


Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения Российской академии наук

 На правах рукописи

Жуйкова Елена Викторовна

СОСТАВ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ  
ЛИНИЙ *FOMES FOMENTARIUS* (L.) FR. В СЕВЕРНОЙ АЗИИ

1.5.15 Экология (биологические науки)

1.5.18 Микология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель  
доктор биологических наук  
профессор  
В. А. Мухин

Екатеринбург – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
Глава 1. Материалы и методы.....	12
1.1 Объект исследования .....	12
1.2 Биоматериалы для молекулярно-генетического анализа .....	16
1.3 Молекулярно-генетический анализ.....	21
1.3.1 Экстракция, амплификация и секвенирование ДНК.....	23
1.3.2 Филогенетические построения и показатели генетического полиморфизма .....	26
Глава 2. Филогенетический состав настоящего трутовика на Урале .....	28
2.1 Генетический полиморфизм .....	33
2.2 Филогенетические линии .....	35
2.2.1 Линии А и В.....	35
2.2.2 Линии <i>F. fomentarius</i> s. str. и <i>F. inzengae</i> .....	39
2.3 Криптический характер филогенетических линий.....	41
Глава 3. филогенетический состав настоящего трутовика в азиатской части России.....	45
3.1 Генетический полиморфизм в Сибири и на Дальнем Востоке .....	47
3.2 Филогенетические линии .....	49
3.3 Криптический характер сублиний А1 и А2 .....	53
Глава 4. Эколого-географическая характеристика филогенетических линий....	56
4.1 Филогенетическая линия А.....	56
4.1.1 Сублиния А1 .....	57

4.1.2 Сублиния A2.....	61
4.2 Филогенетическая линия В .....	64
4.2.1 Сублиния В1 .....	65
4.2.2 Сублиния В2 .....	67
Глава 5. Таксономический статус филогенетических линий .....	71
5.1 Молекулярно-генетические критерии разграничения видов грибов .....	74
5.2 Статус филогенетических линий настоящего трутовика в Северной Азии .....	78
Выводы .....	84
Список литературы .....	86
Приложения .....	105
Приложение А. Справка о внедрении результатов диссертационной работы .....	106
Приложение Б. Сведения о лекарственных свойствах настоящего трутовика .....	107
Приложение В. Описание датасета « <i>Fomes fomentarius</i> in the Urals and adjacent territories from the Institute of Plant and Animal Ecology herbaria» .....	111
Приложение Г. Сведения об образцах настоящего трутовика, использованных для молекулярно-генетических исследований.....	117
Приложение Д. Сведения о привлеченных нуклеотидных последовательностях .....	133
Приложение Е. Филогенетический состав <i>Fomes fomentarius sensu lato</i> на Урале и в Северном Казахстане .....	147

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** По определению Г. А. Заварзина [2006] леса являются древесно-мицелиальными биоценозами, углеродный цикл которых основывается на а) восстановительной конверсии атмосферного  $\text{CO}_2$  в органическую форму и его накопления в древесном пуле и б) на окислительной конверсии органического углерода древесного пула в углекислый газ, поступающего в атмосферный обменный пул. Это близкие по масштабам альтернативные процессы: ежегодно в лесах России депонируется 240–270 миллионов тонн (Мт) углерода и примерно такой же объем (255 Мт) поступает в цепи разложения с древесным дебрисом, при разложении которого в атмосферу эмитируется 213 Мт углерода в составе  $\text{CO}_2$ . Согласно имеющимся оценкам, древесный дебрис – это второй по значимости после почвы природный источник углекислого газа [Исаев и Коровин, 2006; Пулы и потоки..., 2007; Замолотчиков и др., 2014]. При разложении древесного дебриса большая часть углерода (до 80%) конвертируется грибами непосредственно в  $\text{CO}_2$  [Мухин и Степанова, 1979a], но какая-то его часть эмитируется в атмосферу в виде метана – активного парникового газа, продуцируемого либо самими грибами [Evidence for methane..., 2012], либо ассоциированными с ними метаногенными археями [Мухин и Воронин, 2007].

Древесный пул лесных экосистем крупнейший наземный резервуар не только биологически связанного углерода, но и других биогенных элементов. В частности, если исходить из соотношения углерода и азота в древесине 500:1 [Ванин, 1934], то запасы азота в древесном пуле России, объем которого в углеродном эквиваленте оценивается в 35 Гт [Пулы и потоки..., 2007], составляют порядка 70 Мт. Это делает его вторым по значимости после почвы резервуаром длительного депонирования азота в лесных экосистемах. Мобилизация азота древесного пула так же, как и углерода, достигается в результате микогенного разложения древесного дебриса, т. е. при участии все тех же дереворазрушающих грибов. Результаты изотопного анализа показывают, что для ксилотрофных базидиомицетов можно предполагать закрытый характер

азотного обмена [Фракционирование стабильных изотопов..., 2013; Соотношение стабильных изотопов..., 2014], что делает их своего рода биогеохимическими ловушками, предотвращающими вынос данного элемента из лесных экосистем.

Ксилотрофные, или дереворазрушающие базидиомицеты (Fungi, Dikarya, Basidiomycota) – это вероятно единственная известная группа организмов, способных к твердофазной ферментации лигноцеллюлозного комплекса древесины [Рипачек, 1967; Рабинович и др., 2001; Heilmann-Clausen and Boddy, 2008]. В силу этого они играют исключительно важную роль в углеродном цикле лесов, в том числе в эмиссии парниковых газов. Эти факты определяют современную экологическую парадигму относительно их места и роли в лесных экосистемах. Ксилотрофные базидиомицеты – уникальная, биосферно значимая группа организмов, жизнедеятельность которых, наряду с жизнедеятельностью древесных растений, лежит в основе углеродного цикла, и сопряженных с ним циклов других биогенных элементов [Мухин, 2015].

Дереворазрушающие базидиомицеты – относительно небольшая по биологическому разнообразию группа организмов: в Евразии и Северной Америке по экспертным оценкам [Мухин, 1978; Степанова и Мухин, 1979а; Gilbertson, 1980] их насчитывается 900–1700 видов. Наиболее известной их частью являются трутовые грибы – филогенетически разнородная группа грибов преимущественно с трубчатым гименофором [Ryvarden and Gilbertson, 1993]. Это широко распространенные организмы, ареалы которых в большинстве случаев охватывают все северное полушарие, реже какой-либо один из континентов: Евразию или Северную Америку [Gilbertson and Ryvarden, 1986; Ryvarden and Gilbertson, 1993].

Широко известным представителем данной группы является настоящий трутовик *Fomes fomentarius* (L.) Fr. – один из наиболее обычных и массовых видов ксилотрофных грибов в лесах Евразии и Северной Америки [Бондарцев, 1953; Gilbertson and Ryvarden, 1986; Бондарцева, 1989; Мухин, 1993; Ryvarden and Gilbertson, 1993]. В последнее время он привлекает внимание и как

перспективный источник биологически активных и лекарственных соединений [Peintner et al., 1998; Peintner and Pöder, 2000; European medicinal polypores..., 2014; Medicinal value and..., 2016; Mukhin et al., 2018]. Однако его биотехнологическое использование ограничивает отсутствие данных о генетической и эколого-географической изменчивости [European medicinal polypores..., 2014; Fungal strain matters..., 2015; Medicinal value and..., 2016]. Широкое распространение, высокая численность и экологическая пластичность этого вида дают основание предполагать наличие у него высокого уровня генетической изменчивости. Кроме того, в его жизненном цикле присутствуют конидиальные стадии, способствующие формированию клональной внутривидовой структуры [Mukhin and Votintseva, 2002]. Все это диктует необходимость изучения изменчивости настоящего трутовика, в том числе на молекулярно-генетическом уровне.

Из всех существующих в настоящее время концепций биологического вида (биологической, морфологической, филогенетической, экологической, политетической) в микологии основной является морфологическая [Дьяков, 2008; Ainsworth & Bisby's..., 2008]. Около 70 000 всех известных в настоящее время видов грибов выделены на основании особенностей их анатомо-морфологических признаков, то есть являются монотипическими морфовидами [Taylor, 2006]. Данный морфолого-монотипический подход находится в противоречии с широким географическим распространением ксилотрофных грибов, предполагающим географическую изменчивость условий среды, неизбежным следствием которой является географическая изменчивость вследствие адаптации вида к климатическим и биотическим условиям конкретной части ареала [Майр, 1974].

Традиционных анатомо-морфологических признаков строения базидиокарпов явно недостаточно для того, чтобы описать внутривидовые аспекты изменчивости широкоареальных грибов, к числу которых относится настоящий трутовик. Морфологические признаки его базидиокарпов не обнаруживают выраженной географической и экологической изменчивости

[Morphological variability of..., 2016]. Однако в последние годы, благодаря широкому использованию молекулярно-генетических методов, было показано, что многие монотипические морфовиды грибов на самом деле являются гетерогенными, состоящими из филогенетических линий, сопоставимых по характеристикам с филогенетическими видами [A reinterpretation of..., 1999; Ainsworth & Bisby's..., 2008; Relationships among North..., 2010; Phylogenetic and phenotypic..., 2013; Genetic variability in..., 2013; Fungal strain matters..., 2015; How to resolve..., 2019]. В частности, было показано, что в Европе настоящий трутовик состоит из нескольких симпатрических криптических филогенетических линий [The occurrence and..., 2012; Genetic variability in..., 2013; Medicinal value and..., 2016; How to resolve..., 2019]. Изучение генетической гетерогенности данного вида требует проведения исследований в пределах всего его ареала [Medicinal value and..., 2016], значительная часть которого находится в Северной Азии.

В настоящей работе впервые представлены данные, полученные в ходе работ (2017–2023 гг.) по изучению молекулярно-генетическими методами структуры вида настоящего трутовика на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке.

**Цель работы:** изучение генетического разнообразия на популяционно-видовом уровне и экологических особенностей *Fomes fomentarius* (L.) Fr. в Северной Азии.

**Задачи:**

1. изучить генетическое разнообразие популяций настоящего трутовика на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке;
2. изучить биогеографические закономерности молекулярно-генетического разнообразия настоящего трутовика в Северной Азии;
3. изучить экологические (трофические) особенности генетических линий и сублиний, определить их филогенетический статус.

**Научная новизна.** Впервые с использованием молекулярно-генетических методов на примере настоящего трутовика проведено изучение генетической изменчивости и структуры широко ареальных видов ксилотрофных грибов.

Установлено, что в Северной Азии данный мономорфный вид является генетически гетерогенным и состоит из нескольких криптических филогенетических линий и сублиний, обладающих выраженной географической и экологической индивидуальностью. Впервые установлено, что филогенетические линии соответствуют описываемым в Европе симпатрическим криптическим видам *Fomes fomentarius* sensu stricto и *F. inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke. Показано, что наибольшее распространение в Северной Азии имеет *F. fomentarius* s. str. – бореальный вид, представленный двумя группами географических популяций, а *F. inzengae* – новый для Северной Азии редкий неморальный вид, для которого Урал является восточной границей распространения.

**Теоретическая и практическая значимость.** Установлены географические закономерности генетической изменчивости настоящего трутовика – одного и наиболее экологически важных деструкторов древесного дебриса, ответственных за эмиссию CO<sub>2</sub> в лесных экосистемах Урала, Сибири, Дальнего Востока. Эти данные впервые дают достаточно полное представление об особенностях экологической, генетической и географической структуры и объеме мономорфных широко ареальных видов ксилотрофных грибов.

Данные по генетической изменчивости настоящего трутовика, составу и экологии его филогенетических групп необходимы для использования этого вида в биотехнологии, а также для разработки методов диагностики фитосанитарного состояния лесов с использованием молекулярно-генетических методов. Результаты работы используются в курсах «Альгология и микология», «Экологическая физиология грибов», читаемых студентам Института естественных наук и математики Уральского федерального университета им. Первого президента России Б. Н. Ельцина (Приложение А).

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. В Северной Азии *Fomes fomentarius* (L.) Fr. представлен двумя криптическими филогенетическими линиями (А и В) и тремя сублиниями (А1, А2, В2), обладающими выраженной географической индивидуальностью: А1



встречается преимущественно на Дальнем Востоке, В2 – только на Урале, а А2 – на Урале и в Сибири.

2. Филогенетические линии/сублинии обладают экологической индивидуальностью: в трофическом спектре грибов сублиний А1 и А2 отсутствует древесина *Populus*, и они преимущественно развиваются на древесных остатках *Betula*, тогда как грибы сублинии В2 не встречаются на остатках *Betula* и развиваются преимущественно на *Populus*.

3. В Северной Азии, как и в Европе, настоящий трутовик – это комплекс криптических видов: *Fomes fomentarius* sensu stricto и *Fomes inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke. *F. fomentarius* sensu stricto – широко распространенный бореальный вид, представленный двумя географическими группами популяций: евроазиатской (сублиния А2) и дальневосточной (сублиния А1), *F. inzengae* встречается только на Урале и представлен одной европейской группой популяций (сублиния В2).

**Степень достоверности и апробация результатов.** Обоснованность выводов и защищаемых положений, представленных в диссертационной работе, обеспечивается большим объемом данных, полученных с использованием современных молекулярно-генетических методов, а также современных методов обработки и анализа данных. В ходе выполнения работы сформирована коллекция из 254 плодовых тел и 18 чистых дикариотических культур настоящего трутовика, получены и проанализированы 94 оригинальных последовательности ITS рДНК. Результаты исследования прошли рецензирование и опубликованы в отечественных и зарубежных научных журналах, входящих в базы данных Web of Science и Scopus.

Основные теоретические положения и практические результаты исследований были представлены и обсуждались на: Четвертом Съезде Микологов России (г. Москва, 12–14 апреля 2017 г.), Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной памяти Н. В. Глотова «Экология: факты, гипотезы, модели» (г. Екатеринбург, 9–13 апреля 2018 г.), Всероссийской конференции с международным участием «Микология и альгология России.

XX–XXI век: смена парадигм» (г. Москва, 19–20 ноября 2018 г.), III Национальной научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения академика РАН П. Л. Горчаковского «Информационные технологии в исследовании биоразнообразия» (г. Екатеринбург, 5–10 октября 2020 г.), Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной Международному году фундаментальных наук (г. Екатеринбург, 18–22 апреля 2022 г.), V (XIII) Международной ботанической конференции молодых ученых (г. Санкт-Петербург, 25–29 апреля 2022 г.), LVII Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной 90-летию со дня рождения профессора С. Г. Шиятова (г. Екатеринбург, 17–21 апреля 2023 г.).

Работа выполнена при поддержке РФФИ в рамках проекта № 20-34-90054 «Географические и экологические аспекты генетической изменчивости настоящего трутовика», РФФИ и Свердловской области в ходе проекта № 20-44-660012 «Генетический и морфофизиологический полиморфизм ксилосапротрофных грибов», Государственных заданий «Биоразнообразие растительного мира и микобиоты и эколого-географические закономерности его распределения» (тема № АААА-А19-119031890084-6) и «Биоразнообразие растительного мира и микобиоты и его динамика под влиянием глобальных, региональных и локальных факторов» (тема № 122021000092-9).

**Личный вклад автора.** Личный вклад автора заключается в сборе полевых материалов, проведении работ по изучению генетического разнообразия, обработке и обобщению результатов, формулировании целей, задач, выводов, защищаемых положений и написании диссертационной работы.

**Публикации.** Всего опубликовано 26 научных работ, из них 11 по теме диссертации, в том числе 3 работы в изданиях рекомендованных ВАК при Минобрнауки России и индексируемых базами WoS, Scopus.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., профессору В. А. Мухину. Благодарю д.б.н. Д. В. Веселкина, д.б.н. В. Л. Семерикова, к.б.н. С. А. Семерикову, к.б.н. О. С.

Ширяеву, В. Д. Владыкину, к.б.н. Д. К. Диярову, Д. И. Дубровина, Д. П. Дубровину, О. С. Рафикову (ИЭРиЖ УрО РАН), д.б.н. А. С. Третьякову (УрФУ), к.б.н. С. В. Волобуева (БИН РАН) за ценные консультации и помощь в процессе выполнения работ.

## Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

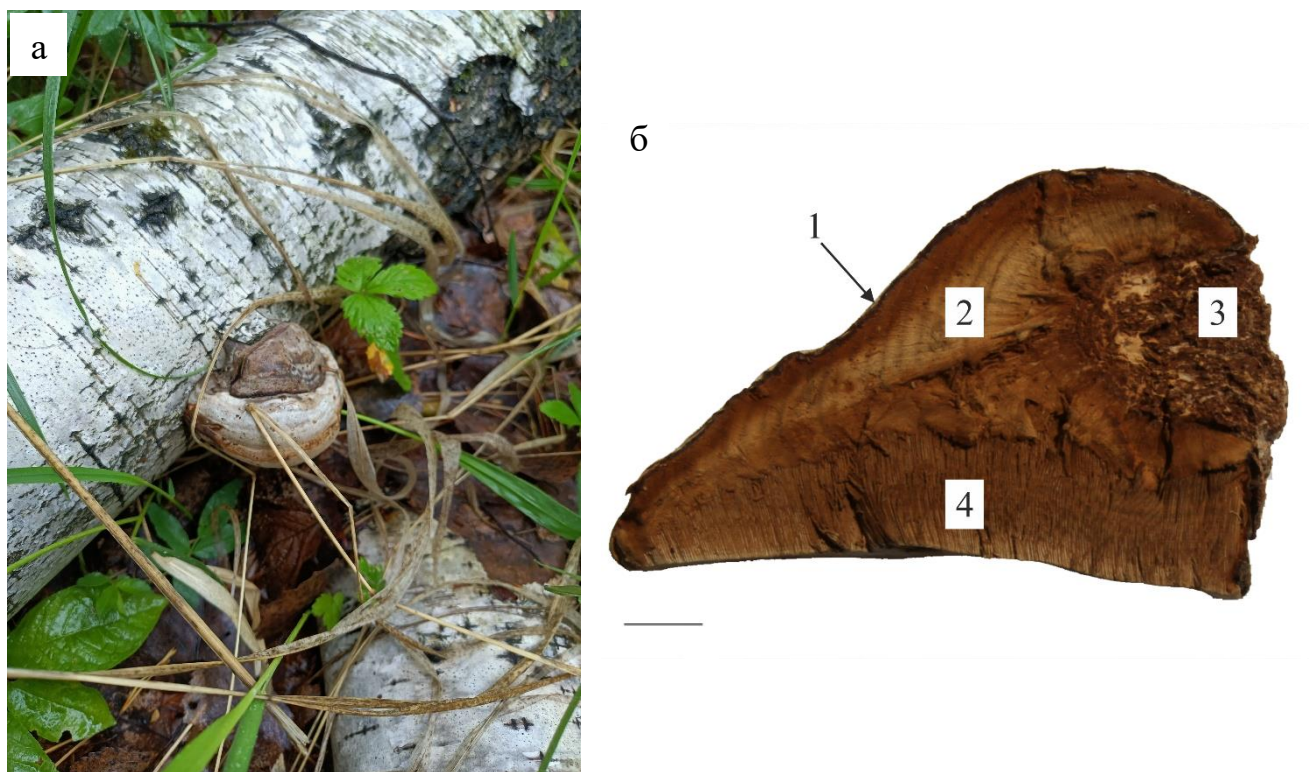
### 1.1 Объект исследования

Объект исследования – настоящий трутовик *Fomes fomentarius* (L.) Fr. (Basidiomycota, Agaricomycetes). Первое научное описание вида привел К. Линней в труде «*Species Plantarum*» в 1753 г. под именем *Boletus fomentarius* [Linnaeus, 1753]. Видовой эпитет «*fomentarius*» происходит от латинского «*fomentum*», относящегося к труту – воспламеняющемуся от искр материалу. Г. Ф. В. Мейер описал *Polyporus fomentarius* в своей книге «*Primitiae Florae Essequiboensis*» [Meyer, 1818], и это название было одобрено Э. М. Фрисом [Fries, 1821]. Позже он переместил этот вид в род *Fomes* [Fries, 1849].

