *Exobasidium warmingii* Rostr.

Поражения на листьях в виде пятен. Базидии с 4, реже с 6 стеригмами. Базидиоспоры 8.0—15.0 × 2.0—3.0 мкм, цилиндрические с малярным придатком, с 1—2 септами. Паразитирует на *Saxifraga oppositifolia* L., *S. paniculata* Mill., *S. aizoides* L. и *S. aspera* L.

### 5.1.2.2. Под *Exobasidium* Woronin

***Exobasidium*** Woronin, *Verh. Naturf. Ges. Freiburg* 4(4): 397 (1867)

Паразиты цветковых растений. Поражаются листья, побеги, стебли, соцветия, часто с образованием гипертрофии или деформации пораженных тканей; гипертрофия клеток сопровождается интенсивной красной пигментацией, а нижние стороны поврежденных растений покрываются мучнистым налетом; мицелий внутриклеточный, образующий слабо развитую строму под эпидермисом; гимений на поверхности пораженных тканей образован тесно сомкнутым слоем базидий; парафизы в гимении отсутствуют; базидии простые, несептированные, цилиндрические или булабовидные, формирующие 2—8 спор на отчетливо выраженных, довольно толстых стеригмах; число стеригм на базидии варьирует от 2 до 6 (наиболее часто 4); базидиоспоры бесцветные, гладкие, банановидные, цилиндрические или аллантаидные, нередко септированные (1—4 клеточные), часто с хиларным придатком в нижней части; конидии мелкие, цилиндрические, часто находящиеся непосредственно в гимении. Инфицируют на семействах Ericaceae (за исключением подсемейств Ericoideae, Pyroloideae и Monotropoideae), Empetraceae, Lauraceae, Symplocaceae, Theaceae, Epacridaceae, Commelinaceae, Escalloniaceae, Prionotaceae.

Гомоталлические виды (Sundstrom, 1964). Несколько видов рода *Exobasidium* могут поражать один вид хозяина, но симптомы поражения при этом довольно отчетливо различаются. Не поражаются экзобазидальными грибами виды сем. Ericaceae из родов *Calluna*, *Erica*, *Pyrola*, *Orthilia*, *Moneses* (подсемейства Ericoideae и Pyroloideae). Красно-фиолетовый пигмент, часто сопровождающий инфекцию растений экзобазидиевыми грибами, является следствием накопления в тканях антоцианового. На юге Аргентины на *Prionotes myrsinites* (Lam.) Skottsbo. описан вид *E. antarcticum* Speg., 1924. Наннфельдом (Nannfeldt, 1981) для европейских видов рода *Exobasidium* предложена довольно узкая концепция вида, которая принята и в настоящем Определителе.

В основу приведенной ниже таблицы положена система порядка Ericales и семейства Ericaceae, принятая Стивенсом (Stevens, 1971). Виды ранее установленные как *Exobasidium burtii* Zeller и *Exobasidium decolorans* Harkn. следует считать сомнительными на территории России.

1. *Exobasidium aequale* Sacc., *G. bot. ital.*, n.s. 24: 33 (1917)

Поражает часть годичных побегов. Базидии с 2 стеригмами. Базидиоспоры 14.0—22.0 × 6.0—10.0 мкм, продолговато цилиндрические с отогнутым хиллярным придатком. Паразитируют на *Vaccinium myrtillus* L. Распространение в России: Мурманская обл.

2. *Exobasidium angustisporum* Linder, *Bull. nat. Mus. Can.* 97: 271 (1947)

Поражает часть годичных побегов и листьев. Базидии с 2—6 стеригмами. Базидиоспоры 7.0—19.0 × 2.0—3.5 мкм, цилиндрические до изогнутой формы, лишь слегка изогнутые, редко с 1 септой. Конидии 5.0—10.0 × 1.0—2.0 мкм, палочковидные. Паразитирует на *Arctous alpina* (L.) Nied.

3. *Exobasidium arescens* Nannf., *Symb. bot. upsal.* 23(но. 2): 40 (1981)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидия с 3—4 стеригмами. Базидиоспоры 10.0—14.0 × 3.0—4.5 мкм, изогнутой формы, с хиллярным придатком, с 1—3 септатами. Конидии 4.0—10.0 × 0.8—1.5 мкм, палочковидные. Паразитирует на *Vaccinium myrtillus* L.