У настоящего трутовика триметическая гифальная система: мицелий состоит из скелетных, связывающих и генеративных гиф. Мицелий формирует многолетние плодовые тела, состоящие из ядровой части, которой базидиокарп прикрепляется к субстрату, твердой деревянистой гладкой с концентрическими бороздками трамы и трубчатого гименофора (Рисунок 1.1). Расположенное близко к субстрату мицелиальное зернистое ядро, состоящее из очень толстостенных гиф неправильной формы (склеридов) – характерная черта рода *Fomes* [Gilbertson and Ryvarden, 1986]. Поры округлые, поверхность трубчатого слоя от светло-серой до цвета скорлупы лесного ореха, темнеющая при надавливании. Базидии быстро исчезающие, споровый порошок желтоватый, споры продолговато-эллипсоидной формы, гладкие.

Плодовые тела обычно копытообразной формы с краем в виде валика, часто более темного цвета, с нижней стороны плоские. Они могут сохранять распростертую форму в неблагоприятных условиях, особенно если развитие происходит на горизонтально расположенном субстрате, когда организм развивается на обращенной к земле поверхности лежащего бревна или ветвей. Также важно отметить, что поры гименофора в конечном счете всегда обращены к земле, то есть обладают положительным геотропизмом. Цвет базидиокарпов

варьирует от белого, светло-серого до почти черного, иногда бывают кремового цвета.



а – внешний вид (полевые сборы 2023 г., Свердловская область), б – поперечный разрез образца ИРАЕ-Fomes-146: 1 – корка, 2 – трама или контекст, 3 – ядро, 4 – многослойный трубчатый гименофор. Длина линии 1 см.

Рисунок 1.1 – Базидиокарпы настоящего трутовика

Заражение субстратов обычно происходит спорами через обломанные толстые сучья. Настоящий трутовик обуславливает развитие сердцевинной белой гнили с черными линиями, отделяющими загнившую древесину от здоровой. Гниение относится к числу активных и довольно быстро приводит к разрушению древесины в направлении от заболони к сердцевине. Древесина в разрушенных местах делается ломкой и в конце концов распадается на пластинки по годичным кольцам.

К настоящему времени установлено, что *F. fomentarius* (L.) Fr., или *Fomes fomentarius sensu lato* – это широко распространенный в Северном полушарии вид трутовых грибов, ареал которого охватывает Евразию, Северную Африку,

Северную Америку [McDonald, 1938; Breitenbach and Kranzlin, 1986; Farr et al., 1989; Kotlaba, 1997; Schmidt, 2006]. А. С. Бондарцев [1953] был склонен относить настоящий трутовик к космополитным видам; к этой же географической группе его относят R. L. Gilbertson and L. Ryvardeen [1986] и A. Bernicchia [1990]. В Европе [Ryvardeen and Gilbertson, 1993], в России [Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1989] род *Fomes* представлен только *F. fomentarius* s. lat., а в Северной Америке двумя видами: *F. fomentarius* s. lat. и *Fomes fasciatus* (Sw.) Cooke [Gilbertson and Ryvardeen, 1986; Farr et al., 1989; Phylogenetic and phenotypic..., 2013].

*F. fomentarius* s. lat. – это не только широкоареальный вид, но и вид, отличающийся высокой численностью: в Евразии и в Северной Америке, – это один из наиболее обычных трутовых грибов [Ryvardeen and Gilbertson, 1993; Nordic Macromycetes, 1997; Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1998]. О его экологической пластичности говорит и то, что он встречается во всех широтных частях лесной зоны (от лесостепи до лесотундры), то есть является полизональным видом [Мухин, 1993]. Он пластичный и в трофическом отношении. В Северной Америке часто встречается на *Acer*, *Alnus*, *Fagus*, *Betula*, *Populus*, реже на *Malus*, *Prunus*, *Pseudotsuga*, *Quercus*, *Salix*, *Umbellularia* [Fungi on plants..., 1989; McCormick et al., 2013]. В Европе, по данным Jülich [1984], Ryvardeen and Gilbertson [1993], в северной ее части обычно развивается на *Betula*, а в южной – на *Fagus*. Его трофический спектр здесь включает *Acer*, *Alnus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Malus*, *Populus*, *Prunus*, *Salix*, *Sorbus*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*. Близкий трофический спектр *F. fomentarius* s. lat. имеет и в России: *Betula*, *Fagus*, *Populus*, *Alnus*, реже *Fraxinus*, *Tilia*, *Quercus*, *Salix* и другие лиственные породы [Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1989]. Во всех частях своего обширного ареала, крайне редко *F. fomentarius* s. lat. отмечен на древесине хвойных, например, *Abies*, *Larix*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* [Gilbertson and Ryvardeen, 1986; How to resolve..., 2019].

В умеренных широтах Евразии настоящий трутовик – один из основных деструкторов древесного дебриса в лиственных лесах, являясь экологическим доминантом во всех (за исключением лесотундры) широтных частях лесной

зоны [Мухин, 1993]. В силу этого, он играет исключительно важную роль в разложении древесного дебриса и, соответственно, в углеродном цикле лесных экосистем, в регуляции газового состав атмосферы и климата [Мухин, 1981, 1993; Мухин и Воронин, 2009; Carbon and oxygen..., 2021; Mukhin and Diyarova, 2022].

Настоящий трутовик – это и экономически важный, интересный для биотехнологического использования гриб [Phylogenetic and phenotypic..., 2013; Fungal strain matters..., 2015; Medicinal value and..., 2016]. Его полезные свойства известны давно, например, в трудах Гиппократы описываются кровоостанавливающие и противовоспалительные свойства *F. fomentarius* s. lat., находившие применение в хирургии и стоматологии вплоть до XIX [Carasso, 1998; Rogers, 2011]. С развитием технологий фармакологических исследований поиск новых биологически активных соединений существенно активизировался в том числе и у настоящего трутовика [Wasser, 2002; Wasser and Weis, 1999a; Wasser and Weis, 1999b). У *F. fomentarius* s. lat. были найдены вещества с антибактериальной [Peintner et al., 1998; Suay et al., 2000; Stamets, 2005], противоопухолевой [Ito et al., 1976; Optimization for the..., 2008] и противовирусной активностью [Anti-infective properties of..., 2011]. Экстракты плодовых тел обнаруживают также антиоксидантные, антитромбоцитарные, гипогликемические, противовоспалительные свойства [Feng and Yang, 2010; Chemical constituents and..., 2012; Fomentarols A-D, sterols..., 2013]. При этом как отдельные биологически активные вещества, так и экстракты из настоящего трутовика обладают крайне низкой цитотоксичностью [Fomentarols A-D, sterols..., 2013]. Современные данные о лекарственных свойствах веществ из настоящего трутовика суммированы в Таблице Б.1 Приложения.

Широкое географическое распространение, высокая численность в большинстве частей обширного ареала, трофическая пластичность *F. fomentarius* s. lat. дают основание предполагать наличие у него высокой генетической изменчивости. Тем более, что в его жизненном цикле присутствуют конидиальные стадии, способствующие формированию

клональной внутривидовой структуры [Mukhin and Votintseva, 2002]. Поэтому изучение настоящего трутовика, в том числе и на молекулярно-генетическом уровне, дает возможность, как мы считаем, выявить и оценить на его примере внутривидовую генетическую изменчивость широкоареальных видов ксилотрофных грибов, установить ее связь с их экологическими особенностями и хозяйственно-ценными свойствами.

## **1.2 Биоматериалы для молекулярно-генетического анализа**

Исследование проведено на материалах из азиатской части России: Урала, Сибири, Дальнего Востока, – с дополнительным привлечением материалов из других частей России и прилегающих территорий. В качестве биоматериалов выступали базидиокарпы настоящего трутовика, собранные в 1994–2017 гг. лично и под руководством научного руководителя д.б.н., профессора В. А. Мухина в европейской части России, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке, в Японии (всего 120 шт.), а также в ходе полевых работ диссертанта на Урале, Алтае и в Казахстане в 2019–2021 гг. (всего 134 шт.). Полный список административных территорий, а также количество находок на их территории приведены в таблице 1.1. Точки сбора располагали на маршрутах равномерно; расстояние между плодовыми телами одной точки сбора составляло минимум 100 м, которое оценивали с помощью GPS-навигаторов, значительную часть – с помощью Garmin GPSMAP 64s (Garmin International, Inc., Олате, Канзас, США), или GPS-модуля на смартфоне в приложении Яндекс.Карты [Яндекс.Карты]. Живые плодовые тела (твердые, со светлым гименофором) собирали независимо от их размеров и типа субстрата. Базидиокарпы упаковывали в индивидуальные пакеты, снабжали полевой этикеткой с информацией о дате, месте сбора и виде субстрата, и высушивали при комнатной температуре. В настоящее время объединенная коллекция из 254 базидиокарпов хранится в Институте экологии растений и животных УрО РАН.

На основе этих материалов создали массив данных в формате таблицы Microsoft Excel, в которую вносили информацию о датах и местах сбора,



субстратах согласно этикеткам и полевым журналам. Административно-территориальное деление приводили согласно данным поисково-информационной картографической службы Яндекс.Карты [Яндекс.Карты].

Таблица 1.1 – Субъекты и районы России, Казахстана и Японии, охваченные гербарной коллекцией исследования

Субъект (находок, шт.)	Районы и городские округа (ГО)
Ямало-Ненецкий автономный округ (3), РФ	Шурышкарский
Свердловская область (120), РФ	Белоярский, Верхотурский, ГО Карпинск, г. Нижний Тагил, г. Екатеринбург, Ивдельский, Качканарский ГО, Кировградский ГО, Красноуфимский, Новолялинский, Нижнетуринский, Североуральский, Серовский, Сысертский
Пермский край (10), РФ	Горнозаводской, Лысьвенский ГО
Челябинская область (12), РФ	Белорецкий, Катав-Ивановский, Миасский ГО
Оренбургская область (5), РФ	Саракташский
Республика Башкортостан (8), РФ	Белорецкий, Зилаирский
Республика Алтай (11), РФ	Огундайский, Турочакский, Улаганский, Шебалинский
Иркутская область (4), РФ	Ольхонский, Слюдянский, Усть-Ордынский
Республика Бурятия (2), РФ	Баргузинский
Красноярский край (4), РФ	Ермаковский
Республика Саха (5), РФ	ГО г. Якутск, Намский улус
Хабаровский край (5), РФ	Вяземский, имени Лазо, Хабаровский

Субъект (находок, шт.)	Районы и городские округа (ГО)
Сахалинская область (3), РФ	Анивский, Долинский ГО
Приморский край (14), РФ	Владивостокский ГО, Лазовский, Партизанский, Хасанский, Уссурийский ГО,
Республика Коми (10), РФ	ГО Сыктывкар, Княжпогостский, Троицко-Печорский, Сыктывдинский
Республика Крым (5), РФ	Кировский
Костанайская область (26), Республика Казахстан	Аулиекольский, г. Костанай, Житикаринский
Регион Тюбу (7), Япония	

Информация из массива данных о находках на Урале и в Зауралье (записи о 184 плодовых телах) совместно с таковыми данными из Музея ИЭРиЖ УрО РАН (SVÉR, данные о 64 плодовых телах) были преобразованы по формату DarwinCore и опубликованы на портале Глобальной базы данных по объектам биоразнообразия GBIF [GBIF: The Global...] в виде датасета «*Fomes fomentarius* in the Urals and adjacent territories from the Institute of Plant and Animal Ecology herbaria» [Zhuikova and Mukhin, 2021]. Подробное описание, географический охват, методология и другие метаданные, сопровождающие датасет и описывающие его формирование, приведены в Таблице В.1 Приложения.

Для молекулярно-генетического анализа были отобраны 94 базидиокарпа, из них 50 с территории Урала, 17 – из Сибири и с Дальнего Востока (Таблица 1.2). Кроме того, были использованы базидиокарпы из Крыма (5 шт., все с *Juglans sp.*), Республики Коми (6 шт., с *Betula sp.* (1), *Betula pubescens* (4), неустановленного субстрата (1), Костанайской области Республики Казахстан (9 шт., *Acer negundo* (1), *Populus sp.* (7), *Salix sp.* (1) и Японии (7 шт., все с *Fagus crenata*). Подробная информация о генотипированных базидиокарпах представлена в Таблице Г.1 Приложения.

Таблица 1.2 – Список базидиокарпов настоящего трутовика с Урала и из азиатской части России, использованных в качестве материала для анализа ДНК

Регион РФ (количество базидиокарпов, шт.)	Субстрат (количество собранных на нем базидиокарпов, шт.)
Пермский край (3)	<i>Betula sp.</i> (3)
Свердловская область (32)	<i>Alnus sp.</i> (1), <i>Betula sp.</i> (25), <i>Populus balsamifera</i> (2), <i>Populus tremula</i> (1), <i>Prunus padus</i> (1), <i>Salix sp.</i> (1), <i>Tilia sp.</i> (1)
Челябинская область (7)	<i>Acer platanoides</i> (2), <i>Alnus incana</i> (1), <i>Betula sp.</i> (2), <i>Sorbus sp.</i> (1), <i>Tilia sp.</i> (1)
Оренбургская область (4)	<i>Acer sp.</i> (1), <i>Alnus sp.</i> (1), <i>Populus alba</i> (1), <i>Prunus padus</i> (1)
Республика Башкортостан (4)	<i>Alnus sp.</i> (1), <i>Betula sp.</i> (1), <i>Populus alba</i> (1)
Республика Алтай (4)	<i>Larix sp.</i> (1), <i>Larix sibirica</i> (1), <i>Betula pendula</i> (2)
Красноярский край (2)	<i>Alnus incana</i> (1), <i>Betula pendula</i> (1),
Иркутская область (2)	<i>Betula sp.</i> (2)
Республика Бурятия (1)	<i>Betula sp.</i> (1)
Республика Саха (1)	<i>Betula platyphylla</i> (1)
Приморский край (5)	<i>Alnus hirsuta</i> (2), <i>Betula dahurica</i> (1), <i>Quercus mongolica</i> (1), <i>Ulmus propinqua</i> (1)
Сахалинская область (2)	<i>Betula sp.</i> (1), <i>Chosenia arbutifolia</i> (1)

В качестве материала для получения ДНК изолятов также были использованы чистые дикариотические культуры (Таблица 1.3), выделенные из базидиокарпов с территории Свердловской области с использованием традиционных методов [Промышленное культивирование съедобных..., 1978; Благовещенская, 2017]. Для этого вырезали небольшие участки ядра плодового

тела, помещали их на сусло (4%)–агар (2%) в чашки Петри и культивировали в темноте при комнатной температуре 5–10 дней. Затем участки среды с развившимся мицелием настоящего трутовика и визуально незагрязнённые другими организмами переносили в другие чашки Петри со свежеприготовленной питательной средой. Полученные чистые культуры сохраняли в пробирках на скошенном сусло–агаре при +4 °С. Протипированы были как плодовые тела, так и полученные из них дикариотические штаммы.

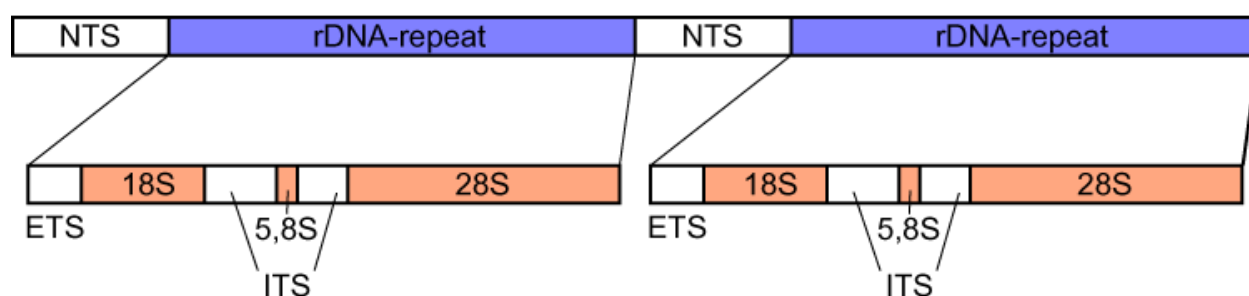
Таблица 1.3 – Список дикариотических культур настоящего трутовика, использованных для анализа ДНК

Номер		Место сбора плодового тела	Субстрат
гербарный	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-235	OL569546	Белоярский район	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-B2	OL579734	Белоярский район	<i>Tilia</i>
ИРАЕ-Fomes-190	OL550062	Верхотурский район	<i>Populus tremula</i>
ИРАЕ-Fomes-137	OL569559	г. Екатеринбург	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-139	OL580755	г. Екатеринбург	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-205	OL569552	г. Екатеринбург	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-207	OL549268	г. Екатеринбург	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-215	OL569551	г. Екатеринбург	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-221	OL569550	г. Екатеринбург	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-225	OL569548	г. Екатеринбург	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-236	OL555782	г. Екатеринбург	<i>Populus balsamifera</i>
ИРАЕ-Fomes-141	OL549282	Сысертский район	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-142	OL569558	Сысертский район	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-143	OL580756	Сысертский район	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-144	OL569557	Сысертский район	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-145	OL549283	Сысертский район	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-176	OL555783	Сысертский район	<i>Salix L.</i>

Номер		Место сбора плодового тела	Субстрат
гербарный	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-228	OL569547	Сысертский район	<i>Prunus padus</i>

### 1.3 Молекулярно-генетический анализ

В качестве ДНК-маркера использовали последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров (internal transcribed spacer, ITS) 1 и 2 рибосомальной ДНК, и гена 5.8S рРНК. У грибов ITS1-5.8S-ITS2 область представляет собой часть кластера генов рибосомальных тандемных повторов ядерного генома длиной 600–800 п. о. (Рисунок 1.2).



ETS – внешний транскрибируемый спейсер; ITS – внутренние транскрибируемые спейсеры 1 и 2, пронумерованные с 5'-конца; NTC – нетранскрибируемый спейсер

Рисунок 1.2 – Тандемные повторы кластера генов эукариотической рибосомальной ДНК, содержащие нуклеотидные последовательности 18S, 5.8S и 28S субъединиц рибосомы [Holstein, 2006, [commons.wikimedia.org/wiki/File:Eucaryot\\_rdna.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eucaryot_rdna.png), дата обращения 15.07.2023]

Область окружена последовательностями малой субчастицы рибосомы (SSU или 18S) на 5'-конце и большой субчастицы (LSU или 28S) на 3'-конце. Как и фланкирующие 18S и 28S, ген 5.8S содержит высоко консервативную последовательность ДНК, поскольку они кодируют структурные части рибосомы, которая является ключевым компонентом внутриклеточного синтеза белка.

ITS-маркеры обладают рядом преимуществ: многокопийностью [Introducing ribosomal tandem..., 2019], а следовательно и высоким уровнем успешных полимеразных цепных реакций [Nuclear ribosomal internal..., 2012] и прочтений при секвенировании по Сэнгеру даже при небольшом количестве биологического материала [Xu, 2016], возможностью формирования как «универсальных» [Amplification and direct..., 1990], так и группоспецифичных [Gardes and Bruns, 1993] праймеров. Из-за окружения ITS1-5.8S-ITS2 высококонсервативными последовательностями сиквенсы ITS стали широко применяться для исследований идентификации видов грибов с помощью последовательностей ДНК [Bruns et. al., 1991; Biodiversity and systematics..., 2000; High-coverage ITS primers..., 2012]. Позже последовательность внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомальной ДНК была предложена в качестве универсального первичного ДНК-штрихкода для генетической идентификации грибов [Nuclear ribosomal internal..., 2012].

В работе последовательность ITS1-5.8S-ITS2 анализировали с использованием специфичных для базидиомицетов праймеров ITS1-F и ITS4-B [Gardes and Bruns, 1993], расположение которых указано на Рисунке 1.3, а последовательности приведенных в Таблице 1.4.



Стрелками показаны положения прямого (стрелка вправо) и обратного (стрелка влево) праймеров, SSU – последовательность малой субчастицы рРНК, LSU – последовательность большой субчастицы рРНК

Рисунок 1.3 – Карта ядерных генов рибосомных РНК и их участков ITS  
(на основе [High-coverage ITS primers..., 2012])

Таблица 1.4 – Последовательности праймеров, использованных в настоящем исследовании

Название	Последовательность (5'–3')
ITS1-F	CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA
ITS4-B	CAGGAGACTTGTACACGGTCCAG

Основную часть работ (выделение ДНК, ПЦР и электрофорез) выполняли согласно стандартным протоколам с небольшими модификациями в лаборатории молекулярной генетики растений и грибов Института естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (г. Екатеринбург). Другая часть работ выполнена в лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург).

### ***1.3.1 Экстракция, амплификация и секвенирование ДНК***

Для экстракции ДНК из ядерной части или гименофора сухого плодового тела стерильным инструментом делались высечки объемом до 0,5 см<sup>3</sup>, которые помещались в индивидуальные стерильные 2 мл пробирки. Работу с плодовыми телами проводили с соблюдением условий стерильности при проведении микробиологических работ вне молекулярно-генетической лаборатории, что исключало перекрестное загрязнение биоматериалов.

Для генетического анализа дикариотический мицелий чистых культур настоящего трутовика выращивали на сусло–агаре в чашках Петри при комнатной температуре. При полном зарастании чашек и отсутствии загрязнения мицелий переносили в пробирки на 1,5 мл и использовался молекулярно-генетического анализа.

Высечки из плодовых тел или дикариотический мицелий объемом до 0,5 см<sup>3</sup> измельчали в стерильных фарфоровых ступках с добавлением жидкого азота. Из полученного порошка ДНК экстрагировали с использованием наборов NucleoSpin Plant II (Macherey-Nagel Vertrieb GmbH & Co. Kg., Дюрен, Германия)

с применением РНКазы, следуя инструкции для выделения ДНК из грибов, прилагаемой к набору, DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN N.V., Хильден, Германия) согласно прилагаемому стандартному протоколу, diaGene для выделения ДНК из растительной ткани (ООО "Диаэм", Москва, РФ) по прилагаемому к набору стандартному протоколу. Высушенную ДНК растворяли в 50–100 мкл Трис-ЭДТА буфера или деионизированной воды. В каждую партию образцов входили два контрольных образца: отрицательный (стерильная вода) и положительный (раствор ДНК ранее секвенированного плодового тела), которые затем использовались в ПЦР наравне с другими образцами.

Амплификацию последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров и 5.8S ядерного гена рибосомной РНК осуществляли с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием пары праймеров ITS1-F и ITS4-B (Таблица 1.3). Часть ПЦР проводили в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 1x iQ Supermix (Bio-Rad Laboratories Inc., Геркулес, Калифорния, США), по 1 мкМ каждого праймера и 3 мкл раствора ДНК. Большинство ПЦР проводили в 25 мкл реакционной смеси из буферного раствора с 2,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,2 мМ dNTP, 0,1 мкМ каждого праймера (ЗАО "Евроген Ру", Москва, РФ), 0,08 ед./мкл HS-Taq ДНК полимеразы (ЗАО "Евроген Ру", Москва, РФ) и 2, 5 или 10 мкл раствора ДНК. В каждую постановку ПЦР также включались пробирки с внутренними контролями ПЦР: отрицательный, который содержал стерильную воду, и положительный, в который добавляли ДНК ранее секвенированного образца настоящего трутовика.

Программа ПЦР для термоциклеров C1000 Touch Amplifier (Bio-Rad Laboratories Inc., Геркулес, Калифорния, США) включала начальную денатурацию 95 °С в течение 5 мин, 35 циклов денатурации при 95 °С – 30 с, отжига праймеров при 55 °С – 45 с, элонгации при 72 °С – 45 с, и финальную элонгацию при 72 °С – 10 мин. Пробирки с ПЦР-продуктами охлаждали до 4 °С и хранили при –25 °С.

Результаты ПЦР визуализировали с помощью горизонтального электрофореза в 1,2% агарозном геле с добавлением бромистого этидия в трис-



борат-ЭДТА буферном растворе. Гель визуализировали с помощью системы документирования гелей Gel Doc XR+ (Thermo Fisher Scientific Inc., Уолтем, Массачусетс, США). Длину фрагментов идентифицировали относительно маркера длин ДНК 100+ bp DNA Ladder (ЗАО “Евроген Ру”, Москва, РФ).

Часть продуктов ПЦР очищали с использованием набора GeneJET PCR Purification Kit (Thermo Fisher Scientific Inc., Уолтем, Массачусетс, США), а секвенирование по Сэнгеру в прямом и обратном направлениях выполняла компания ЗАО “Евроген Ру” (г. Москва, РФ). Большинство процедур очистки продуктов ПЦР ферментами или электрофорезом в агарозном геле, а также секвенирование по Сэнгеру в двух направлениях выполняла компания ООО “Синтол” (г. Москва, РФ).

Все вышеуказанные процедуры выполняли с соблюдением требований по предотвращению контаминаций: экстракцию ДНК, приготовление реакционных смесей для ПЦР и внесение образцов, электрофорез проводили в разных помещениях на разных столах, используя ПЦР-боксы, разные наборы автоматических пипеток и других инструментов для работы на разных стадиях процесса. Перед проведением работ проводили обработку ультрафиолетом пластика и ПЦР-боксов, температурную стерилизацию многоразовой посуды и инструментов.

Обработку первичных данных секвенирования (файлов \*.ab1) проводили с использованием программ Sequencing Analysis Software v.5.3.1 от Applied Biosystems (Thermo Fisher Scientific Inc., Уолтем, Массачусетс, США), FinchTV v.1.5.0 (Geopriza Inc.) и MEGA v.7 [Kumar et al., 2016]. Идентификация полученных последовательностей осуществлялась по результатам поиска схожих в базе данных GenBank NCBI [GenBank, 2013] с помощью алгоритма Standard Nucleotide BLAST [Basic local alignment..., 1990].

94 полученные в ходе работы последовательности депонированы в GenBank NCBI [GenBank, 2013] и приведены в Таблице Г.1 Приложения под уникальными номерами (GenBank accession number). Сиквенсы чистых дикариотических культур и плодовых тел, из которых они были получены,

идентичны, поэтому загружены в GenBank NCBI [GenBank, 2013] и приводятся в работе под одним номером.

### ***1.3.2 Филогенетические построения и показатели генетического полиморфизма***

В работе использованы как оригинальные, так и привлеченные из открытых баз данных последовательности (Таблицы Д.1, Д.2 Приложения). Список качественных последовательностей ITS1-5.8S-ITS2, извлеченных из GenBank NCBI [GenBank, 2013] по запросу «*Fomes*» (дата запроса 10.05.2023) с их аннотацией приведен в Таблице Д.1 Приложения. Пул референсных последовательностей сформирован из описанных как типичные сиквенсы в работах The occurrence and... [2012], Phylogenetic and phenotypic... [2013], Genetic variability in... [2013], Medicinal value and... [2016], How to resolve... [2019] с привлечением базы данных UNITE [Bruns et al., 2007]. Аннотированный список 28 референсных сиквенсов приведен в Таблице Д.2 Приложения.

Выравнивание последовательностей проводили с помощью алгоритма Muscle с ручной проверкой результатов. Подбор модели выполнен с ориентацией на минимальные показатели скорректированного информационного критерия Акаике (Akaike Information Criterion, corrected) и байесовского информационного критерия (Bayesian Information Criterion) [Nei and Kumar, 2000]. Филогенетические деревья построены методом присоединения соседей (Neighbor Joining, NJ) согласно двухпараметрической модели Кимуры [Kimura, 1980] с дискретным гамма-распределением (+G) с 5 категориями скорости. Статистическая оценка деревьев проведена с помощью бутстрэп метода (1000 повторений). Деревья построены в масштабе с длинами ветвей, измеряющимися количеством нуклеотидных замен на сайт. В качестве внешней группы выбраны референсные последовательности *Fomes fasciatus* (Sw.) Cooke. Выравнивание последовательностей, подбор модели [Nei and Kumar, 2000], филогенетический анализ и построения проведены в программе MEGA v.7 [Kumar et al., 2016].

В качестве показателя генетического полиморфизма рассчитывали сходство (similarity). В случае некодирующих последовательностей оно представляет собой процент идентичных пар оснований. При его расчетах учитываются все сайты выравнивания, в том числе инделы. Матрицу сходства последовательностей рассчитывали на основе выравнивания без полиморфных позиций (удалены у всех последовательностей) в веб-сервисе Multiple Sequence Alignment EMBL-EBI [Multiple Sequence Alignment] с последующими расчетами в Microsoft Excel.

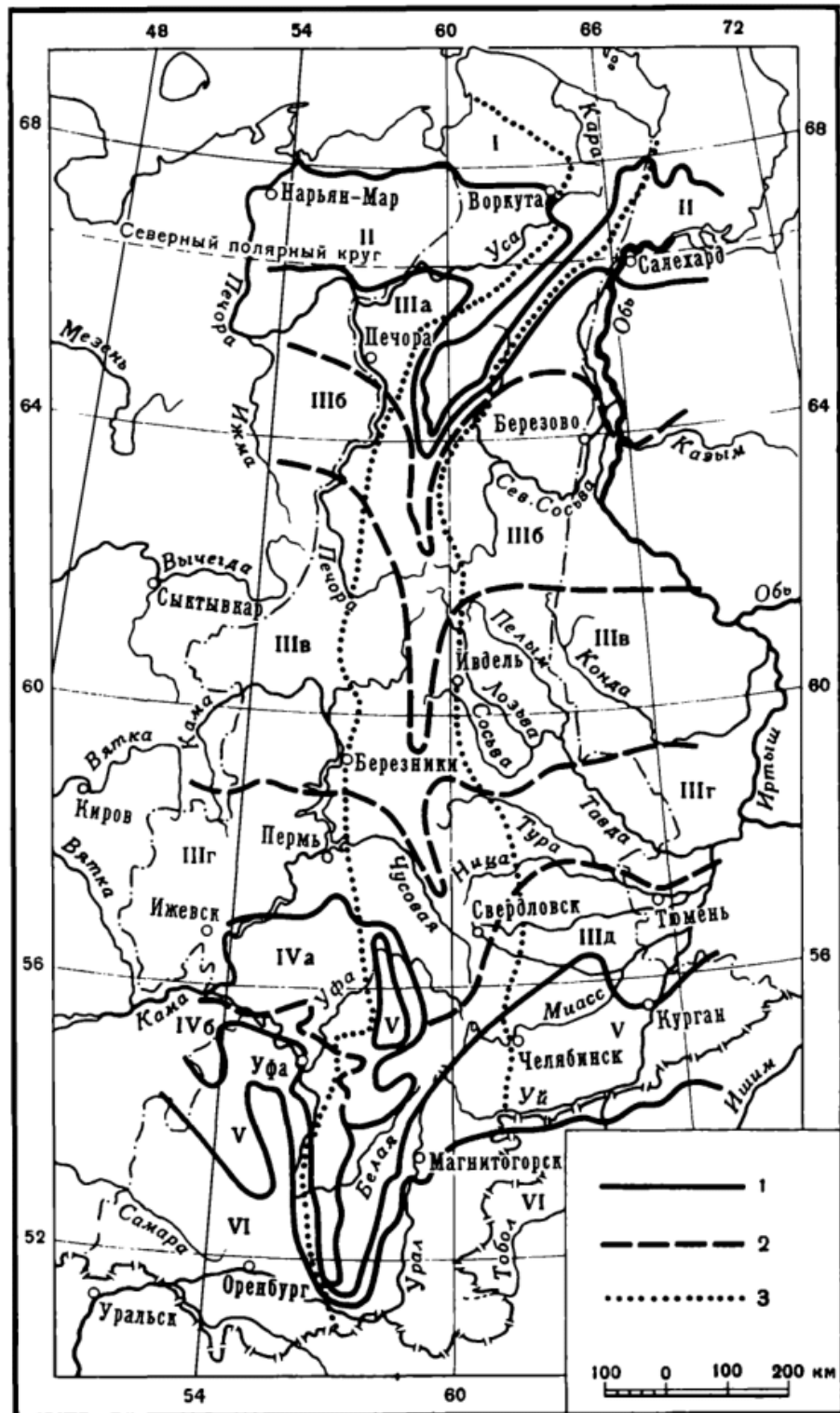
Также рассчитаны такие показатели полиморфизма как нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) – среднее количество нуклеотидных различий на сайт между двумя последовательностями во всех возможных парах в выборке – и нуклеотидная дивергенция ( $D_{xy}$ ) – средняя доля нуклеотидных различий между двумя группами последовательностей. При их расчетах используются только консервативные и сайты с однозначными заменами, то есть не учитываются полиморфные позиции и инделы. В качестве матрицы использовали выравненные алгоритмом Muscle массивы последовательностей с исключенными полиморфными позициями (R, M, Y и другие заменены на N). Подсчеты проводили при помощи программы DnaSP v.6.12 [DnaSP 6: DNA sequence..., 2017].

Оценка географического распространения филогенетических линий была проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа с использованием фактора «сублиния», а значения широт находок в качестве зависимой переменной. Статистический анализ субстратной приуроченности проведен с использованием критерия  $\chi^2$  с поправкой Йейтса. Расчеты выполнены в статистическом пакете Statistica 8.0 (Dell Technologies, Inc. Раунд-Рок, Техас, США).

## Глава 2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ СОСТАВ НАСТОЯЩЕГО ТРУТОВИКА НА УРАЛЕ

Уральская физико-географическая страна (Урал) протяженностью с севера на юг более 2800 км разделяет европейский и азиатский субконтиненты, Восточно-Европейскую и Западно-Сибирскую равнины, подразделяется на ряд широтных частей: Пай-Хой, Полярный, Приполярный, Северный, Средний и Южный Урал, Мугоджары [Шакиров, 2011]. По строению поверхности в долготном направлении территория четко разграничивается на три части: Предуралье, Горный Урал и Зауралье [Определитель сосудистых растений..., 1994]. Урал пересекает ряд ботанико-географических зон (от тундровой на севере до степной на юге), вносит нарушения в картину зональность растительного покрова, характерную для равнинных территорий (Рисунок 2.1). Это происходит из-за более или менее четко выраженной высотной поясности растительности, однако, из-за небольшой высоты гор резкого перехода между растительностью равнин и низких уровней гор обычно не наблюдается. В горной части аналоги зональных подразделений равнин смещены на юг, причем тем сильнее, чем выше горы [Урал и Приуралье, 1968]. Суровость континентального климата в западных предгорьях Урала и на прилегающей равнинной территории несколько снижается, а в восточных предгорьях и в Зауралье резко усиливается. Поэтому различия в растительном покрове предуральских и зауральских равнин довольно значительны, особенно в центральных звеньях зонального спектра: лесотундровом, таежном с подзонами северной, средней и южной тайги, широколиственных лесов и лесостепном [Урал и Приуралье, 1968].

Отдельные сведения о грибах Урала появляются в конце XIX века, а настоящий трутовик впервые отмечен в статье Н. П. Булычева [1876]. В работах начала XX века он отмечается Б. П. Каракулиным и А. К. Лобик [1915] для Южного, а А. С. Бондарцевым [1916] для Полярного Урала. Первое обобщение имевшихся на начало XX века данных о грибах Урала было сделано Н. А. Наумовым [1915]. По его данным настоящий трутовик встречается в



Зоны: I – тундровая; II – лесотундровая; III – таежная с подзонами: а – предлесотундровых редкостойных лесов; б – северной тайги; в – средней тайги; г – южной тайги; д – предлесостепных сосновых и березовых лесов; IV – широколиственная с подзонами: а – смешанных широколиственно-хвойных лесов, б – широколиственных лесов; V – лесостепная; VI – степная. Границы: 1 – зон; 2 – подзон; 3 – Уральской горной страны.

Рисунок 2.1 – Основные зональные подразделения растительного покрова на прилегающих к Уралу равнинах и их горные аналоги [Урал и Приуралье, 1968]

окрестностях городов Перми, Оханска, Добрянского и Кушвинского заводов, г. Екатеринбурга, ст. Хребет Уральский и вблизи г. Кыштыма. В первой фундаментальной сводке по ксилотрофным грибам Урала [Степанова-Картавенко, 1967], настоящий трутовик описывается как повсеместно встречающийся независимо от широты местности, ни от вертикальной поясности вид. Он также отмечается у верхней границы леса и в гольцовом поясе на вершинах гор. *F. fomentarius* s. lat. отмечается как обычный, массовый вид, встречающийся на древесном дебрисе или ослабленных представителях лиственных пород, и в других работах [Биоресурсный потенциал Центрального..., 2014; Биота искусственных лесов..., 2013; Редуценты лесов Южного..., 2007; Сафонов и Сафонова, 2023; *Aphyllorphoroid fungi of...*, 2010; Mukhin et. al, 2007; *Polypore (Aphyllorphorales, Basidiomycetes) ...*, 2016].

Проведенный нами анализ 247 гербарных образцов настоящего трутовика из коллекций ИЭРиЖ УрО РАН (184 из объединенной коллекции В. А. Мухина и Е. В. Жуйковой и 64 из Музея ИЭРиЖ УрО РАН) показывает, что это вид действительно широко встречается на Урале [Zhuykova and Mukhin, 2022], то есть он представлен во всех ботанико-географических зонах и физико-географических провинциях от лесотундры до лесостепи (Таблица 2.1).

Таблица 2.1 – Административные единицы РФ и Республики Казахстан, охваченные гербарным материалом

Субъект (находок, шт.)	Районы и городские округа (ГО)
Ямало-Ненецкий автономный округ (5)	Шурышкарский район
Пермский край (10)	Горнозаводской район, Лысьвенский ГО
Свердловская область (164)	Белоярский, Красноуфимский, Невьянский, Новолялинский, Сысертский, Пригородный, Серовский, Талицкий, Верхотурский районы, Ивдельский, Качканарский, Нижнетуринский,

Субъект (находок, шт.)	Районы и городские округа (ГО)
Свердловская область (164)	Североуральский, Кировградский ГО, ГО Карпинск, г. Нижний Тагил, г. Екатеринбург
Челябинская область (14)	Белорецкий, Катав-Ивановский, Ашинский, Чебаркульский районы, Миасский ГО
Оренбургская область (6)	Саракташский район
Республика Башкортостан (8)	Белорецкий, Зилаирский районы
Курганская область (14)	Петуховский, Кетовский, Звериноголовский районы
Костанайская область (26)	Аулиекольский, Житикаринский районы, г. Костанай

Таблица 2.2 – Трофический спектр настоящего трутовика на Урале на основе гербарного материала ИЭРиЖ УрО РАН

Субъект	Древесные остатки (находок, шт.)								
	<i>Acer</i>	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Populus</i>	<i>Prunus</i>	<i>Salix</i>	<i>Sorbus</i>	<i>Tilia</i>	<i>Ulmus</i>
ЯНАО	–	–	4	–	–	1	–	–	–
Свердловская обл.	–	1	143	15	1	1	–	1	–
Пермский край	–	–	10	–	–	–	–	–	–
Челябинская обл.	3	2	4	1	–	–	1	1	2
Оренбургская обл.	1	2	–	1	1	1	–	–	–
Р. Башкортостан	–	1	5	2	–	–	–	–	–
Курганская обл.	–	–	14	–	–	–	–	–	–
Костанайская обл.	3	–	1	15	–	6	–	–	–

Примечание: обл. – область, Р. – Республика

В настоящее время ограниченность данных о географическом распределении видов и его зависимости от различных условий среды является лимитирующим фактором в экологических и биогеографических исследованиях. Недостаточность данных касается не только малочисленных, но и массовых, широко распространенных видов. Массовые виды не удостоиваются достаточного внимания из-за их обилия и распространенности; в лучшем случае отмечается их присутствие на какой-то территории, их представители редко попадают в сборы, а, следовательно, и в коллекции музеев и гербариев. В то же самое время для комплексного изучения видов необходимы именно гербарные данные как для глубокого анализа и статистической обработки, так и в качестве материала для морфологических, культуральных и генетических исследований. К таким видам относится и настоящий трутовик, значительная часть ареала которого расположена на территории России, однако, в Глобальной информационной системе о биоразнообразии GBIF без учета данных авторов зарегистрировано всего 60 находок, подкрепленных гербарными образцами (по запросу «*Fomes fomentarius*» на сайте [gbif.org](http://gbif.org) 13.07.2023).