4. *Exobasidium cassandrae* Peck, *Ann. Rep. N.Y. St. Mus. nat. Hist.* 29: 46 (1878) [1876]

Поражения в виде утолщенных пятен на листьях. Базидии с 4 стеригмами. Базидиоспоры 10.0—15.0 × 3.0—4.0 мкм, цилиндрические, преимущественно изогнутые. Конидии 6.0—10.0 × 2.0—2.5 мкм, эллипсоидные. Паразитирует на *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench.

5. *Exobasidium cassiopes* Peck, *Ann. Rep. Reg. N.Y. St. Mus.* 45: 84 (1893) [1891]

Поражает часть годичных побегов и листьев. Базидии с 2—4-стеригмами. Базидиоспоры 9.0—19.0 × 2.5—4.0 мкм, изогнутой формы, слегка изогнутые с хиллярным придатком, часто 1—3 септами. Конидии 5.0—13.0×0.8—1.5 мкм, палочкмкм, палочковидные. Паразитирует на *Cassiope mertensiana* (Bong.) G.Don, *C. tetragona* (L.) D.Don и *C. redowskii* (Cham. & Schltdl.) G.Don

7. *Exobasidium cordilleranum* Savile

Поражения в виде утолщенных пятен на листьях. Базидии с 2—3 (реже с 4) стеригмами. Базидиоспоры 14.0—19.0 × 3.5—6.3(—7.0) мкм эллипсоидальной формы, с 0—3 септами. Конидии 3.5—10.0(—14.0) × 0.8—2.0 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Vaccinium parvifolium* Sm. и *V. ovalifolium* Sm.

8. *Exobasidium dubium* Racib., *Mycotheca polonica* 1: [1] (1909)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидии с 2—5 стеригмы. Базидиоспоры 15.0—24.0 × 4.0—5.0 мкм, цилиндрические, слабо изогнутые, с 0—3 септами. Конидия 5.0—12.0 × 0.7—1.5 мкм, игольчатые. Паразитирует на *Rhododendron luteum* Sweet (по Nannfeldt, 1981), *Rhododendron yedoense* (Nagao, 2003)

9. *Exobasidium empetri* S. Ito & Otani, *Trans. Mycol. Soc. Japan* 8: 3 (1958)

Системное поражение. Базидии с 2 стеригмами. Базидиоспоры 14.0—18.0 × 6.0—8.0 мкм), как правило с 1 (реже 3) септами, широко булавовидные или эллипсоид, с заметным хиллярным придатком. Конидии не известны. Паразитирует на

10. *Exobasidium expansum* Nannf., *Symb. bot. upsal.* 23(но. 2): 44 (1981)

Системное поражение. Базидия 2—4-стеригмат. Базидиоспоры 9.0—15.0 × 2.5—4.0 мкм, изогнутой формы, с 1 септой. Конидии 5.0—9.0 × 1.0—2.0 мкм, палочковидной или удлиненно-эллипсоидной формы. Паразитирует на *Vaccinium uliginosum* L.

11. *Exobasidium horvathianum* (F. Thomas) Nannf., *Symb. bot. upsal.* 23(но. 2): 45 (1981)

Поражение в виде крупных галлов на листьях. Базидии с 4-стеригматные. Базидиоспоры 13.0—14.0 × 3.0 мкм, изогнутой формы, прямые или слегка изогнутые, часто с хиллярным придатком, с 1-3-септатные. Конидия не известны. Паразитирует на *Rhododendron luteum* Sweet.

12. *Exobasidium hypogenum* Nannf., *Symb. bot. upsal.* 23(но. 2): 45 (1981)

Поражает часть годичных побегов и листьев. Базидии с 4 стеригмами. Базидиоспоры 12.0—17.0 × 2.5—4.0 мкм, изогнутой формы с хиллярным придатком, очень редко с одной септой. Конидии 4.0—11.0 × 0.8—2.0 мкм, палочковидные. Паразитирует на *Cassiope tetragona* (L.) D.Don и *C. fastigiata* (Wall.) D.Don

13. *Exobasidium inconspicuum* Nagao & Ezuka

Поражение листьев в виде пятен. Базидии с 2—4 (реже 5) стеригмами. Базидиоспоры 9.0—19.0 × 3.5—6.0 мкм, эллипсоидальные с 0—4 септами. Конидии 3.0—6.0 × 1.0—1.5 мкм, палочковидные. Паразитирует на *Vaccinii hirtum* var. *pubescens*.

14. *Exobasidium japonicum* Shirai, *Bot. Mag.*, Tokyo 10: 52 (1896)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидии 2—6-стеригмат. Базидиоспоры 10.0—20.0 × 2.0—4.5 мкм, изогнутой формы или прямые, с хиллярным придатком. Конидии 5—25 × 1.0—3.0 мкм, игольчатые. Паразитирует на *Rhododendron kaempferi* Planch., *Rh. simsii* Planch., *Rh. obtusum* Hort. ex Wats., *Rh. indicum* (L.) Sweet, *Rh. mucronatum* (Blume) G. Don, *Rh. pulchrum* Sweet и *Rh. linearifolium* Poir.

15. *Exobasidium juelianum* Nannf., *Symb. bot. upsal.* 23(но. 2): 47 (1981)

Системное поражение. Базидия 4—5-споровая. Базидиоспоры 9.0—14.0 × 2.0—4.0 мкм изогнутой формы, с хиллярным придатком, с одной стеригмами. Конидии 5.0—10.0 × 0.8—1.5 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Vaccinium vitis-idaea* L.

16. *Exobasidium karstenii* Sacc. & Trotter, *Syll. fung. (Abellini)* 21: 420 (1912)

Поражает часть годичных побегов и листьев. Базидия с 2—4 стеригмами. Базидиоспоры 12.0—20.0 × 2.0—4.5 мкм, изогнутой формы, с 1—3 перегородкой. Конидии 9.0—13.0 × 0.8—1.5 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Andromeda polifolia* L.

17. *Exobasidium ledi* P. Karst., *Grevillea* 7 (no. 42): 65 (1878)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидии с 4-стеригмами. Базидиоспоры 12.0—15.0 × 2.5—4.5 мкм, слегка изогнутые. Конидии 4.0—6.0 × 1.0 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Ledum palustre* L.

18. *Exobasidium miyabei* Nagao, Akimoto & Kishi, in Nagao, Akimoto, Kishi, Ezuka & Kakishima, *Mycoscience* 44(1): 5 (2003)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидии с 3—5 септами. Базидиоспоры 14—23 × 4—5 мкм, эллипсоидные, с 1—6 септами. Конидии 3—12 × 1—1.5 мкм, палочковидные. Паразитирует на *Rhododendron dauricum* L.

19. *Exobasidium myrtilli* Siegm., *Mitt. Ver. Nat. Reich*: 19 (1879)

Системное поражение. Базидиомы в основном 4-стеригмами. Базидиоспоры 9.0—16.0 × 5.0—4.0 мкм, изогнутой формы, почти прямые, с хиллярным придатком, с 1—3 септами. Конидии 5.0—11.0 × 0.8—1.5 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Vaccinium myrtillos* L.

20. *Exobasidium nannfeldtii* V.A. Dudka, *Nova Hedwigia* 115(1-2): 123 (2022)

Гимений: Гимений формируются на нижней стороне листа полностью, белого цвета. Базидии: Базидии 15.4—16.57 (16.6) × (3.6)3.64—5.87(5.9), цилиндрические булавовидные. Базидии с двумя стеригмами, диаметр у основания 2.36—3(2.7). Базидиоспоры: Базидиоспоры (14.8) 19.2—23.1 (28.4) × (5.4) 5.9—7.7 (8.4) μm (n = 100). Эллипсоидные, продолговато-эллипсоидные с хиллярным придатком всегда без перегородок. Конидии: не найдены. Встречается на: Ericaceae: *Rhododendron tomentosum* (Stokes) Harmaja,

21. *Exobasidium oxycocci* Rostr. ex Shear, *Bull. U.S. Department of Agriculture, Bureau Plant Industry* 110: 35 (1907)

Поражает часть годичных побегов и листьев. Базидии с 4-стеригмами. Базидиоспоры 12.0—15.0 × 3.0—3.5, изогнутой формы, с 1—3-септатные. Конидии 6.0—10.0 × 1.0—1.5 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Vaccinium oxycoccos* L., *V. microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh. и *V. palustre* Salisb.

22. *Exobasidium pachysporum* Nannf., *Symb. bot. upsal.* 23(no. 2): 54 (1981)



Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидии с 3—4-стеригмами. Базидиоспоры 10.0—16.0 × 2.0—6.0 мкм, изогнутой формы, с 1—3-септатами. Конидия 6.0—10.0 × 1.0—1.5 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Vaccinium uliginosum* L.