Так же на территории Урала отмечено несколько небольших работ, посвященных собственно изучению настоящего трутовика. Так, в работах В. А. Мухина [1978a] и В. А. Мухина, Н. Т. Степановой [1979б] представлены результаты изучения возрастной структуры популяции и изменчивость линейных размеров плодовых тел этого вида в национальном парке «Припышминские боры». Еще одна работа [Мухин, 1978б] посвящена анализу особенностей экологической ниши *F. fomentarius* s. lat. В 2000-е годы вышло несколько работ, посвященных отдельным аспектам биологии и экологии грибов: жизненному циклу [Mukhin and Votintseva, 2002], углеродно-кислородному газообмену [Влажность как фактор..., 2015; Carbon and oxygen..., 2021; Mukhin and Diyarova, 2022]. Исходя из этого можно сделать вывод, что изучение настоящего трутовика на Урале имеет длительную историю, но не имеет системного характера. В лесах Урала и Зауралья данный вид

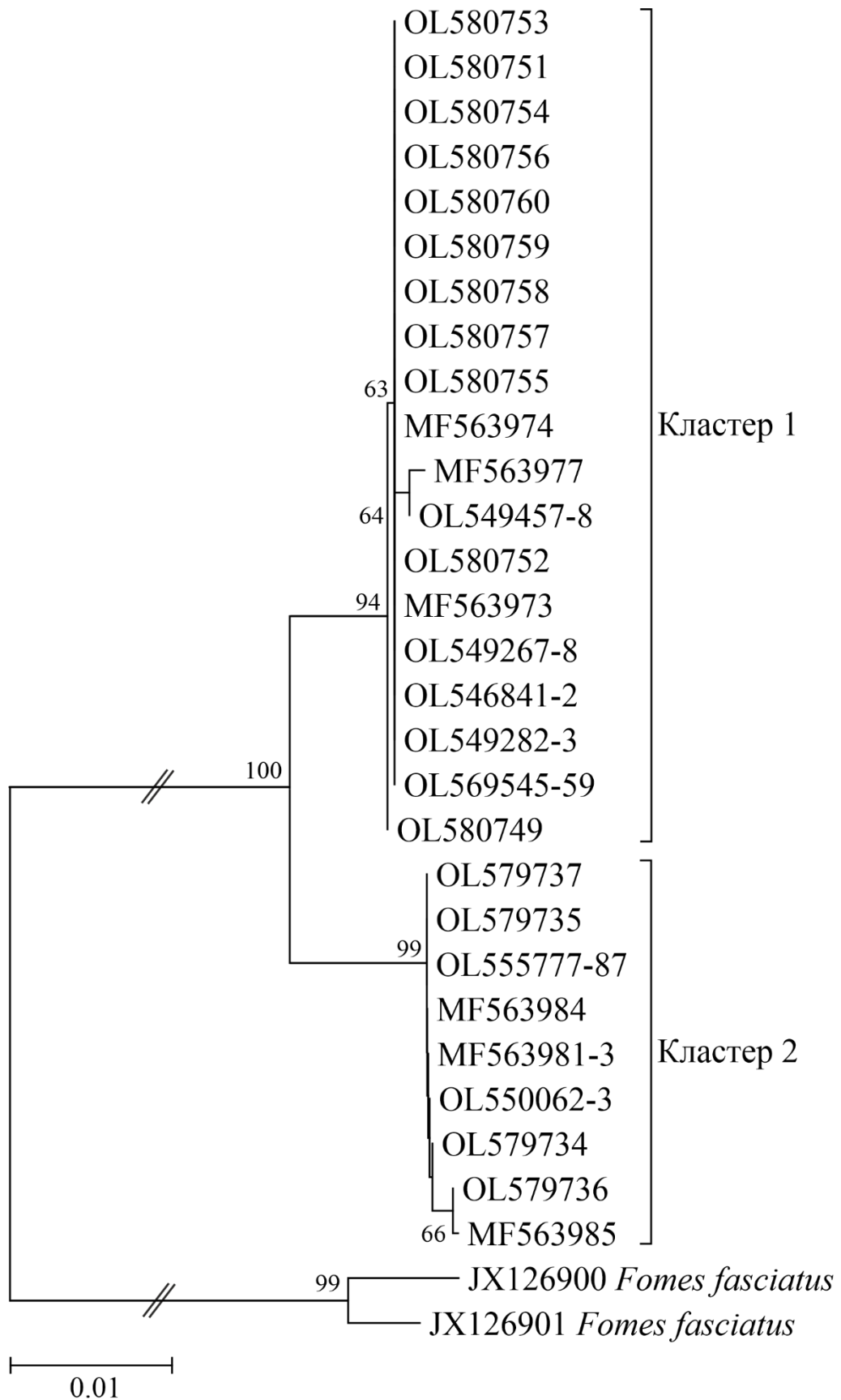


ксилотрофных грибов является одним из основных деструкторов древесных остатков *Betula* [Мухин, 1993].

Как уже было отмечено, в силу меридионального расположения Уральских гор разные их широтные части оказываются в различных ботанико-климатических условиях, это, а также наличие высотной зональности обуславливает большое разнообразие экологических условий для всей лесной биоты, включая такой ее важный компонент, как ксилотрофные грибы. Поэтому, изучение молекулярно-генетического разнообразия настоящего трутовика в данном регионе Евразии представляет особый научный интерес.

## 2.1 Генетический полиморфизм

Филогенетический анализ 59 последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомальной ДНК и гена 5.8S рибосомальной РНК (Таблица Е.1 Приложения), выделенных из базидиокарпов *F. fomentarius* s. lat. с Приуралья, Северного, Среднего и Южного Урала, а также Зауралья показывает генетическую неоднородность данного вида. Анализируемые последовательности разделяются на два монофилетических кластера (Рисунок 2.2): один из них включает 37 последовательностей, другой – 22. При этом в кластере 1 преобладают изоляты с Среднего Урала (27 из 37 шт.), а в кластере 2 – с Южного Урала и Зауралья (9 и 8 из 22 шт. соответственно), последовательности из плодовых тел с Северного Урала принадлежат кластеру 1. Изменчивость внутри клад уральских последовательностей крайне ограничена. Среди последовательностей встречались полностью идентичные друг другу: пары OL546841 и OL546842, OL549282 и OL549283, OL549267 и OL549268, OL549457 и OL549458, группа из 15 сиквенсов OL569545-59 в кластере 1 и одна пара OL550062 и OL550063, тройка MF563981-3 и 11 сиквенсов OL555777-87 – в кластере 2. Часть последовательностей внутри первого кластера имела однонуклеотидные полиморфизмы в совокупности в 13 позициях, однако в каждой из них был хотя бы один сиквенс с полиморфными значениями (У, К и так далее). В последовательностях второго кластера также присутствовало 4



Через дефис указан диапазон номеров идентичных последовательностей

Рисунок 2.2 – Филогенетическое дерево изолятов последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 *Fomes fomentarius* s. lat. с Урала и прилегающих территорий

подобные позиции с полиморфизмом; две последовательности содержали однонуклеотидные инделы: делеция в области ITS1 у OL579734 и вставка в области ITS2 у OL579736. Как следствие, сходство последовательностей в кластере 1 составляло в среднем 99,75% (от 98,98 до 100%), в кластере 2 – в среднем 99,91% (от 99,5 до 100%). Нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) же в пределах обоих кластеров равно нулю, то есть однозначные нуклеотидные замены между последовательностями отсутствуют, при этом уровень  $\pi$  всей выборки составил 0,581% при среднем уровне нуклеотидных различий 3,33 п. о.

## 2.2 Филогенетические линии

Наличие у *F. fomentarius* s. lat. двух генотипов (А и В) впервые было показано Judova et al. [The occurrence and..., 2012] и Pristas et al. [Genetic variability in..., 2013] для территории Словакии. В 2016 году Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016] изменил статус генотипов на филогенетические линии и на основе данных Phylogenetic and phenotypic..., 2013 et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013] из Северной Америки разделил линию А (ранее генотип А) на две сублинии: А1 и А2, первая из которых, по его данным, ограничена североамериканским континентом, а вторая – европейским субконтинентом. Согласно данным другой группы исследователей [Fungal strain matters..., 2015; How to resolve..., 2019] в Европе *F. fomentarius* s. lat. состоит из двух филогенетических линий: *F. fomentarius* sensu stricto и *F. inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke.

### 2.2.1 Линии А и В

Кластеризация оригинальных уральских последовательностей и референсных, взятых из работ The occurrence and... [2012], Genetic variability in... [2013], Phylogenetic and phenotypic..., 2013 et al. [2013] и Medicinal value and... [2016], показывает, что последние частично распределяются между двумя кластерами из уральских последовательностей (Рисунок 2.3). Изоляты линии А (сублиния А2) входят в первый кластер уральских последовательностей, а линии

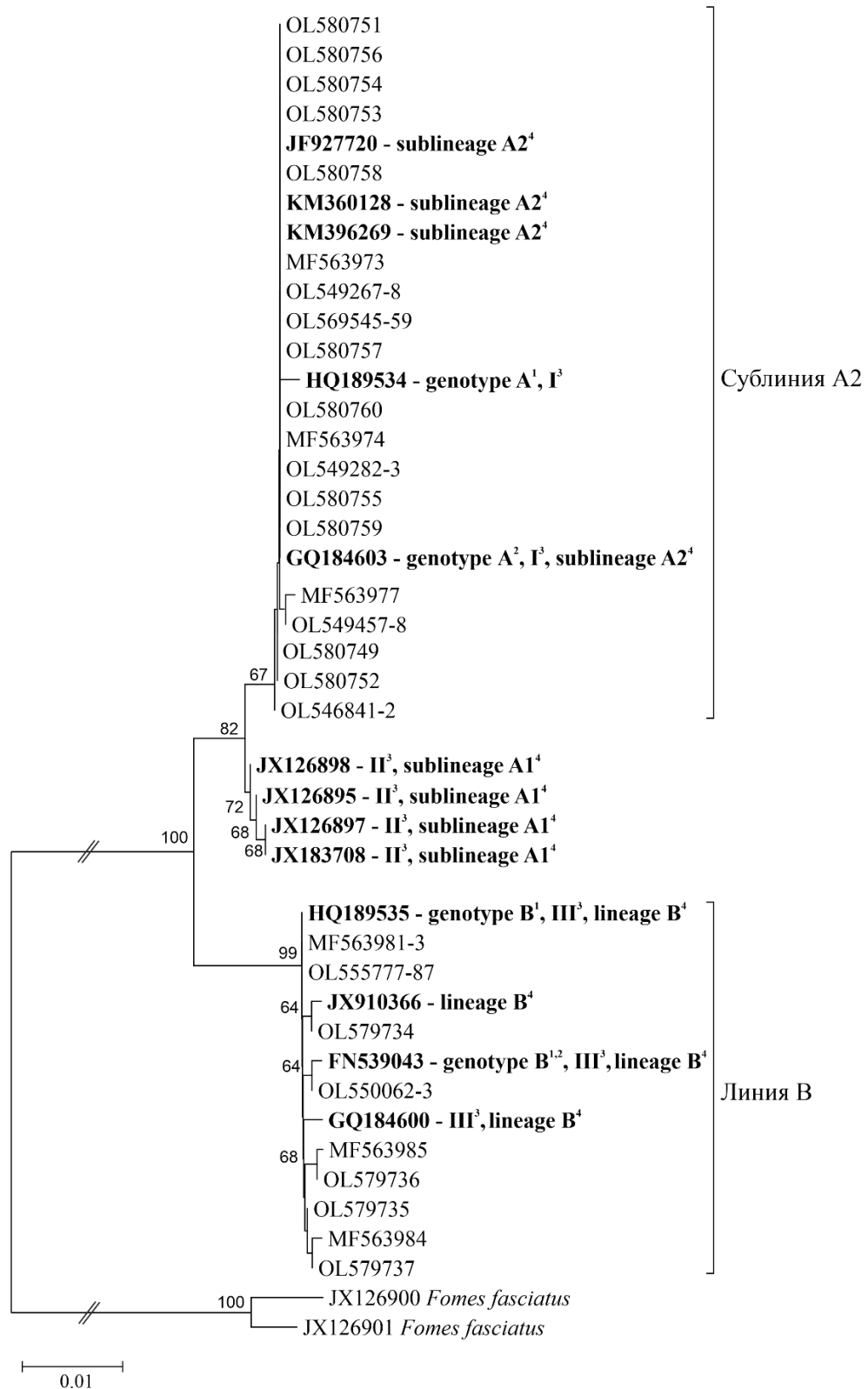


Рисунок 2.3 – Филогенетическое дерево изолятов последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 *Fomes fomentarius* s. lat. с Урала и референсных последовательностей Judova et al. [The occurrence and..., 2012]<sup>(1)</sup>, Pristas et al. [Genetic variability in..., 2013]<sup>(2)</sup>, McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013]<sup>(3)</sup> и Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016]<sup>(4)</sup>

В – во второй. Соответственно, на Урале настоящий трутовик представлен теми же, что и в Европе, филогенетическими линиями: А и В. Выделенные Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016] две сублинии А1 и А2 в свете их генетических и экологических особенностей подробно рассматриваются нами в главе 3. На европейском субконтиненте представлена лишь одна из них – А2 [Medicinal value and..., 2016]. Поэтому, необходимо сделать уточнение относительно филогенетического состава настоящего трутовика на Урале: он представлен сублинией А2 и линией В. Уровень сходства линий А и В (то есть А2 и В) в Европе согласно The occurrence and... [2012] равен 97%, что соотносится с таким для уральских последовательностей – 97,66%.

Наличие у *F. fomentarius* s. lat. данных двух филогенетических линий впервые было установлено Judova et al. [The occurrence and..., 2012] и Pristas et al. [Genetic variability in..., 2013]. Они, как было показано Judova et al. [The occurrence and..., 2012], а затем Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016], отличаются набором варибельных сайтов (Рисунок 2.4). Они собраны в Таблице 2.3 под условными обозначениями J-1–J-7 и G-1–G-3 для описанных Judova et al. [The occurrence and..., 2012] и Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016] соответственно.

Sequence	11 bp	254 bp	10 bp	6 bp	5 bp	8 bp	19 bp	Genotype
HM584810	GG--TT	GCCTCGC	ACCTT	TAGCGTTGGA-TGTT	TTTTTGC	C-----AGT	CTTAA TGTGG	A
EF155492	GG--TT	GCCTCGC	ACCTT	TAGCGTTGGA-TGTT	TTTT-GC	C-----AGT	CTTAA TGTGG	A
MF563974	GG--TT	GCCTCGC	ACCTT	TAGCGTTGGA-TGTT	TTTT-GC	C-----AGT	CTTAA TGTGG	A
KJ668550	GGGATT	GCTTTGC	ACCTT	TAGGGTTGGCTTATT	TTTT-GC	CTCGTTTGAGT	CTCAA TGCGG	B
FJ865438	GGGATT	GCTTTGC	ACCTT	TAGGGTTGGC-TATT	TTTT-GC	CTCGTTTGAGT	CTCAA TGCGG	B
MF563985	GGGATT	GCTTTGC	ACCTT	TAGGGTTGGC-TATT	TTTT-GC	CTCGTTTGAGT	CTCAA TGCGG	B

Варибельные позиции заштрихованы серым

Рисунок 2.4 – Фрагменты выравнивания ITS последовательностей

*Fomes fomentarius* s. lat. [The occurrence and..., 2012]

Было обнаружено, что десять положений варибельны, включая две индела (J-1 и J-5) и восемь дополнительных гетерозиготных сайтов (J-2, 3, 4, 6, 7). Генотип с крупной делецией 7 п. о. в области ITS2 был назван А,

Таблица 2.3 – Фрагменты выравнивания последовательностей ITS1-5.8S-ITS2, выделенных из базидиокарпов *F. fomentarius* s. lat. с Урала и прилегающих территорий (MF563974, OL580752, OL546841-2, OL580749, MF563985, OL579734) и референсных последовательностей (EF155498, FJ865439) из The occurrence and... [2012]

Сиквенс	J-1	J-2	J-3	J-4, G-1	J-5, G-3	J-6, G-4	J-7	McC-1	ФГ линия
EF155498	GG---TT	GCCTCCGC	ACCTTT	TAGCGTTGGATGTT	CC-----A	CTTAA	TGTGG	ACCCG	A2
<b>MF563974</b>	GG---TT	GCCTCCGC	ACCTTT	TAGCGTTGGATGTT	CC-----A	CTTAA	TGTGG	ACCCG	A2
<b><i>OL580752,</i></b> <b><i>OL546841-2</i></b>	GG---TT	GCCTCCGC	ACCTTT	TAGYGTTGGATGTT	CC-----A	CTTAA	TGTGG	ACCCG	A2
<b><i>OL580749</i></b>	GG---TT	GCCTCCGC	ACCTTT	TAGCGTTGGATGTT	CC-----A	CTYAA	TGTGG	ACCCG	A2
FJ865439	GGGATT	GCTTTGCG	ACTTTT	TAGGGTTGGCTATT	CCTCGTTTGA	CTCAA	TGCGG	GACCG	B
<b>MF563985</b>	GGGATT	GCTTTGCG	MCTTTT	TAGGGTTGGCTATT	CCTCGTTTGA	CTCAA	TGCGG	GACCG	B
<b><i>OL579734</i></b>	GGGATT	GC-TTGCG	MCTTTT	TAGGGTTGGCTATT	CCTCGTTTGA	CTCAA	TGCGG	GACCG	B

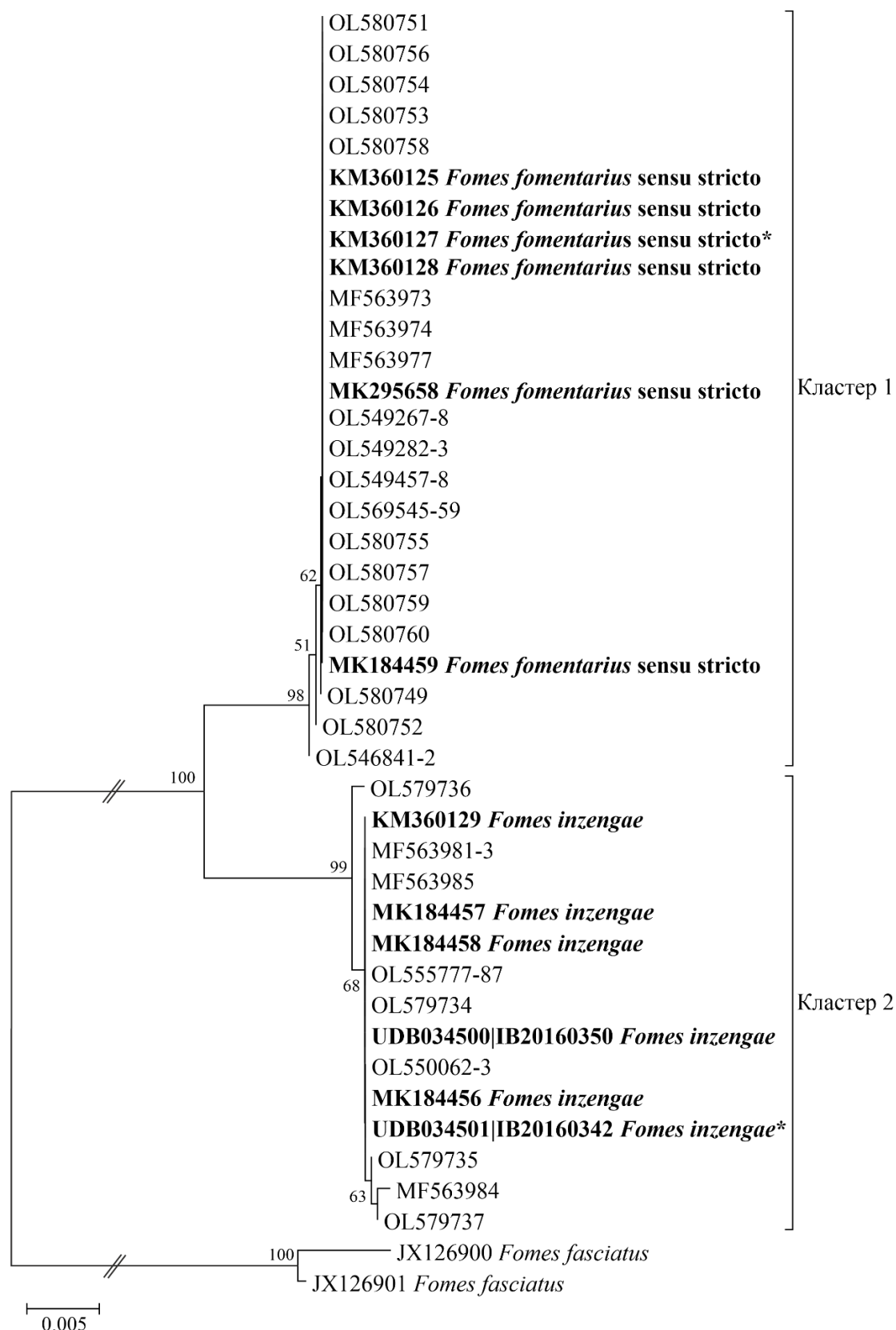
Примечание: темным цветом обозначены вариабельные позиции, используемые для определения линий и сублиний по данным Judova et al. [The occurrence and..., 2012] (обозначены как J-1–J-7), McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013] (обозначены как McC-1) и Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016] (обозначены как G-1–G-4). Жирным шрифтом выделены номера оригинальных последовательностей, курсивом – последовательностей с исключениями. ФГ – филогенетическая линия

последовательности со вставкой – В, соответственно. Разделение генотипов предлагалось делать на основании наличия/отсутствия двух инделов (J-1 и J-5). Участки G-1, G-3 и G-4, идентичны J-4, J-5 и J-6.