23. *Exobasidium rhododendri* (Fuckel) C.E. Cramer, in Geyler, Bot. Ztg. 32: 324 (1874)

Поражение в виде галлов на листьях. Базидии с 4 (реже с 5—6) стеригмами. Базидиоспоры 12.0—15.0 × 3.0—4.0 мкм, банановидные, с 1 септой. Конидии 5.0—9.0 × 1.5—2.0 мкм, палочковидные. Паразитирует на *Rhododendron ferrugineum* L., *Rh. hirsutum* L.,

24. *Exobasidium rostrupii* Nannf., Symb. bot. upsal. 23(но. 2): 56 (1981)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидии в основном с 4 стеригмами. Базидиоспоры 9.0—17.0 × 2.0—4.5 мкм, изогнутой формы, с 1 септой. Конидии 5.0—9.0 × 0.8—1.5 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Vaccinium oxycoccos* L., *V. microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh. u *V. palustre* Salisb.

25. *Exobasidium savilei* Nannf., Symb. bot. upsal. 23(но. 2): 57 (1981)

Поражает часть годичных побегов и листьев. Базидии с 4 стеригмами, (реже 3 или 5). Базидиоспоры 10.0—13.0 × 2.5—4.0 мкм, изогнутой формы, в конечном итоге 1-септатные. Конидия 6.0—10.0 × 0.8—1.0 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench.

26. *Exobasidium splendidum* Nannf., Symb. bot. upsal. 23(но. 2): 58 (1981)

Системное поражение. Базидия с 2 стеригмами. Базидиоспоры 15.0—27.0 × 6.0—11.5 мкм, широко продолговато-эллипсоидные. Конидии не известны. Паразитирует на *Vaccinium vitis-idaea* L.

27. *Exobasidium sundstroemii* Nannf., Symb. bot. upsal. 23(но. 2): 59 (1981)

Поражает часть годичных побегов и листьев. Базидия с 4 (-5) стеригмами. Базидиоспоры 9.0—13.0 × 1.5—3.5 мкм, изогнутой формы, почти прямой с хиллярным придатком, с 1(3) перегородками. Конидии 7.0—11.0 × 0.8—1.2 мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Andromeda polifolia* L.

28. *Exobasidium sydowianum* Nannf., Symb. bot. upsal. 23(но. 2): 60 (1981)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидия с 2—4-стеригмат. Базидиоспоры 10.0—17.0 × 3.0—4.0 мкм, изогнутые, с 1 септой. Конидии палочковидной формы. Паразитирует на *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.

29. *Exobasidium uvae-ursi* (Maire) Juel, Svensk bot. Tidskr. 6(3): 366 (1912)

Поражает часть годичных побегов и листьев. Базидии с 2—3 (реже с 4) стеригмами. Базидиоспорами 15.0—22.0 × 5.0—6.0 мкм прямые или слегка изогнутые, с хиллярным

придатком, с 1-3 септами. Конидии  $6.0—8.0 \times 2.0—3.0$  мкм, палочковидные. Паразитирует на *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.

30. *Exobasidium vaccinii* (Fuckel) Woronin, *Verh. Naturf. Ges. Freiburg* 4(4): 397 (1867)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. базидии с 4-стеригмами. Базидиоспоры  $11.0—19.0 \times 2.0—4.0$  мкм, слегка изогнутый, с 1—3 септами. Конидии  $8.0—11.0 \times 0.8—1.2$  мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Vaccinium vitis-idaea* L.

31. *Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boud., in Boudier & Fischer, *Bull. Soc. bot. Fr.* 41: CCXLIV (1894)

Поражает часть годовичных побегов и листьев. Базидии с 2 стеригмами. Базидиоспоры  $16.0—28.0 \times 6.5—12.0$  мкм, продолговато-эллипсоидные, с хиллярным придатком, неспитированные. Конидии не известны. Паразитирует на *Vaccinium uliginosum* L. *V. smallii* var. *smallii*.

32. *Exobasidium woronichinii* Nagao, in Nagao, Sato & Kakishima, *Mycoscience* 45(2): 88 (2004)

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. Базидии с 2—4 стеригмами. Базидиоспоры  $11.0—19(—22.0) \times 3.0—4.5$  мкм, эллипсоидальные, одноклеточные или с 1—5(—6) перегородками. Конидии  $2.0—30 \times 1.0—2.5$  мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Rhododendron fauriei* Franch.