При анализе наших данных полиморфизм обнаружен в большинстве указанных позиций. Однако в позиции J-2 Judova et al. [The occurrence and..., 2012] выделяет два переменных сайта, а мы только один, так как в уральской выборке существует последовательность OL579734, у которой присутствует делеция на месте переменного сайта, что делает его более не пригодным для разграничения филогенетических линий. Подобная ситуация сложилась и с первым переменным сайтом на участке J-4, где исключениями служат уже три уральские последовательности OL580752, OL546841 и OL546842 с Y (C или T) в обсуждаемом сайте. Также существует последовательность OL580749, которая содержит Y (C или T) в J-6 на месте ранее однозначно разделяющего генотипы А и В полиморфной позиции. Еще один переменный участок, по полиморфизму которого можно разделять линии, описан только в работе Phylogenetic and phenotypic... [2013], он обозначен в Таблице 2.3 как McC-1. Разделение по нему справедливо и для всех сиквенсов из работ The occurrence and... [2012], Genetic variability in... [2013], Medicinal value and... [2016], так и оригинальных уральских последовательностей. Все обозначенные различия учитываются в филогенетическом анализе и разделяют последовательности на клады, образуя набор сцепленных между собой полиморфизмов – профиль, по которому возможно определять принадлежность последовательностей к кладам еще на стадии выравнивания.

### 2.2.2 Линии *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengae*

Согласно данным Dresch et al. [Fungal strain matters..., 2015] и Peintner et al. [How to resolve..., 2019] в Европе *F. fomentarius* s. lat. состоит из двух филогенетических линий: *F. fomentarius* sensu stricto и *F. inzengae*. Сравнительный филогенетический анализ (Рисунок 2.5) с использованием в качестве референсных для этих двух линий последовательностей из работ Fungal



(\*) выделены последовательности эпителипов

Рисунок 2.5 – Филогенетическое дерево сиквенсов последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 *Fomes fomentarius* s. lat. с Урала и референсных последовательностей *F. fomentarius sensu stricto* и *F. inzengae* [How to resolve..., 2019]



strain matters... [2015], How to resolve... [2019], показывает, что уральские последовательности группируются либо в кластер 1 вместе последовательностями линии *F. fomentarius* s. str., либо в кластер 2 с последовательностями линии *F. inzengae*. Это говорит, что а) на Урале представлены данные две филогенетические линии и что б) они идентичны сублинии А2 и линии В соответственно. Последовательности ITS1-5.8S-ITS2 *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengae*, а соответственно и последовательности А2 и В очень близки к таковым из Европы [How to resolve..., 2019]: нуклеотидная дивергенция между ними в кладе *F. fomentarius* s. str. (сублинии А2) составляет 0,24% или 1,05 п. о., а в кладе *F. inzengae* (линия В) еще ниже – 0,021% или 0,095 п. о. Dresch et al. [Fungal strain matters..., 2015] и Peintner et al. [How to resolve..., 2019] также отмечают значения нуклеотидной дивергенции показателя в 9–18 п. о. или 2,6% между линиями, в то время как на Урале показатель немного ниже – 7 п. о. или 1,22%. Между штаммами внутри линий значения нуклеотидного разнообразия в Европе крайне низки: 0–3 п. о. (0,02%) между штаммами *F. fomentarius* s. str. и 0–1 п. о. (0,01%) между представителями *F. inzengae*, что соотносится с нулевыми значениями этого же показателя на территории Урала внутри обеих линий.

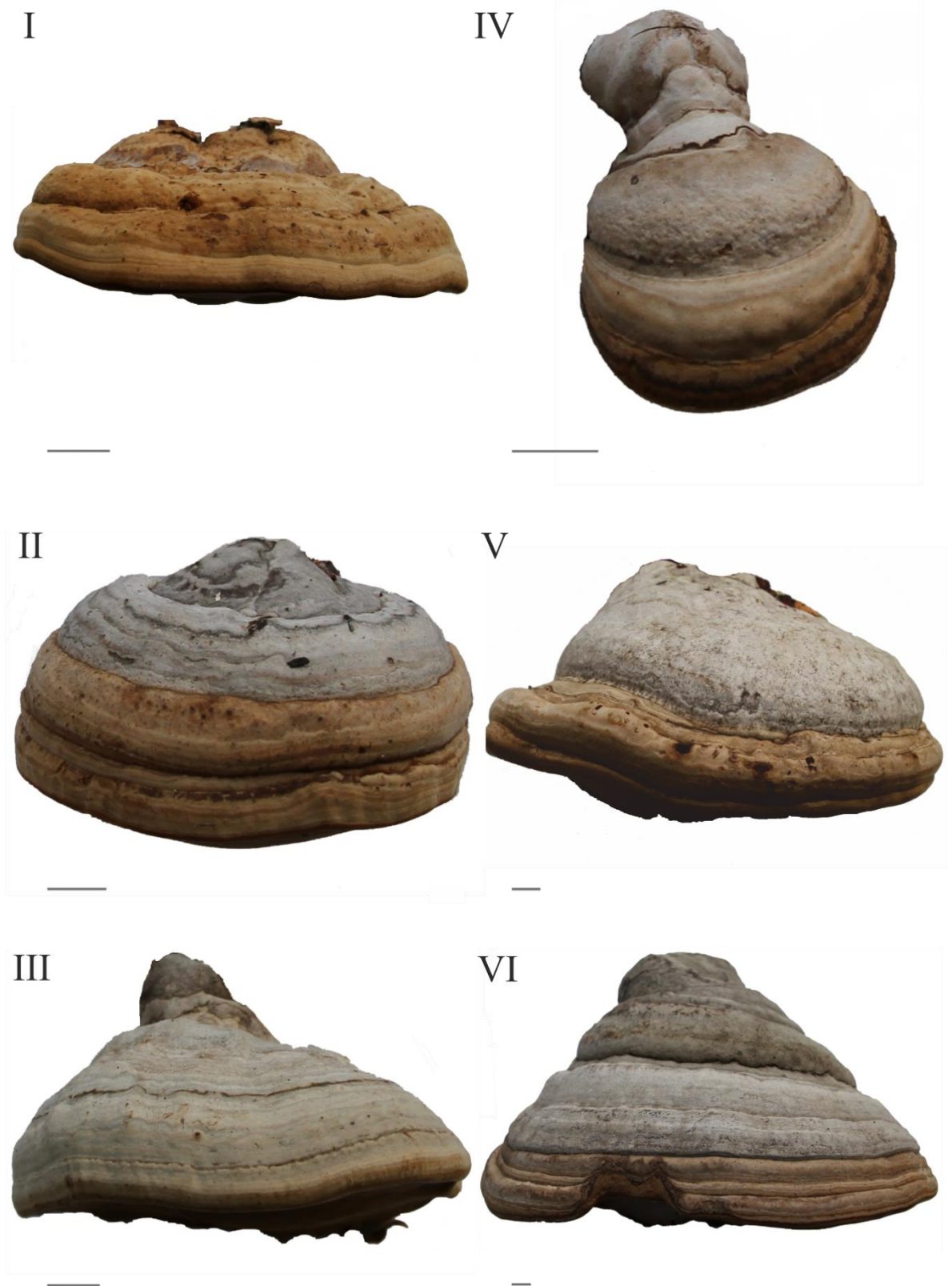
Преобладающей на Урале является линия А2, или *F. fomentarius* s. str., их на долю приходится 65% всех сиквенсов, соответственно, на долю линии В приходится 35% и их соотношение составляет 2:1 (Таблица Е.1 Приложения). На Урале (Северный, Средний и Южный), соотношение филогенетических линий 3,7:1, всего 9 последовательностей из 42, выделенных из грибов в этой части Урала, относятся к филогенетической линии В, или *F. inzengae*. Доминирующей она является в Северном Казахстане – самой южной части уральского эколого-генетического профиля.

### 2.3 Криптический характер филогенетических линий

Филогенетические линии *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengae*., по мнению Peintner et al. [How to resolve..., 2019], представляют собой два хорошо

обособленных сестринских крипточеских таксона. Действительно, макроморфологически базидиокарпы грибов *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengeae*, а соответственно и филогенетических линий А2 и В практически не отличаются (Рисунок 2.6). Некоторые различия, однако, регистрируются по морфологическим и анатомическим признакам [How to resolve..., 2019; *Fomes inzengeae* (Ces. & De Not.)..., 2020]. Так, у *F. inzengeae* достоверно более мелкие базидиоспоры, поры гименофора значительно меньшего диаметра и их больше количественно на единицу поверхности гименофора, а также более широкие скелетные гифы в плодовых телах по сравнению с *F. fomentarius* s. str. (Таблица 2.4). Схожие показатели базидиоспор и размеров пор отмечаются для плодовых тел *F. inzengeae* с Пиренейского полуострова [*Fomes inzengeae* (Ces. & De Not.)..., 2020]. Порошки, полученные из измельченных плодовых тел *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengeae*, отличаются в большинстве случаев по консистенции и пигментации: порошок из базидиом *F. fomentarius* s. str. темно-коричневый и гранулированный, тогда как порошок из *F. inzengeae* – охристо-коричневый и пушистый. При смешивании с водой порошок *F. fomentarius* s. str. плавает, а порошок *F. inzengeae* набухает, как губка [How to resolve..., 2019].

Также показателем физиологических отличий линий являются количественные и качественные отличия их летучих органических веществ (ЛОВ). В ходе масс-спектрометрии с переносом протона было показано, что *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengeae* статистически достоверно отличались по 91 пику между образцами чистых культур и по 19 пикам между образцами базидиокарпов. *F. inzengeae*, как правило, содержит больше ЛОС, чем *F. fomentarius* s. str., также представители обеих линий производят видоспецифические летучие метаболиты, но взаимодействие с субстратом может маскировать эти различия [How to resolve..., 2019]. В исследовании по сравнению влияния деградации, вызванной обоими видами, на анатомические, физические и механические свойства древесины бука существенных различий не выявлено [*Fomes fomentarius* and..., 2023].



I – IPAE-Fomes-141, OL549282; II – IPAE-Fomes-189, OL580758; III – IPAE-Fomes-143, OL580756; IV – IPAE-Fomes, OL579734; V – IPAE-Fomes-74, OL555781; VI – IPAE-Fomes-236, OL555782.

Для плодового тела приведены гербарный номер и номер GenBank. Длина линий 1 см.

Рисунок 2.6 – Базидиокарпы грибов филогенетических линий

*Fomes fomentarius* s. str. (I–III) и *Fomes inzengae* (IV–VI)

Таблица 2.4 – Различающиеся анатомические характеристики линий *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengae* [How to resolve..., 2019]

Характеристика	<i>F. fomentarius</i> s. str.	<i>F. inzengae</i>
Количество пор на см поверхности гименофора, пор/см	27,9 ± 0,9 n = 9	32,8 ± 0,9 n = 9
	$p = 0,000027$	
Средний размер пор гименофора, мм	0,36	0,31
Размеры базидиоспор, мкм	12–18 (– 20) × 4,0–7,0 [Ryvarden and Gilbertson, 1993]	Длина: 10,8 ± 0,9 ширина 3,3 ± 0,3 их соотношение 3,3 ± 0,3 n = 37
Диаметр скелетных гиф в базидиомах, мкм	3,0–6,4 n = 75	3,2–6,9 n = 90
	$p = 0,000027$	
Диаметр скелетных гиф в чистой культуре, мкм	1,5–3,7 n = 45	1,3–3,5 n = 45
	для 10, 20, 30 и 35 °C $p = 0,000000$ , для 37 °C $p < 0,05$	

Примечание: среднее арифметическое ± стандартное отклонение

Интересно также отметить, что штаммы дикариотических культур как *F. fomentarius* s. str., так и *F. inzengae* при совместном выращивании как со штаммами своей, так и другой линии образовывали отчетливые края колонии и не образовывали анастомозы с соседней колонией [How to resolve..., 2019].

Таким образом, на Северном, Среднем и Южном Урале настоящий трутовик – это комплексный вид, состоящим из двух филогенетических линий (A2 и B), идентичным филогенетическим линиям *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengae*. Преобладающей является сублиния A2, или *F. fomentarius* s. str., значительно меньше здесь представлена линия B, или *F. inzengae*.

### Глава 3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ СОСТАВ НАСТОЯЩЕГО ТРУТОВИКА В АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Азиатская часть России – это регион, простирающийся от Уральских гор на западе и до Тихого океана на востоке, и от Северного Ледовитого океана до южной границы России (Рисунок 3.1). С физико-географической точки зрения это Северная Азия – субрегион Евразии, включающий Сибирь (Западная, Центральная, Северо-Восточная Сибирь, Алтайско-Саянская горная страна, Забайкалье и Прибайкалье, Даурия) и Дальний Восток (Амуро-Сахалинская и Северо-Притихоокеанская страна).



1 – Уральская горная страна, 2 – Западная Сибирь, 3 – Центральная Сибирь, 4 – Алтайско-Саянская горная страна, 5 – Забайкалье и Прибайкалье, 6 – Даурия, 7 – Северо-Восточная Сибирь, 8 – Амуро-Сахалинская страна, 9 – Северо-Притихоокеанская страна

Рисунок 3.1 – Физико-географические страны азиатской части России

[Низовцев и Марченко, Электронный ресурс]

Ареал настоящего трутовика охватывает всю азиатскую часть России. Это обычный, широко распространенный вид в подавляющем большинстве физико-географических стран и их природных зон [Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1998]. Так, в Западной Сибири он зарегистрирован во всех природных зонах от лесотундры до лесостепи и является одним из доминантных видов для осинников и березняков [Пармасто, 1967; Мухин, 1987; Zhukoff, 1995] и образует серию зонально-специфичных комплексов доминантных видов на большей части широтного градиента [Мухин, 1993].

В Центральной Сибири настоящий трутовик отмечен в северных, центральных, южных и юго-западных районах Якутии на березе в березняках, ивняках и смешанных лесах [Никадимова, 1964, 1967; Бенуа и Карпова-Бенуа, 1972; Петренко 1978; Михалева, 1993]. Здесь это редкий (отдельные находки на *Betula platyphylla* и *Chosenia arbutifolia*) или отсутствующий в большинстве мест северной части таежной зоны республики вид ксилотрофных грибов [Parmasto, 1977]. В Северном и Центральном Алтае настоящий трутовик имеет широкое распространение и развивается на древесных остатках березы [Бондарцева, 1973; Барсукова, 1998; Трутовые грибы Горного..., 2008]. На Западном Саяне, в лесных районах Республики Тыва он также достаточно обычный массовый вид, развивающийся на древесных остатках *Betula*, *Salix*, *Populus*, *Pinus* [Kotiranta et al., 2016].

В Прибайкалье настоящий трутовик описывается как повсеместно распространенный на лиственных, изредка хвойных видах деревьев [Бондарцева, 1975]. На Дальнем Востоке он является один из наиболее распространенных дереворазрушающих грибов и присутствует во всех лесных формациях Приморского и Хабаровского краев, Амурской, Сахалинской, Магаданской и Камчатской областей, и даже заходит в Арктику. В качестве субстратов он использует древесные остатки разных групп древесных растений: *Abies*, *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Chosenia*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Tilia*, *Ulmus* [Чельшева, 1965; Любарский и Васильева, 1975; Сазанова, 2009].

Анализ гербарных материалов коллекции В. А. Мухина и Е. В. Жуйковой из экспедиций в разных частях Сибири и Дальнего Востока также подтверждает широкое распространение настоящего трутовика в этой части страны. Он встречается во всех физико-географических регионах азиатской части России: в Центральной Сибири, Алтайско-Саянской горной стране, Забайкалье и Прибайкалье, и Амуро-Сахалинской стране, – на древесных остатках *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Chosenia*, *Fagus*, *Juglans*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Ulmus*, а также *Larix*, *Pinus*, *Taxus*. Однако его основными субстратами в это части ареала являются *Alnus*, *Betula* (около  $\frac{2}{3}$  всех находок).

### 3.1 Генетический полиморфизм в Сибири и на Дальнем Востоке

Филогенетический анализ 17 последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров рДНК и 5.8S рРНК, выделенных из плодовых тел из азиатской части России (Таблица Г.1 Приложения), показывает их генетическую неоднородность. Они разделяются на два монофилетических кластера с высокой степенью поддержки, один из них содержит 10 последовательностей, другой – 7. В первом кластере 9 из 10 сиквенсов получены из грибов, собранных в Сибири (Алтайско-Саянская горная страна, Забайкалье и Прибайкалье), а 6 сиквенсов из 7 другого кластера получены из грибов, собранных на Дальнем Востоке (Амуро-Сахалинская страна). Лишь один сиквенс (ОР902273) кластера 1 выделен из плодового тела, собранного в Приморье, и один сиквенс (ОР902260) кластера 2 получен из базидиокарпа, найденного в Якутии (Рисунок 3.2). Таким образом, первый кластер по географическому составу сиквенсов можно назвать преимущественно сибирским, второй – преимущественно дальневосточным.