33. *Exobasidium* sp. 1

Поражает часть годовичных побегов и листьев. Базидии с 2 стеригмами. Базидиоспоры  $16.0—28.0 \times 6.5—12.0$  мкм, продолговато-эллипсоидные, с хиллярным придатком, неспитированные. Конидии не известны. Паразитирует на *V. Ovalifolium*.

34. *Exobasidium* sp. 2

Поражения в виде ограниченных пятен на листьях. базидии с 4-стеригмами. Базидиоспоры  $11.0—19.0 \times 2.0—4.0$  мкм, слегка изогнутый, с 1—3 септами. Конидии  $8.0—11.0 \times 0.8—1.2$  мкм, палочковидной формы. Паразитирует на *Vaccinium praestans* Lamb.

### 5.1.3. Семейство Graphiolaceae Clem. & Shear\*

**Graphiolaceae** Clem. & Shear, *Gen. fung.*, Edn 2 (Minneapolis): 156 (1931)

#### 5.1.3.1 Под Graphiola Poit.\*

*Graphiola* Poit., *Ann. Sci. Nat. (Paris)* 3: 473 (1824)

Род *Graphiola* значительно отличается от других экзобазидеальных видов формированием отчетливых базидиокарпов, образованием цепочек базидий, образованием зажатых гаусторий и морфологией базидиалов. Плодоношение начинается между хлоренхимой и подкожной тканью (Cole, 1983). Во время дифференциации

цилиндрического базидиокарпия эпидермис разрывается, и внутри базидиокарпия образуются цепочки шаровидных базидий. Пассивно высвобождающиеся базидиоспоры возникают сбоку от базидий. В России данный род известен только из оранжерей.

1. *Graphiola phoenicis* (Moug. ex Fr.) Poit., *Annls Sci. Nat.*, sér. 1 3: 473 (1824)

Поражения на листьях в виде небольших выпуклых базидиом. Формируется перидий. Элатеры больше перидия. Базидиальные клетки формируют от 5 до 7 стеригм. Вторичные базидиоспоры 2.0—5.0 мкм, шаровидные, гиалиновые, с небольшими бородавками на поверхности. Паразитирует на *Phoenix canariensis* Chabaud, *Ph. dactylifera* L., *Ph. loureiroi* Kunth, *Ph. paludosa* Roxb., *Ph. pusilla* Gaertn., *Ph. reclinata* Jacq., *Ph. roebelenii* O'Brien и *Ph. sylvestris* (L.) Roxb.

## **Глава 6. Распространение видов порядка Exobasidiales в России**

### **6.1. Общие особенности распространения видов порядка Exobasidiales**

Представители порядка Exobasidiales обитают преимущественно в бореальной зоне и Арктике. В последнее время, однако, в тропиках также выявлен и описан ряд видов экзобазидиальных грибов (Gomez, Kisimova-Horwitz, 1997, 1998). В южном полушарии на Огненной Земле распространен *Exobasidium antarcticum* Speg. на видах родов *Pemettia* и *Prionotes* (Ericaceae) (Roivainen, 1977).

### **6.2. Распространение в России**

Распространение представителей порядка Exobasidiales в России не равномерно. В основном хорошо изучены Мурманская область, Ленинградская область, Приморский край, Камчатский край. Это связано в первую очередь с тем, что на территории этих регионов длительное время работали микологи-исследователи. За время проведения исследования удалось расширить представления о представителях порядка Exobasidiales по сравнению с последней работой Каратыгина (Каратыгин, 2002).

## **Глава 7. Экологическая характеристика видов порядка Exobasidiales в России**

Особенности таксономической релевантности рассматриваются и обсуждаются в предыдущем разделе, а также их влияние на таксономическую трактовку рода. Он явно состоит из “маленьких”, отличительных, но часто лишь незначительно отличающихся друг от друга, жестко ограниченных хозяином таксонов, которым следует присвоить определенный ранг. Особенно убедительны физиологические данные, установленные Сундстромом. Выше также показано, что симптомы, включая воздействие на анатомию

пораженных частей тела хозяина, дают легко наблюдаемые, надежные и типичные отличительные признаки. Таким образом, следующий определяющий ключ к таксонам на европейских эрикальских хозяевах основан исключительно на хозяевах и симптомах. С некоторым опытом, использование микроскопа в основном не требуется для рутинных определений. Микроскопические признаки, однако, должным образом регистрируются в последующих конкретных описаниях; и следует еще раз подчеркнуть, что систематические исследования с помощью усовершенствованных методов крайне необходимы и могут привести к лучшему пониманию взаимоотношений и эволюционных тенденций внутри рода.

Я нахожу желательным, кроме того, очертить распределение, частоту и экологию таксонов, насколько это допускает скупой материал. Хотя было исследовано большое количество гербарных образцов (свыше 2000) из Северных стран (например, Дании, Финляндии, Исландии, Норвегии и Швеции), географический охват, тем не менее, весьма неравномерен, особенно в Швеции. На этикетках почти всегда указывается только местность, но никаких дополнительных подробностей. Соответствующая скандинавская литература также бедна, и мне пришлось в значительной степени полагаться на свой личный опыт и впечатления.

Изученный материал и поддающиеся интерпретации литературные записи достаточно убедительны, чтобы показать, что паразиты, за редким исключением, встречаются во всех основных районах, где растут их хозяева и откуда имеется микологическая информация. Это говорит о том, что они уже достигли значительного возраста. Заметным исключением является *E. empetri* с явно очень локальным и дизъюнктивным Тихоокеанским хребтом, ограниченным тремя районами, в которых, как известно, обитают другие эндемичные растения и животные. *E. aequale*, *E. splendidum* и *E. vaccinii-uliginosi* - это три вида, которые тесно связаны между собой и следуют за своими хозяевами во всех направлениях. Их ареалы, однако, гораздо меньше, чем ареалы их хозяев, поскольку они ограничены большими высотами и широтами, хотя в основном распространены и часто многочисленны там, где они встречаются. Очевидно, что климатические амплитуды у них гораздо уже, чем у их хозяев.

По-видимому, в действительности общим правилом является то, что Экзобазидии, и даже самые распространенные из них, более требовательны в экологическом отношении, чем их хозяева. Достаточная влажность воздуха, по-видимому, является обязательным условием. Объяснение может заключаться в том, что это способствует прорастанию и инкубации спор и, особенно в случаях суркуликозных и системных атак, компенсирует их

недостаточную кутикулярную защиту от засухи, но все это требует дальнейших систематических исследований

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

### Основные результаты и выводы:

1. На настоящий момент на территории России выявлено 36 видов экзобазидиальных грибов из трех родов: *Arcticomyces* (1 вид), *Exobasidium* (34 вида), *Graphiola* (1 вид) и трех семейств: Brachybasidiaceae (1 вид), Exobasidiaceae (34 вида), Graphiolaceae (1 вид) из порядка Exobasidiales.

2. Проведенные молекулярно-генетические исследования подтверждают видовую концепцию об узкой специализации на питающих растениях для видов порядка Exobasidiales, выдвинутую Ю.А. Наннфельдтом. Полученные результаты совпадают с принятой в настоящее время системой родов и семейств внутри порядка Exobasidiales.

3. В ходе исследования для всех видов, выявленных на территории России, была подтверждена субстратная специализация. Данное исследование также подтвердило, что полиморфизм признаков, проявляемый у представителей рода *Exobasidium*, связан со временем и местом инфицирования подходящего субстрата.

4. Расширено представление о распространении видов порядка Exobasidiales на территории России на основе гербарного материала, личных сборов и открытых баз данных. Для ряда видов выявлены предпочтения к определенному местообитанию. В России период спороношения экзобазидиальных грибов длится с мая по октябрь, при этом пик спороношения приходится на июнь-август, что согласуется с данными из других северных регионов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гомжина М. М., Тобиас А. В. Виды рода *Exobasidium* Woronin на некоторых островах Керетского архипелага (Белое море) // Вестник СПбГУ. Сер. 3. – 2015. – № 2. – С. 23–31.
2. Каратыгин И. В. Паразитные грибы тундрового и гольцового поясов Хибинских гор // Новости систематики низших растений, – 1999. – Т. 33. – С. 82–87.
3. Каратыгин И. В., Нездойминого Э. Л., Новожилов Ю. К., Журбенко М. П. Грибы Российской Арктики // СПб.: Изд-во Санкт-Петербургский государственной химико-фармацевтической академии, – 1999. – 212 с.