Генетические различие между сиквенсами этих двух кластеров крайне низкое: среднее нуклеотидное сходство между кластерами составляет 99,51% при разбросе от минимума в 99,22% до максимума в 99,61%, а нуклеотидная дивергенция – 0,49% или 2,14 п. о. Для сиквенсов внутри кластеров характерен нулевой уровень нуклеотидного разнообразия ( $\pi$ ). Уровень сходства

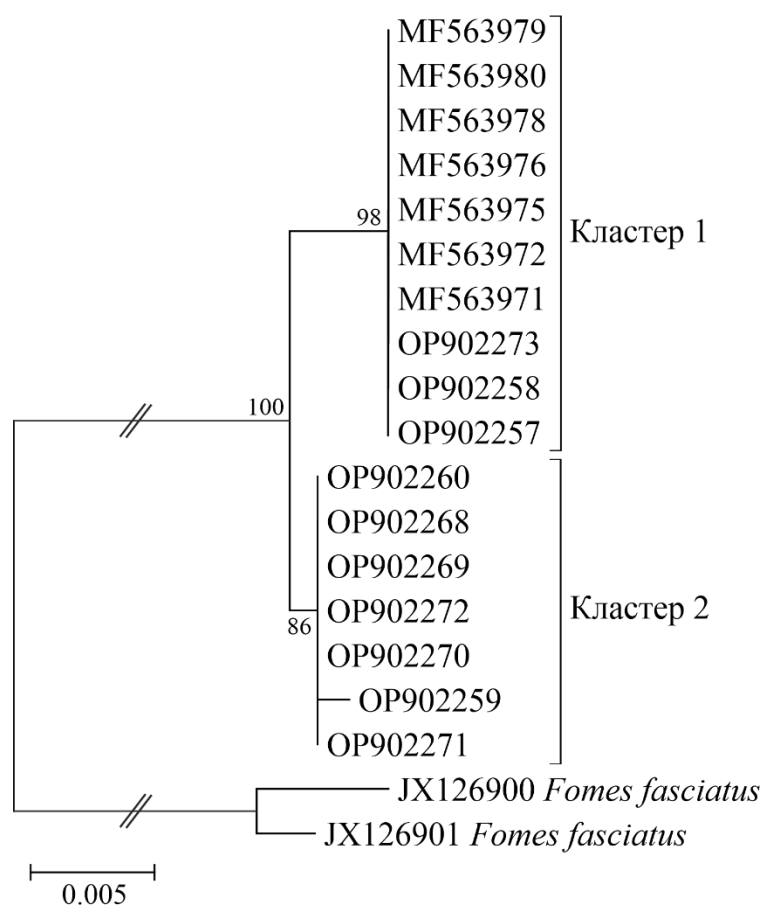


Рисунок 3.2 – Филогенетическое дерево последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 настоящего трутовика из Сибири и Дальнего Востока

последовательностей внутри кластеров превышает 99%: для кластера 1 он в среднем равен 99,95% (колеблется от 99,74 до 100%), а для кластера 2 – 99,87% (от 99,61 до 100%). Среди последовательностей много полностью идентичных, в первом кластере это сиквенсы OP902257 и OP902258, MF563971 и MF563975, и MF56392, MF56396, MF56398 и MF56380, а во втором – OP902268 и OP902269, OP902270 и OP902271. Часть последовательностей имеет однонуклеотидные полиморфизмы, большая часть из которых представлена полиморфными позициями. Так, например, в кластере 1 у сиквенса OP902273 Y находится в области ITS1, а у сиквенса MF563978 за пределами последовательности ITS1-5.8S-ITS2. Это же наблюдается и у сиквенсов кластера 2: у сиквенса OP902259 A находится в области ITS1, у сиквенса OP902272 M находится в области ITS2, а у сиквенса OP902260 K находится и в ITS1 и в ITS2.



### 3.2 Филогенетические линии

При совместном анализе последовательностей из Сибири и Дальнего Востока и референсных для сублиний A1, A2 и линии B можно видеть, что получаемое филогенетическое дерево состоит из трех кластеров (Рисунок 3.3).

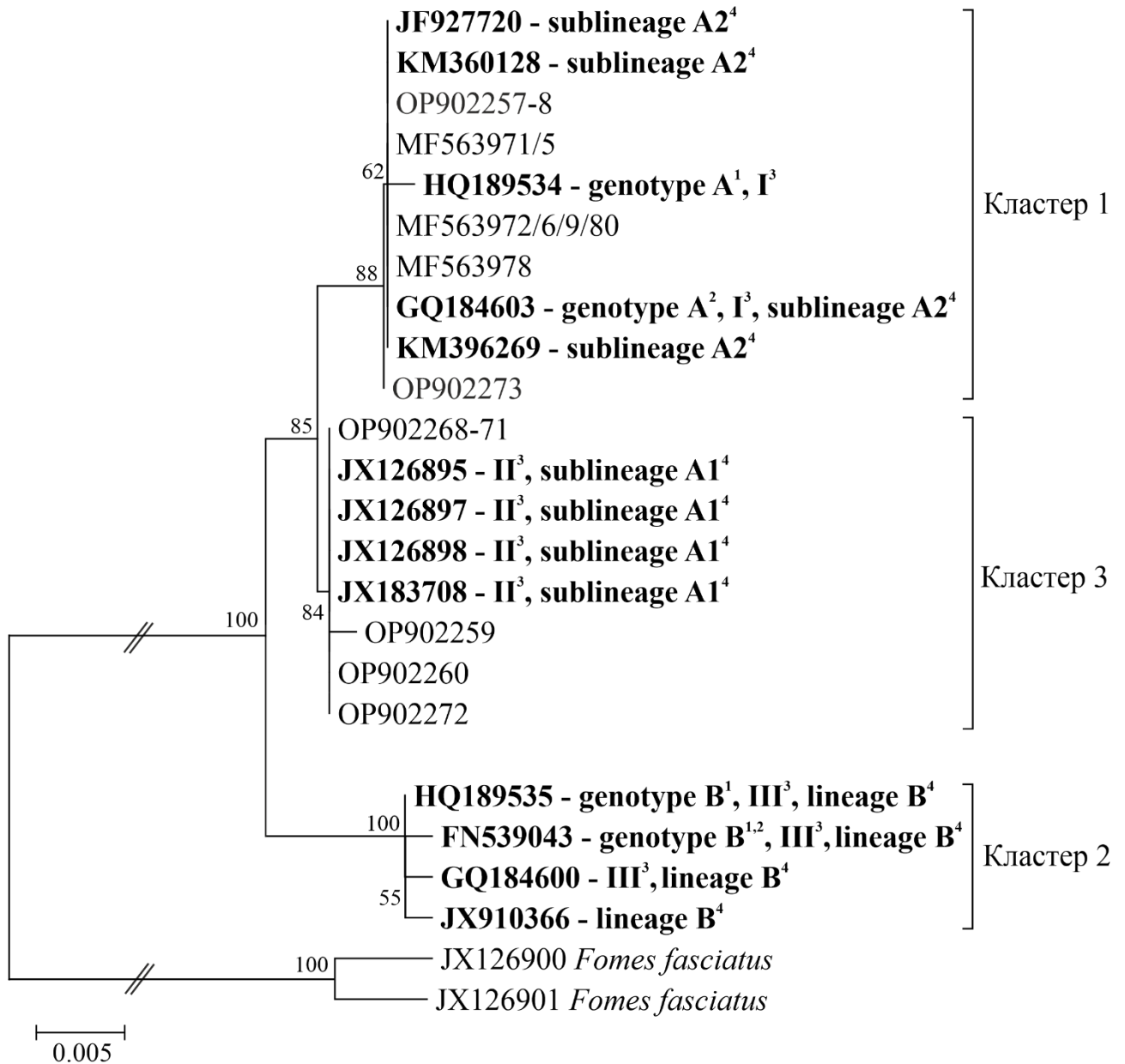
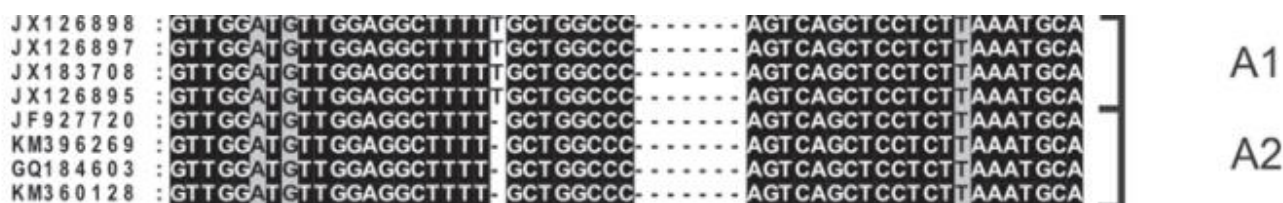


Рисунок 3.3 – Филогенетическое дерево последовательностей ITS настоящего трутовика из Сибири и Дальнего Востока и референсных Judova et al. [The occurrence and..., 2012]<sup>(1)</sup>, Pristas et al. [Genetic variability in..., 2013]<sup>(2)</sup>, McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013]<sup>(3)</sup> и Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016]<sup>(4)</sup>

Первый образуют 10 последовательностей из преимущественно сибирского кластера и референсные сиквенсы сублинии А2, во второй – 7 последовательностей из преимущественно дальневосточного кластера и референсные на сублинию А1. Тот факт, что один из сиквенсов (ОР902260), относящийся к сублинии А1 найден в Якутии (Центральная Сибирь), позволяет предполагать возможность симпатрии грибов разных сублиний, что требует более детального изучения их географического распространения. В виде третьей группы обособляются референсные последовательности линии В, но в ее составе нет ни одного сиквенса из Сибири и Дальнего Востока. Таким образом, в азиатской части России настоящий трутовик представлен двумя сублиниями одной филогенетической линии: А1 и А2. Это принципиальное отличает филогенетический состав данного вида от такового на Урале, где представлены две линии – А и В.

Как уже было отмечено ранее, впервые сублинии А1 и А2 были выделены Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016]. Для их разделения он выделял один переменный сайт: вставку тимина в последовательностях сублинии А1 и делецию на его месте у сублинии А2 (Рисунок 3.4). McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013], анализируя последовательности ITS грибов из Европы (сублиния А2) и Северной Америки (сублиния А1), отмечал, что они отличаются полиморфизмом трех сайтов: А или G в сайте 518, А или С в сайте 519, А или Т в сайте выравнивания 531.



Идентичные нуклеотиды показаны на черном фоне

Рисунок 3.4 – Участок выравнивания последовательностей ITS сублиний А1 и А2 *Fomes fomentarius* s. lat. [Medicinal value and..., 2016]

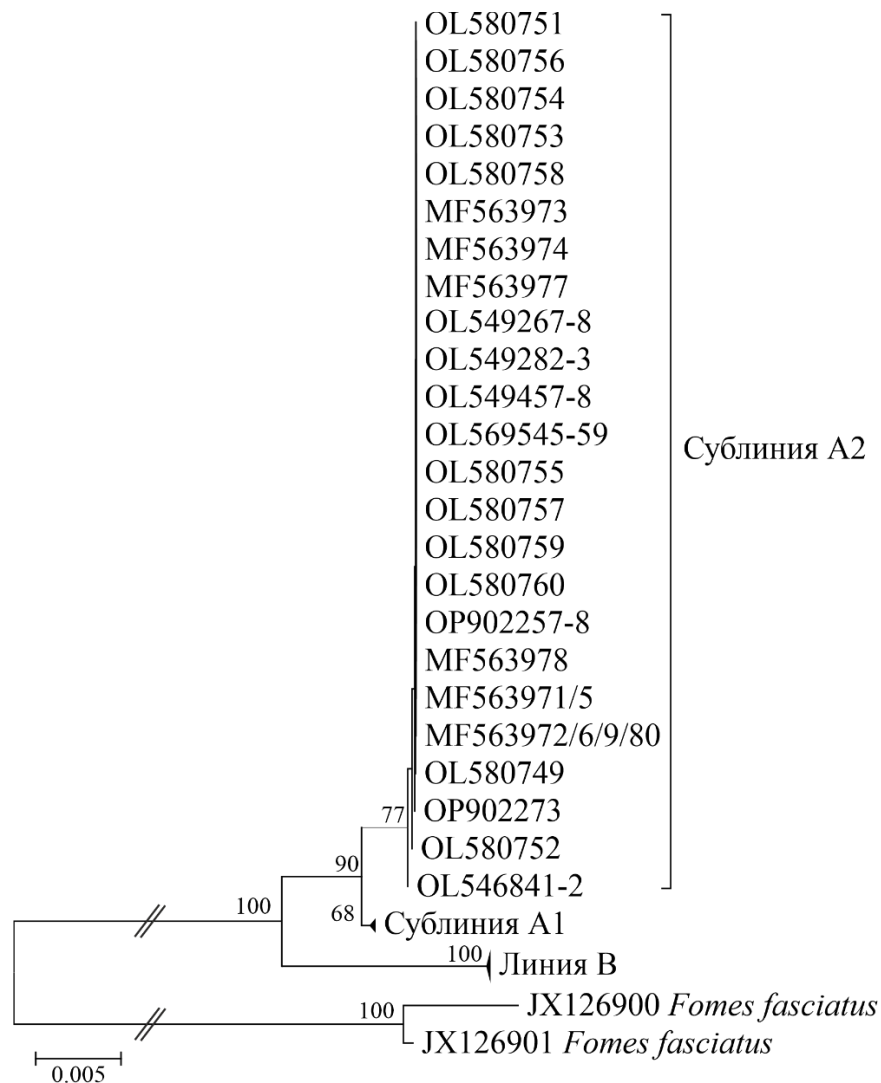
В Таблице 3.3 нами суммированы все известные генетические различия между филогенетическими сублиниями A1 и A2 на примере двух референсных и двух оригинальных сиквенсов. Можно видеть, что последовательности сублиний A1 и A2 из Сибири и Дальнего Востока отличаются между собой по одному инделу и тремя полиморфным позициям. У них отсутствует характерная для линии B вставка из 7 нуклеотидов вставка в J-5, G-3, что особо подчеркивает Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016], а в остальных участках сиквенсов все они соответствуют описанным ранее в главе 3 вариантам для сублинии A2, что отмечалось еще McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013]. Таким образом, последовательности ITS сублиний A1 и A2 из Сибири и Дальнего Востока полностью соответствуют генетическим характеристикам, описанным для них на европейских и североамериканских биоматериалах.

Таблица 3.3 – Фрагменты выравнивания последовательностей ITS1-5.8S-ITS2, выделенных из базидиокарпов *F. fomentarius* из Азиатской части России (64, 65) и референсных последовательностей (EF155498, JX126898,) из The occurrence and... [2012] и Medicinal value and... [2016]

Сиквенс	G-2	J-5, G-3	McC-1	McC-2	Сублиния
JX126898	TTTT <b>T</b> GC	CC-----AGTC	<b>G</b> ACCG	CG <b>T</b> TTG	A1
<b>OP902272</b>	TTTT <b>T</b> GC	CC-----AGTC	<b>G</b> ACCG	CG <b>T</b> TTG	A1
EF155498	TTTT- <b>G</b> C	CC-----AGTC	<b>A</b> CCCG	CG <b>A</b> TTG	A2
<b>OP902273</b>	TTTT- <b>G</b> C	CC-----AGTC	<b>A</b> CCCG	CG <b>A</b> TTG	A2

Примечание: темным цветом обозначены переменные позиции, используемые для определения сублиний по данным Judova et al. [The occurrence and..., 2012] (обозначены как J), McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013] (обозначены как McC) и Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016] (обозначены как G). Жирным шрифтом выделены номера оригинальных последовательностей

Сравнение последовательностей сублинии А1 из азиатской части России и отмеченных в работе Phylogenetic and phenotypic... [2013] из Северной Америки, показывает, что они крайне близки: нуклеотидная дивергенция ( $D_{xy}$ ) составляет 0,033% или в среднем 0,015 п. о. Сравнительный анализ последовательностей сублинии А2 на участке ITS1-5.8S-ITS2, полученных из грибов с Урала и из Сибири, показывает их полную идентичность:  $D_{xy}$  равен нулю. Это подтверждает и то, что при филогенетическом анализе, уральские и сибирские сиквенсы сублинии А2 с высоким уровнем поддержки образуют единый кластер (Рисунок 3.5). При этом сибирские сиквенсы сублинии А2 более



Через дефис указан диапазон номеров идентичных последовательностей

Рисунок 3.5 – Филогенетическое дерево 76 оригинальных последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 *Fomes fomentarius* из Северной Азии

дистанцированы от таковых из Европы [How to resolve..., 2019], чем уральские: 0,28% или в среднем 1,23 п. о. против 0,24% или в среднем 1,05 п. о. соответственно.

Как было показано ранее сублиния A2 соответствует филогенетической линии *Fomes fomentarius* s. str., описанной Peintner et al. [How to resolve..., 2019], так же, как и «*F. fomentarius* I» McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013]. Сублиния A1 выделяется Peintner et al. [How to resolve..., 2019] в виде клады «*F. fomentarius* II» и полностью соответствует таковой McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013].

### 3.3 Криптический характер сублиний A1 и A2

На Рисунке 3.6 представлены фотографии шести базидиокарпов грибов, из них три представляют сублинию A1 и три – A2. Можно видеть, что каких-либо визуальных отличий между ними нет. Имеющиеся литературные данные также подтверждают это. Так, Gilbertson and Ryvarden [1986] и Ryvarden and Gilbertson [1993] не отмечают каких-либо различий в морфологии базидиокарпов настоящего трутовика в Европе и в Северной Америке.

К такому же выводу по результатам анализа литературных данных пришли Gáperova et al. [Morphological variability of..., 2016]: «...no clear differences between basidiomata, useful for reliable separation of the lineages/sublineages, have been observed so far». Наш анализ данных по морфологии базидиокарпов грибов филогенетической сублинии A1 из Северной Америки [Phylogenetic and phenotypic..., 2013] и грибов сублинии A2 из Европы [How to resolve..., 2019] показывает, что они не отличаются ни по размеру базидиоспор:  $17,55 \pm 0,05 \times 5,27 \pm 0,03$  мкм (среднее  $\pm$  стандартная ошибка; 805 базидиоспор, 89 плодовых тел) при разбросе 10,0–21,3  $\times$  2,5–7,5 мкм у A1 против 12–18(–20)  $\times$  4–7 мкм по данным Ryvarden and Gilbertson [1993], – ни по количеству пор гименофора на единицу площади: 2–4 на мм (5 на мм у 8,6%, всего 89 плодовых тел) у A1 и 2,7–3,0 на мм (9 плодовых тел) у A2. Все это говорит о криптическом характере представителей филогенетических сублиний A1 и A2.

I



IV



II



V



III



VI



I - IPAE-Fomes-64, OP902273; II – IPAE-Fomes-44, OP902268; III – IPAE-Fomes-47, OP902269; IV – IPAE-Fomes-2, MF563975; V – IPAE-Fomes-9, MF563980; VI – IPAE-Fomes-4, MF563979.

Для плодового тела приведены гербарный номер и номер GenBank. Длина линий 1 см.

Рисунок 3.6 – Плодовые тела настоящего трутовика сублинии A1 (I–III) и сублинии A2 (IV–VI) из азиатской части России

Таким образом, в Сибири и на Дальнем Востоке настоящий трутовик – это вид, представленный двумя криптическими сублиниями (A1 и A2) принадлежащих одной линии A или *Fomes fomentarius* s. str.

## Глава 4. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ

Эколого-географические характеристики филогенетических линий и сублиний настоящего трутовика до этого не были предметом специального анализа: основной акцент в работах делается на их молекулярно-генетическом описании. В самом общем виде географические характеристики – приуроченность линий и сублиний к Северной Америке, Европе, Азии – впервые были обозначены в статье Medicinal value and..., [2016]. Позже этот вопрос достаточно подробно был рассмотрен Peintner et al. [How to resolve..., 2019], а также Náplavová et al. [Genetic and plant..., 2020]. Однако и в них результаты анализа географического распространения филогенетических линий и сублиний представлены в достаточно краткой форме: названы европейские страны и несколько стран Азии (Китай, Иран), где были обнаружены грибы той или иной линии или сублинии. Практически такая же ситуация и с описанием экологических особенностей грибов разных линий и сублиний. В работах The occurrence and... [2012], Phylogenetic and phenotypic... [2013], How to resolve... [2019], Genetic and plant... [2020] приводятся данные о субстратных спектрах и преферендумах грибов различных генетических линий, но авторы характеризуют их, как правило, по отношению конкретному региону.

На наш взгляд, требуется обобщение всех, пусть и не многочисленных, литературных данных о распространении и экологических особенностях грибов разных филогенетических линий и сублиний. Тем более, что нами впервые установлен их состав и некоторые их экологические характеристики на значительной части евразийского континента: на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке.