4. Каратыгин И. В. Порядок Exobasidiales: положение в системе класса Ustilaginomycetes и ключ для определения видов родов *Exobasidium* // Микология и фитопатология, – 2000. – Т. 34. – № 6. – С. 23–31.
5. Каратыгин И. В. Порядки Taphrinales, Protomycetales, Exobasidiales, Microstromatales (Определитель грибов России) // СПб.: Наука, – 2002. – 135 с.
6. Barretto R.W., Macedo D.M., Pereira O.L., Waipara N., Dodds S. Biological control of *Tradescantia fluminensis* with pathogens. Unpublished interim report to Landcare Research. 2010. P. 36.
7. Braun U. Type material of fungi in D. F. L. von Schlechtendal's herbarium including nomenclatural comments on species published by G. Kunze and J.C. Schmidt in "Deutschlands Schwämme" and other exsiccatae. *Schlechtendalia*. 2016. V. 30. P. 9—34.
8. Brewer M., Turner A., Brannen P., Cline W., Richardson B. *Exobasidium maculosum*, a new species causing leaf and fruit spots on blueberry in the southeastern USA and its relationship with other *Exobasidium* spp. parasitic to blueberry and cranberry. *Mycologia*. 2014. 106. 10.3852/13-202.
9. Burt E. A. The Thelephoraceae of North America. IV. *Exobasidium*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1915. V. 2(3). P. 627-658.
10. Crous P.W., Groenewald J.Z., Carroll G. *Muribasidiospora indica* causing a prominent leaf spot disease on *Rhus lancea* in South Africa. *Aust. Plant Pathol.* 2003. V. 32. P. 313—316.
11. Cunningham J.L., Bakshi B.K., Lentz P.L., Gilliam M.S. Two new genera of leaf-parasitic fungi (Basidiomycetidae: Brachybasidiaceae). *Mycologia*. 1976. V. 68. P. 640—654. <https://doi.org/10.1080/00275514.1976.12019948>.
12. Engler A. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Teil C. 1895. P. 1—433.
13. Fuckel, K. W. G. L. 1861. *Mykologisches*. - *Bot. Zeit.* 19: 249-252.
14. Gäumann E. Über die gattung *Kordyana* Rac. *Annales Mycologici*. 1922. V. 20. P. 257—271.
15. Gómez L.D., Kisimova-Horovitz L. Basidiomycetes de Costa Rica. Nuevas especies de *Exobasidium* (Exobasidiaceae) y registros de Cryptobasidiales, In: *Revta Biol. trop.* 1998. V. 46(4). P. 1081—1093.
16. Hendrichs M. R., Oberwinkler F. The Cryptobasidiaceae of tropical Central and South America. *Sydowia*. 2003. V. 55(1). P. 33-64.
17. Horak E. Mycogeography in the South Pacific region: Agaricales, Boletales. *Australian Journal of Botany. Suppl.* 1983. V. 10. P. 1—41.

18. Jiang M.-G., Kirschner R. Unraveling two East Asian species of *Clinoconidium* (Cryptobasidiaceae). *Mycoscience*. 2016. V. 57(6). P. 440—447. doi:10.1016/j.myc.2016.07.007.
19. Kennedy A. H., Goldberg N. A., Minnis A. M. *Exobasidium ferrugineae* sp. nov., associated with hypertrophied flowers of *Lyonia ferruginea* in the southeastern USA. *Mycotaxon*. 2012. V. 120(1). P. 451—460. doi:10.5248/120.451.
20. Linder D.H. A monograph of the helicosporeous Fungi Imperfecti. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1929. V. 16. P. 227—348.
21. Maier, W., Khoza, T., Harmse, N., Wingfield, B. D., & Wingfield, M. J. (2006). A disease epidemic on *Zizyphus mucronata* in the Kruger National Park caused by *Coniodictyum chevalieri*. *Studies in mycology*, 55, 279—288. <https://doi.org/10.3114/sim.55.1.279>.
22. McNabb R.F.R. The genus *Exobasidium* in New Zealand. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*. 1962. V. 1. P. 259—268.
23. Nagao H., Sato T., Kakishima M. Three species of *Exobasidium* causing leaf blight on subgenus *Hymenanthes*, *Rhododendron* spp., in Japan. *Mycoscience*. 2004a. V. 45. P. 85—95. <https://doi.org/10.1007/s10267-003-0162-8>.
24. Nannfeldt J. A. *Exobasidium*, a taxonomic reassessment applied to the European species. *Symb. Bot. Upsal*. 1981. V. 23(2). P. 1—72.
25. Nasr S., Lutz M., Amoozegar M. A., Eparvier V., Stien D., Fazeli S. A. S., Yurkov A. *Graphiola fimbriata*: the first species of Graphiolaceae (Exobasidiales, Basidiomycota) described only based on its yeast stage. *Mycological Progress*. 2018. doi:10.1007/s11557-018-1450-1.
26. Palfner G. *Austrobasidium*, a new gall-forming genus of Exobasidiaceae (Exobasidiales, Basidiomycota) on *Hydrangea serratifolia* from Chile. *Australian Systematic Botany - Aust Systematic Botany*. 2006. doi 19. 10.1071/SB05026.
27. Petch T. Additions to Ceylon fungi II. *Annals of the Royal Botanic Gardens Peradeniya*. 1922. V. 7(4). P. 279—322.
28. Piątek M., Lutz M., Welton P. *Exobasidium darwinii*, a new Hawaiian species infecting endemic *Vaccinium reticulatum* in Haleakala National Park. *Mycol Prog*. 2012. V. 11. P. 361—371. <https://doi.org/10.1007/s11557-011-0751-4>.
29. Piepenbring M., Nold F., Trampe T., & Kirschner R. Revision of the genus *Graphiola* (Exobasidiales, Basidiomycota). *Nova Hedwigia*. 2012. V. 94. P. 67—93.
30. Piepenbring, M., M. Hartmann, T. A. Hofmann & M. Lutz. 2020. Two new species in a new genus and a critical revision of Brachybasidiaceae (Exobasidiales, Basidiomycota) in honor of Franz Oberwinkler. *Mycological Progress* 19(4):351-365..

31. Ramakrishnan T.S., Ramakrishnan K. *Exobasidium* from South India. Proceedings of the Indian Academy of Sciences Section B. 1949. V. 29(1). P. 5—12.
32. Rush T.A., Aime M.C. The genus *Meira*: phylogenetic placement and description of a new species. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2013. V. 103. P. 1097—1106. <https://doi.org/10.1007/s10482-013-9889-1>.
33. Savile D. B. O. Notes on *Exobasidium*. *Ibid.* 1959. V. 37. P. 641—656.
34. Somrithipol S., Jones E.G., Sommai S., Suetrong S., Mongkolsamrith S., Nathalang A., Pinruan U. *Laurobasidiaceae* fam. nov. (Exobasidiales, Basidiomycota), a new family for fungi causing galls with aerial root-like outgrowths, with a new record from Thailand of *Laurobasidium hachijoense* on a new host, *Cinnamomum subavenium*. *Phytotaxa*. 2018. V. 347(2). P. 150—164.
35. Spegazzini C. *Fungi Patagonici*. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba. 1887. V. 11(1). P. 5—64.
36. Tanaka E., Shimizu K., Imanishi Y., Yasuda F., Tanaka C. Isolation of basidiomycetous anamorphic yeast-like fungus *Meira argovae* found on Japanese bamboo. *Mycoscience*. 2008. Doi. 10.1007/s10267-008-0429-1.
37. Viégas, P.A. Alguns fungos do Brazil VII-VIII - Cyphellaceae e Thelephoraceae. *Bragantia*. 1945. V. 5. P. 253—290.
38. Woronin M. S. *Exobasidium Vaccinii* // *Ber. Verhandlung Naturforsch. Ges. Freiburg*, 1867. Bd 4, H. 4. S. 397—416.

#### **СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АСПИРАНТОМ ПО ТЕМЕ НКР**

1. Dudka V.I, Zmitrovich I.V. *Micromycetes Rossicae: Chorological and taxonomical notes* 3. *Exobasidium sundstroemii* (Exobasidiales, Basidiomycota) – New find for Leningrad region. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2020. V. 54 (6). P. 460–464.
2. Dudka V.A., Zmitrovich I.V. A critical catalogue of Exobasidiales (Exobasidiomycetes, Basidiomycota) of northtemperate Eurasia. *Nova Hedwigia*. 2021. 113(3–4): 403–427
3. Dudka V.A. A new species *Exobasidium nannfeldtii* on *Rhododendron tomentosum* from Russia. *Nova Hedwigia*. 2022, 115, 1-2, p.117-131. DOI: 10.1127/nova\_hedwigia/2022/0703.
4. Dudka V.A. The first record of *Kordyana commelinae* (Brachybasidiaceae, Exobasidiomycetes) on *Commelina communis* in the Russian Far East (Primorsky Krai). *Nova Hedwigia* (in press).