### 4.1 Филогенетическая линия А

Филогенетическая линия А (как генотип А) впервые была описана Judova et al. [The occurrence and..., 2012] при анализе последовательностей ITS1-5.8S-

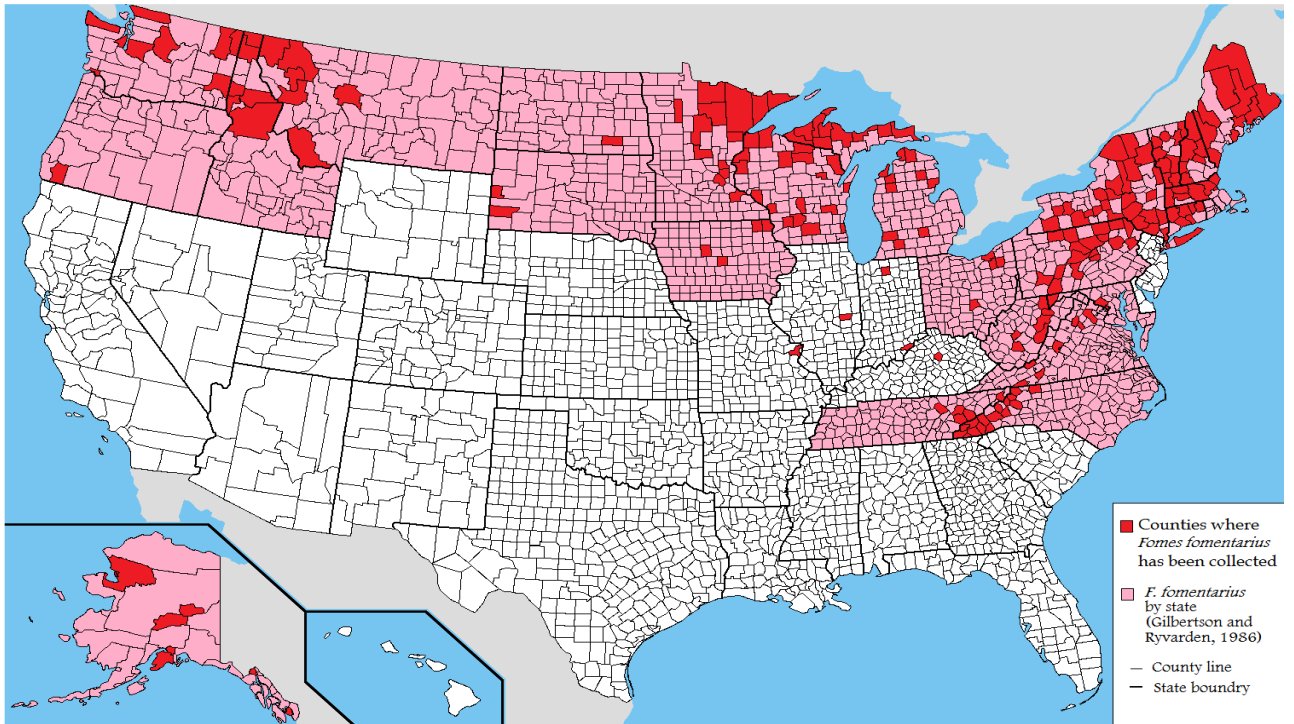


ITS2 рДНК настоящего трутовика из Восточной Словакии. Годом позже McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013] установили, что представители этого вида на территории США обнаруживают определенные молекулярно-генетические отличия от таковых из Европы и обособляются в отдельную кладу. Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016] предложил рассматривать эти две кладу как две сублинии одной филогенетической линии А: североамериканскую А1 и европейскую А2.

#### 4.1.1 Сублиния А1

Сублиния А1 – единственная филогенетическая линия настоящего трутовика в Северной Америке [Phylogenetic and phenotypic..., 2013]. Так как все секвенированные образцы настоящего трутовика из Северной Америки являются представителями сублинии А1, можно с высокой долей вероятности предполагать, что ее ареал и ареал вида здесь совпадают: северные штаты США, в горах южнее Кентукки и Северной Каролины, на Аляске и в Канаде (Рисунок 4.1).

В США настоящей трутовик является экологически важным видом, участвующим в процессах разложения разнообразного по происхождению древесного дебриса, среди которого особняком стоят представители большого количества видов рода *Betula* [McCormick et al., 2013]. На древесные остатки березы как основного субстрата настоящего трутовика в Северной Америке указывают и Gilbertson and Ryvarden [1986], и Farr et al. [Fungi on plants..., 1989]. Анализ субстратного спектра и субстратных предпочтений настоящего трутовика в Северной Америке, проведенный Gáperová et al. [Morphological variability of..., 2016], также показывает, что вид в основном встречается на древесных остатках *Betula*: 389 из 557 находок или 69,84% (Рисунок 4.2). Это согласуется с молекулярно-генетическими данным Phylogenetic and phenotypic..., [2013], показывающими, что представители сублинии А1 в США и Канаде собраны с древесных остатков *Betula* (61 изолят), реже *Fagus* (6 изолятов).



Темным цветом обозначены округа с оригинальными находками, светлым приведены данные согласно Gilbertson and Ryvarden [1986]. Темными линиями обозначены границы штатов, светлыми – границы округов

Рисунок 4.1 – Распространение настоящего трутовика в США

[McCormick et al., 2013]

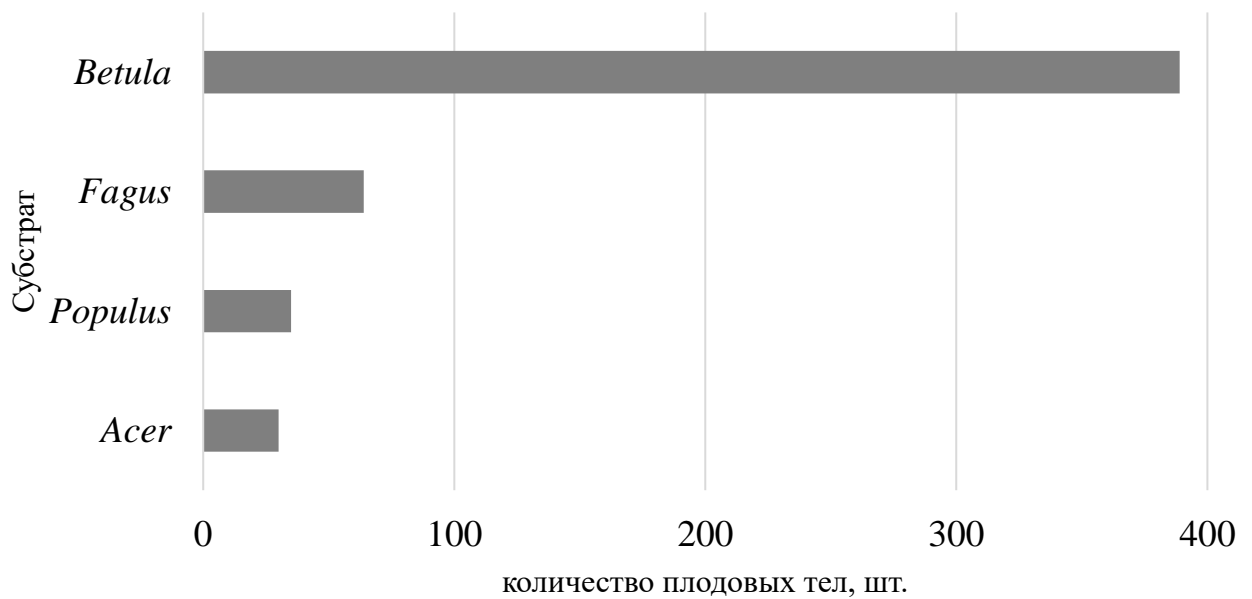


Рисунок 4.2 – Трофический преферендум настоящего трутовика в Северной Америке (на основе данных Morphological variability of... [2016])

В субстратном спектре настоящего трутовика в Северной Америке количественно выделяются также древесные остатки *Fagus* (64 находки или 11,49%), *Populus* (35 находок или 6,28%) и *Acer* (30 находок или 5,39%). Древесные остатки *Alnus* (9), *Prunus* (9), *Fraxinus* (5), *Quercus* (4), *Caprinus* (2), *Ulmus* (2), *Aesculus* (1), *Juglans* (1), *Pseudotsuga* (1), *Salix* (1), *Sorbus* (1), *Tsuga* (1), *Unbellularia* (1) представлены в субстратном спектре настоящего трутовика единичными находками. В субстратный спектр также входят древесные остатки *Carya*, *Negundo*, *Malus*, *Ostrya*, *Pyrus* [Farr, 2012; Morphological variability of..., 2016].

В Северной Азии представители сублинии А1 зарегистрированы нами впервые. Они обнаружены на Дальнем Востоке: в Приморском крае, Сахалинской области (Таблица 4.1). Наличие одной и той же сублинии А1 настоящего трутовика и в Северной Америке, и в Притихоокеанской части Евразии, несомненно, указывает на их биогеографические связи. Об этом же говорят и широко известные факты присутствия на Дальнем Востоке «североамериканских» видов грибов, например, *Cryptoporus volvatus* (Peck) Shear [Любарский и Васильева, 1975].

Таблица 4.1 – Список базидиокарпов настоящего трутовика и соответствующих им сиквенсов сублинии А1 из Сибири и Дальнего Востока

Номер		Регион	Местонахождение, координаты	Субстрат
гербарный	GenBank			
ИРАЕ-Fomes-116	OP902260	Республика Саха (Якутия)	Якутский ГО, 62.23 129.67	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-47	OP902269	Приморский край	Лазовский р-н, 43.37 133.88	<i>Quercus</i>
ИРАЕ-Fomes-64	OP902272	Приморский край	Лазовский р-н, 43.27 134.05	<i>Betula</i>

Номер		Регион	Местонахождение, координаты	Субстрат
гербарный	GenBank			
ИРАЕ-Fomes-68	OP902270	Приморский край	Хасанский р-н, 43.12 131.48	<i>Alnus</i>
ИРАЕ-Fomes-70	OP902271	Приморский край	Партизанский р-н, 43.07 132.68	<i>Alnus</i>
ИРАЕ-Fomes-105	OP902259	Сахалинская область	Анивский р-н, 46.72 142.44	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-44	OP902268	Сахалинская область	Долинский ГО, 47.39 142.61	<i>Chosenia</i>
ИРАЕ-Fomes-36	OP902263	Япония	НП Jōshin'etsukōgen, 36.63 138.63	<i>Fagus</i>
ИРАЕ-Fomes-37	OP902264	Япония	НП Jōshin'etsukōgen, 36.63 138.63	<i>Fagus</i>
ИРАЕ-Fomes-38	OP902265	Япония	НП Jōshin'etsukōgen, 36.63 138.63	<i>Fagus</i>
ИРАЕ-Fomes-39	OP902266	Япония	НП Jōshin'etsukōgen, 36.63 138.63	<i>Fagus</i>
ИРАЕ-Fomes-40	OP902267	Япония	НП Jōshin'etsukōgen, 36.63 138.63	<i>Fagus</i>

Примечание: ГО – городской округ, р-н – район, НП – национальный парк

Из 7 сиквенсов, полученных из базидиокарпов грибов, собранных на Дальнем Востоке, 6 относятся к сублинии А1. Представители данной сублинии встречаются на древесных остатках *Alnus* (2), *Betula* (3), *Chosenia* (1), *Quercus* (1). Анализ секвенированных биоматериалов из Японии, показывает, что ареал сублинии А1 на Дальнем Востоке включает и Японский архипелаг, здесь грибы этой сублинии растут на *Fagus crenata* Blume (Таблица 4.1). Это соответствует тому, что было отмечено для сублинии А1 в Северной Америки: древесные остатки *Betula* и *Fagus* является основным субстратом. К числу основных субстратов настоящего трутовика на Дальнем Востоке (Приморский, Хабаровский край, Амурская область, Камчатка, Сахалин, Магаданская область) относят древесные остатки *Betula* [Любарский и Васильева, 1975; Сазанова, 2009].

#### 4.1.2 Сублиния А2

Сублиния А2 изначально была описана в качестве генотипа А в работе The occurrence and... [2012] для настоящего трутовика из Центральной Европы (Восточная Словакия), растущего на древесных остатках *Alnus incana*, *Betula* sp., *Negundo aceroides*, но, преимущественно, *Fagus sylvatica*. В дальнейшем Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016] обозначили этот генотип как европейскую сублинию А2, характерную для грибов с *Fagus* и *Betula*. Эти же субстраты являются основными и для филогенетической линии *Fomes fomentarius* s. str., соответствующей сублинии А2. В субстратный спектр данной сублинии также входят *Picea abies*, *Pinus sylvestris* [How to resolve..., 2019]. Согласно филогенетическим анализам, представители сублинии А2 (она же *Fomes fomentarius* s. str.) найдены на территории Австрии, Великобритании, Германии, Греции, Италии, Латвии, Польши, Словакии, Чехии, Швеции [The occurrence and..., 2012; How to resolve..., 2019]. Нами она была обнаружена в Армении у грибов, развивающихся здесь на древесных остатках *Fagus* [Badalyan et al., 2022].

В России представители рассматриваемой сублинии отмечены в Европейской части России в Московской области [How to resolve..., 2019], а

также, согласно нашим данным (Таблица 4.2), в Республике Коми. В обоих случаях она обнаружена у грибов, растущих на *Betula*. На Урале – границе европейского и азиатского субконтинентов – сублиния А2 настоящего трутовика, как показывают наши данные, является массовой, преобладающей. Из 59 изолятов, выделенных из базидиокарпов настоящего трутовика, собранных на Северном, Среднем, Южном Урале, а также в Северном Казахстане (Таблица Е.1 Приложения), 37 (62,7%) принадлежат к сублинии А2. Ее представители преимущественно встречаются на Северном и Среднем Урале (30 из 35 изолятов), а на Южном Урале и в Северном Казахстане значительно реже – 7 из 24 изолятов или 30%. Грибы этой сублинии развиваются на древесных остатках *Alnus*, *Prunus*, *Salix*, *Sorbus*, но чаще всего на *Betula*: 31 изолятов из 37, или 84% (Таблица Г.1 Приложения).

Таблица 4.2 – Список образцов базидиокарпов настоящего трутовика и соответствующих им сиквенсов сублинии А2 из Республики Коми

Номер		Координаты местонахождения	Субстрат
гербарный	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-56	OP881547	61.351 50.443*	не идентифицирован
ИРАЕ-Fomes-57	OP881546	61.351 50.443*	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-58	OP881545	61.351 50.443*	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-59	OP881544	61.572 50.664*	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-60	OP881542	61.572 50.664*	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-61	OP881543	62.599 50.506**	<i>Betula</i>

Примечание: \* – Сыктывдинский, \*\* – Княжпогостский районы

Урал не является восточной границей филогенетической сублинии А2, ее представители обнаружены нами в Сибири: на Алтае, Западном Саяне, в Забайкалье и Прибайкалье. Здесь, так же, как и на Урале, они чаще всего встречаются на древесных остатках *Betula* (6 из 10 изолятов).

Преимущественную приуроченность настоящего трутовика на Алтае к древесным остаткам березы отмечают М. А. Бондарцева [1973], Т. Н. Барсукова [1998], а в Якутии – Е. Parmasto [1977], В. А. Мухин и Н. В. Ушакова [2003].

Самое восточное местонахождение грибов сублинии А2, обнаруженное нами, находится на Дальнем Востоке, в Уссурийском заповеднике, у грибов, собранных на *Ulmus* (Таблица 4.3). Учитывая это, а также то, что самое западное местонахождение грибов сублинии А1 находится в Центральной Сибири (Якутия), можно полагать, что ареалы сублиний А1 и А2 в этой части Северной Азии перекрываются и здесь их можно охарактеризовать не только как криптические, но и как симпатрические.

Таблица 4.3 – Список образцов базидиокарпов настоящего трутовика и соответствующих им сиквенсов сублинии А2 из Сибири и Дальнего Востока

Номер		Регион	Местонахождение, координаты	Субстрат
гербарный	GenBank			
ИРАЕ-Fomes-3	MF563978	Республика Алтай	Огундайский р-н, 50.37 87.03	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-21	MF563976	Республика Алтай	Огундайский р-н, 50.37 87.03	<i>Larix</i>
ИРАЕ-Fomes-135	OP902258	Республика Алтай	Турочакский р-н, 51.765 87.25	<i>Larix</i>
ИРАЕ-Fomes-9	MF563980	Республика Алтай	Улаганский р-н, 51.35 87.85	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-11	MF563971	Красноярский край	Ермаковский р-н, 52.98 92.97	<i>Alnus</i>
ИРАЕ-Fomes-12	MF563972	Красноярский край	Ермаковский р-н, 53.18 92.87	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-103	OP902257	Иркутская область	Слюдянский р-н, 51.53 104.05	<i>Betula</i>

Номер		Регион	Местонахождение, координаты	Субстрат
гербарный	GenBank			
ИРАЕ-Fomes-2	MF563975	Иркутская область	Усть-Ордынский р-н, 52.88 104.52	<i>Betula</i>
ИРАЕ-Fomes-65	OP902273	Приморский край	Уссурийский ГО, 43.65 132.33	<i>Ulmus</i>
ИРАЕ-Fomes-4	MF563979	Республика Бурятия	Баргузинский р-н, 53.52 108.56	<i>Betula</i>

Примечание: ГО – городской округ, р-н – район

Таким образом, филогенетическая линия А имеет циркумбореальное распространение и представлена двумя сублиниями с хорошо выраженными географическими особенностями. В азиатской части России настоящий трутовик представлен сублиниями А2 на Урале и в Сибири, а А1 – на Дальнем Востоке. Их ареалы перекрываются, как можно полагать, на востоке Сибири и граничащих с ней районах Дальнего Востока. Субстратные, трофические спектры грибов сублиний не являются полностью идентичными, что отражает особенности видового состава деревьев в районах их распространения, но общей чертой их является преимущественное развитие в Северной Азии на древесных остатках *Betula*, а в Северной Америке и Европе – *Betula* и *Fagus*.

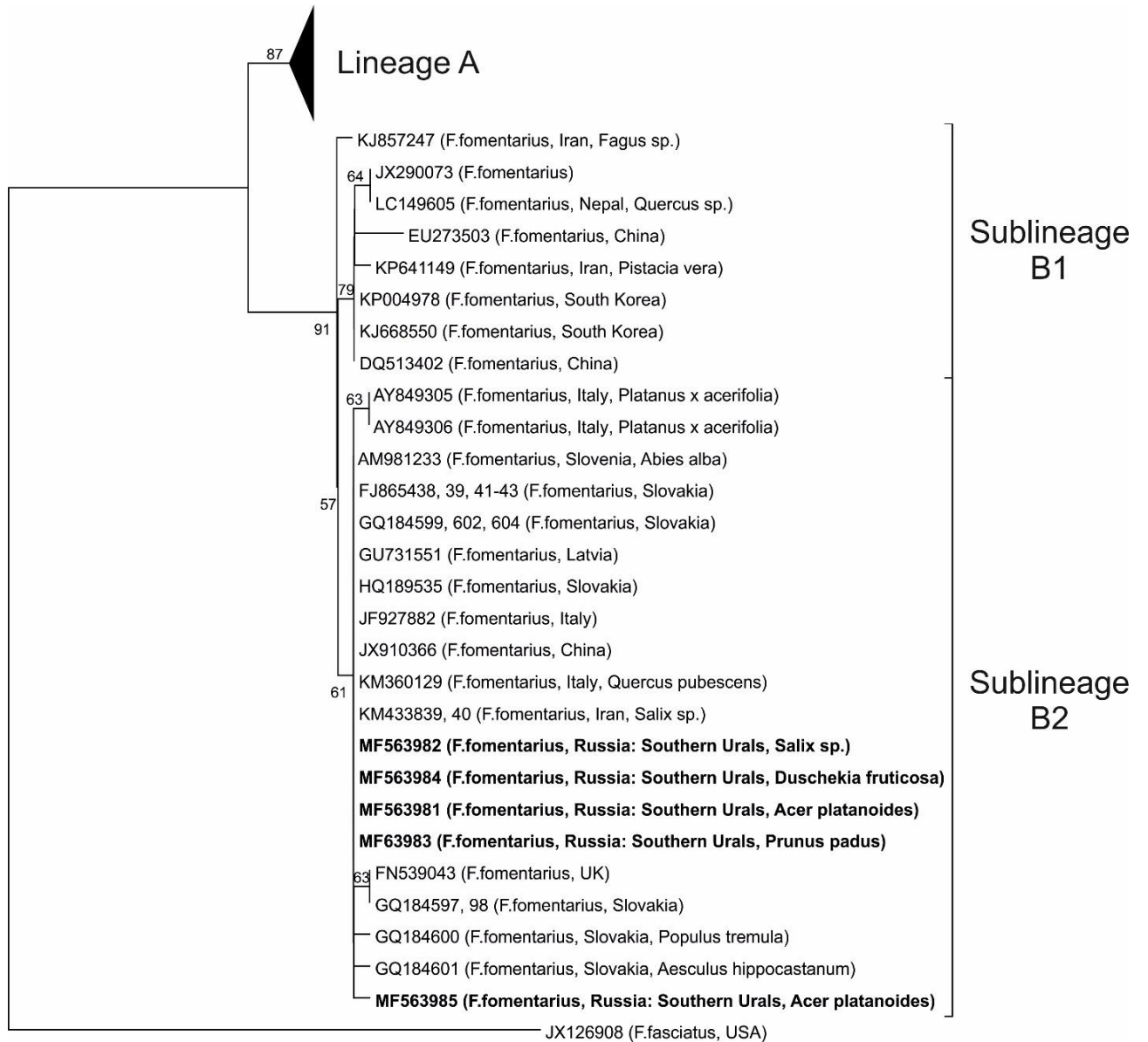
#### 4.2 Филогенетическая линия В

Филогенетическая линия В, или генотип В, так же как и линия А, впервые была обнаружена по результатам филогенетического анализа биоматериалов настоящего трутовика из Восточной Словакии [The occurrence and..., 2012]. Эта линия, как и линия А имеет две сублинии [Mukhin et al., 2018], но в Северной Азии представлена лишь одна из них. Однако мы находим необходимым охарактеризовать обе сублинии.



### 4.2.1 Сублиния В1

Существование сублинии В1 и В2 убедительно показывает филогенетический анализ сиквенсов линии В из Европы, с Урала и из Азии (Рисунок 4.3). Можно видеть, что сиквенсы разделяются на два кластера. Один



Данные для изолятов представлены в виде: номер GenBank, страна, в которой был собран изолят, и субстрат. Жирным шрифтом выделены изоляты из азиатской части России.  
Sublineage – сублиния

Рисунок 4.3 – Филогенетическое дерево изолятов *Fomes fomentarius* s. lat. линии В [Mukhin et al., 2018]

образуют сиквенсы настоящего трутовика из Европы и с Урала, а другой – из Ирана, Узбекистана, Китая, Непала и Южной Кореи. Соответственно, первый представляет сублинию В2, а второй – В1. Однако только малая доля сиквенсов линии В1 аннотирована в GenBank, что позволяет лишь отметить, что грибы этой сублинии развиваются на *Fagus*, *Quercus* и *Pistacia*. Поэтому мы рассмотрим лишь ее генетические отличия от сублинии В2.

Отличия последовательностей сублинии В1 от таковых сублинии В2 по ранее выделенным Judova et al. [The occurrence and..., 2012], McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013] и Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016] полиморфным сайтам суммированы в Таблице 4.4. Профиль сиквенсов сублинии В1 содержит в основном вариации, характерные для сублинии В2 (на участках J-1, 2, 5, 6, 7, G-3, 4, McC-1), однако в нем присутствуют инделы и нуклеотидный полиморфизм, характерные и для представителей линии А. Так, в области J-3 часть сиквенсов В1 обладает последовательностью, характерной для представителей сублинии В2, а часть – для линии А. Подобная же картина наблюдается в областях J-4 или G-1 (у части изолятов последовательность как у представителей В2, у части – как у А2), G-2 (у часть как у В2, у части – как у А1), а в сайте точечного полиморфизма области McC-2 все последовательности В1 содержат тимин, характерный для сублинии А1.

Выделяемую нами сублинию В1, Dresch et al. [Fungal strain matters..., 2015] выделяют в виде клады «*Fomes fomentarius* Chinese clade», а Peintner et al. [How to resolve..., 2019] и Garrido-Benaventetal et al. [*Fomes inzengae* (Ces. & De Not.)..., 2020] как «*F. sp. Asia*» и «*F. sp. Iran*» клады. Следует отметить, что нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) внутри сублинии В1 в десятки раз выше, чем внутри сублинии В2: 0,45% (в среднем 2,22 п. о.) против 0,011% (в среднем 0,05 п. о.) соответственно. Это указывает на гетерогенность сиквенсов сублинии В1, на что указывали еще Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016]. Уровень  $D_{xy}$  между сублиниями В1 и В2 составляет 0,46% (в среднем 2,26 п. о.). Более детальный их анализ пока невозможен как из-за недостатка как собственных данных, так и полных аннотаций в GenBank [GenBank, 2013] последовательностей из Азии.

Таблица 4.4 – Фрагменты выравнивания последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 филогенетической линии В из Европы (FJ865439), с Урала (MF563985), из Ирана (MT526301) и Китая (MK809454)

Сиквенс	J-3	J-4, G-1	G-2	McC-2	ФГ
FJ865439	АСТТТТ	TAGGGTТGGСТАТТ	ТТТТ-GC	CGАТТG	B2
MF563985	АСТТТТ	TAGGGTТGGСТАТТ	ТТТТ-GC	CGАТТG	B2
MT526301	АСТТТТ	TAGGGTТGGСТАТТ	ТТТТ-GC	YGTТТG	B1
MK809454	АССТТТ	TAGGGTТGGАТGТТ	ТТТТТGC	CGТТТG	B1

Примечание: темным цветом обозначены варибельные позиции по данным: J – Judova et al. [The occurrence and..., 2012]; McC – McCormick et al. [Phylogenetic and phenotypic..., 2013]; G – Gáper et al. [Medicinal value and..., 2016]. П – номер последовательности в GenBank, ФГ – филогенетическая сублиния.

#### 4.2.2 Сублиния B2

Сублиния B2 соответствует описанному Judova et al. [The occurrence and..., 2012], Pristas et al. [Genetic variability in..., 2013] генотипу В и линии В [Medicinal value and..., 2016] на материалах из Центральной и Южной Европы. Здесь ее представители были собраны с древесных остатков *Abies alba*, *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum*, *Fagus sylvatica*, *Platanus x acerifolia*, *Populus*, *Tillia*. В последующем этой же группой авторов было показано, что в Южной Европе (Португалии, Испании, Греции, Италии, Чехии) грибы линии В преимущественно встречаются на *Quercus* и *Populus*, реже – *Acer*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Salix*, *Tilia*. [Genetic and plant..., 2020].

Сублиния B2 соответствует выделяемой Peintner et al. [How to resolve..., 2019] средиземноморской филогенетической линии *Fomes inzengae*, которая по их данным, встречается, помимо уже указанных выше стран, в Великобритании, Словении, Франции, Швейцарии, а также Иране и Китае. В ее субстратном спектре присутствуют *Abies*, *Aesculus*, *Carpinus*, *Castanea*, *Cerasium*, *Platanus*, *Populus*, *Quercus*. На Пиренейском полуострове линия В – единственная

зарегистрированная филогенетическая линия настоящего трутовика [*Fomes inzengae* (Ces. & De Not.)...], 2020]. На территории полуострова она встречается в основном на представителях рода *Populus*, но также отмечена на *Fraxinus* и *Salix*. Нами было показано, что сублиния В2, или *Fomes inzengae* встречается в Передней Азии, точнее в Армении (Рисунок 4.4). Здесь она представлена столь же широко, как и сублиния А2 (соотношение 1:1), а в ее субстратном спектре отмечаются древесные остатки *Carpinus*, *Juglans*, *Fagus*, *Populus*, *Salix* [Badalyan et al., 2022]. Также несколько представителей сублинии В2 зарегистрированы нами в Республике Крым на остатках древесины *Juglans* (Таблица Г.1 Приложения).

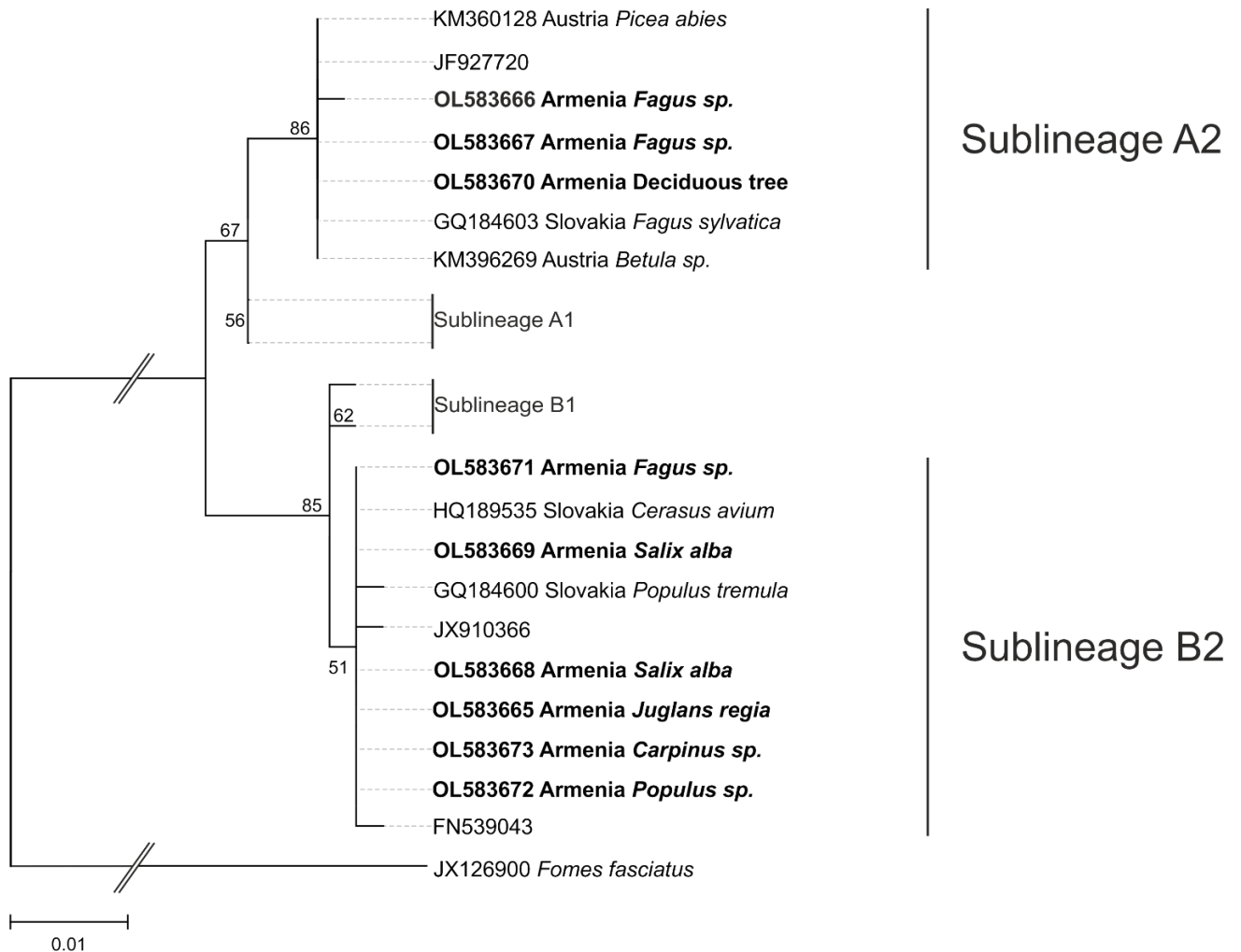


Рисунок 4.4 – Филогенетическое дерево изолятов *Fomes fomentarius* s. lat. из Армении и референсных последовательностей сублиний А2 и В2 [Badalyan et al., 2022]

Филогенетическая сублиния В2 широко представлена на восточной границе европейского субконтинента – на Урале. Здесь ее представители встречаются на Среднем и Южном Урале, а также в Северном Казахстане (Таблица Е.1 Приложения). Ее более южное распространение по сравнению с таковым сублинии А2 подтверждается результатами однофакторного дисперсионного анализа (фактор «сублиния», широта – зависимая переменная) на основе 59 образцов с территории Урала и Зауралья:  $F_{(1,57)} = 33,67$ ,  $p = 0,00003$ .

Основным субстратом для грибов этой линии на Урале являются древесные остатки *Populus* (12 находок из 22), единично они отмечены на *Acer* (4), *Alnus* (1), *Prunus* (1), *Salix* (2), *Tilia* (2). На Урале, как и в Центральной и Южной Европе [The occurrence and..., 2012; How to resolve..., 2019; Genetic and plant..., 2020, *Fomes inzengae* (Ces. & De Not.)..., 2020] среди субстратов грибов сублинии В2 нет древесных остатков *Betula*. И если в Европе как ведущий, так и специфический для сублинии В2 субстрат выделить не представляется возможным [The occurrence and..., 2012], то наши данные позволяют говорить, что на Урале и в Зауралье в таком качестве выступают древесные остатки *Populus*. Эти ее отличия от сублинии А2 подтверждаются анализом четырехпольной таблицы сопряженности (Таблица 4.5) на основе данных по Уралу и Зауралью:  $\chi^2 = 38,17$ ,  $p < 0,001$ . Это также подтверждается данными, полученными из GenBank [GenBank, 2013]: нет ни одной последовательности сублинии В2, которая была бы получена из грибов, растущих на *Betula*.

Таблица 4.4 – Количественное распределение плодовых тел разных филогенетических линий по ведущим субстратам на Урале и в Зауралье

Сублиния	Субстрат, находок (шт.)	
	<i>Betula</i>	<i>Populus</i>
А2	31	0
В2	0	12

Таким образом в Северной Азии филогенетическая линия В представлена одной сублинией В2 или *Fomes inzengae*, которая встречается только на Урале, а точнее в его южной части. Она существенно отличается от сублинии А2, также представленной на Урале, Сибири в экологическом отношении – в ее субстратном спектре не обнаружена *Betula*, а основным субстратом являются древесные остатки *Populus*. В случае сублинии А2 все наоборот: в субстратном спектре отсутствует *Populus*, а *Betula* – основной субстрат.

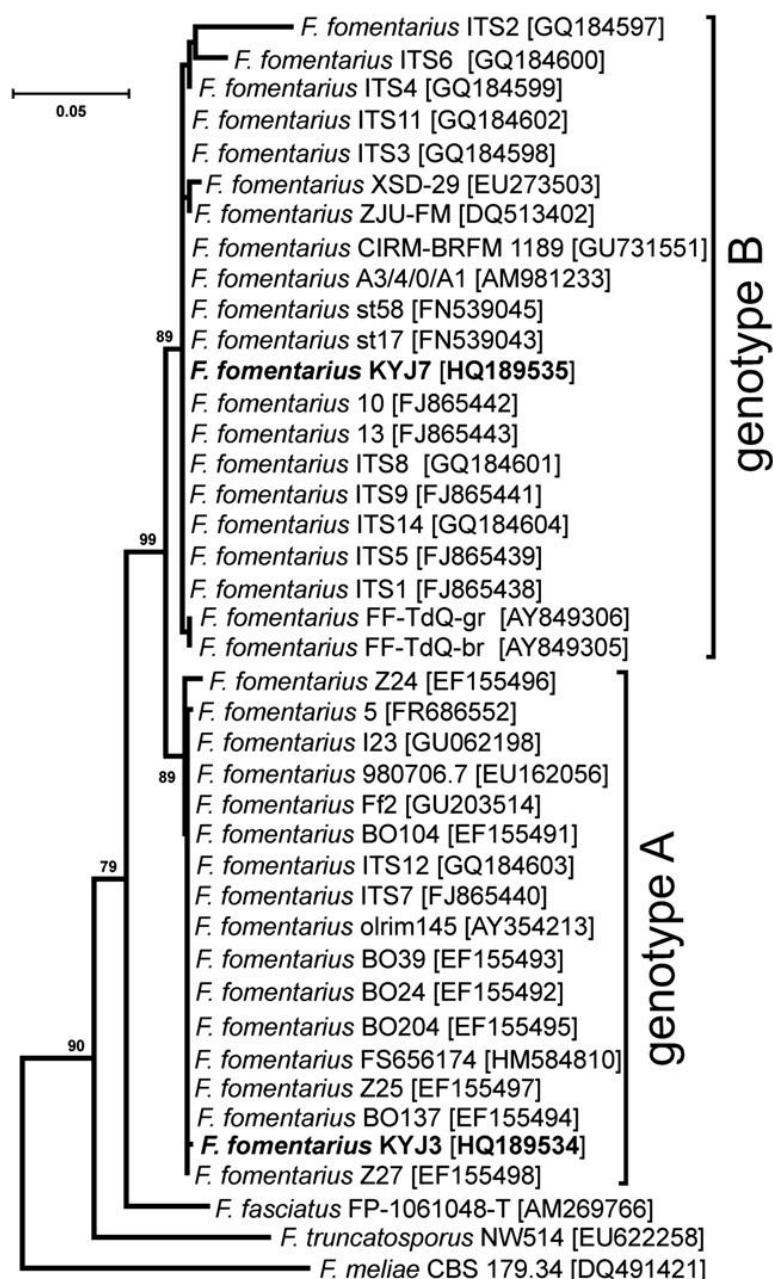
В настоящее время Урал является восточной границей ареала сублинии В2 в Северной Азии. Однако настоящий трутовик и в Сибири, и на Дальнем Востоке встречается на древесных остатках *Populus*, а в лесостепной зоне Западной Сибири он является доминирующим деструктором данного вида дебриса [Любарский и Васильева, 1975; Мухин, 1993]. Это дает основание предполагать, что сублиния В2 в Северной Азии может быть также представлена и у грибов в Сибири и на Дальнем Востоке.

## Глава 5. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ

Из числа существующих концепций биологических видов (морфологической биологической, филогенетической, экологической, политетической) преобладающей в микологии является морфологическая [Ainsworth & Bisby's..., 2008]. Одним из ее центральных элементов является положение о «типе» – эталонном образце, относительно которого происходит сравнение образцов базидиокарпов исследуемых грибов по морфологическим признакам. В соответствии с этим, такие виды, по выражению Э. Майра [1974], существуют вне времени и пространства – одинаковые, неизменные в любое время и в любой географической точке их распространения. Вероятно, это частично можно объяснить крайне простой морфологией базидиокарпов и небольшим числом анатомо-морфологических признаков, пригодных для изучения внутривидовой изменчивости ксилотрофных грибов [The occurrence and..., 2012; Morphological variability of..., 2016].

Широкое использование в современной микологии молекулярно-генетических методов привело к радикальному изменению взглядов на видообразование и биоразнообразие базидиальных грибов. В частности, установлено, что многие морфовиды представляют собой комплексные таксоны, состоящие из таксонов с географическими, экологическими характеристиками, сопоставимыми с таковыми биологических и филогенетических видов [Genetic variability in..., 2013]. Judova et al. [The occurrence and..., 2012], впервые обнаружившие и описавшие у настоящего трутовика два генотипа А и В (Рисунок 5.1), считают, что генотипы представляют собой два симпатрических криптических вида. Эта точка зрения была поддержана Pristas et al. [Genetic variability in..., 2013], по данным которого генотипы А и В различаются не только по ITS региону, но и по частичным последовательностям генов фактора элонгации трансляции 1- $\alpha$  (*efa*) и 25S большой субчастицы рибосомной РНК (LSU). Однако позже в работе Medicinal value and... [2016] лишь констатируется наличие у *F. fomentarius* s. lat. отличающихся по ITS регионам рДНК

филогенетических линий и сублиний (A1, A2, B), но их таксономический статус не обсуждается. Это же мы видим и в работе Phylogenetic and phenotypic..., [2013], показавших наличие у *F. fomentarius* s. lat. трех различающихся по ITS региону филогенетических клад (Рисунок 5.2), но не обсуждающих их таксономический статус.



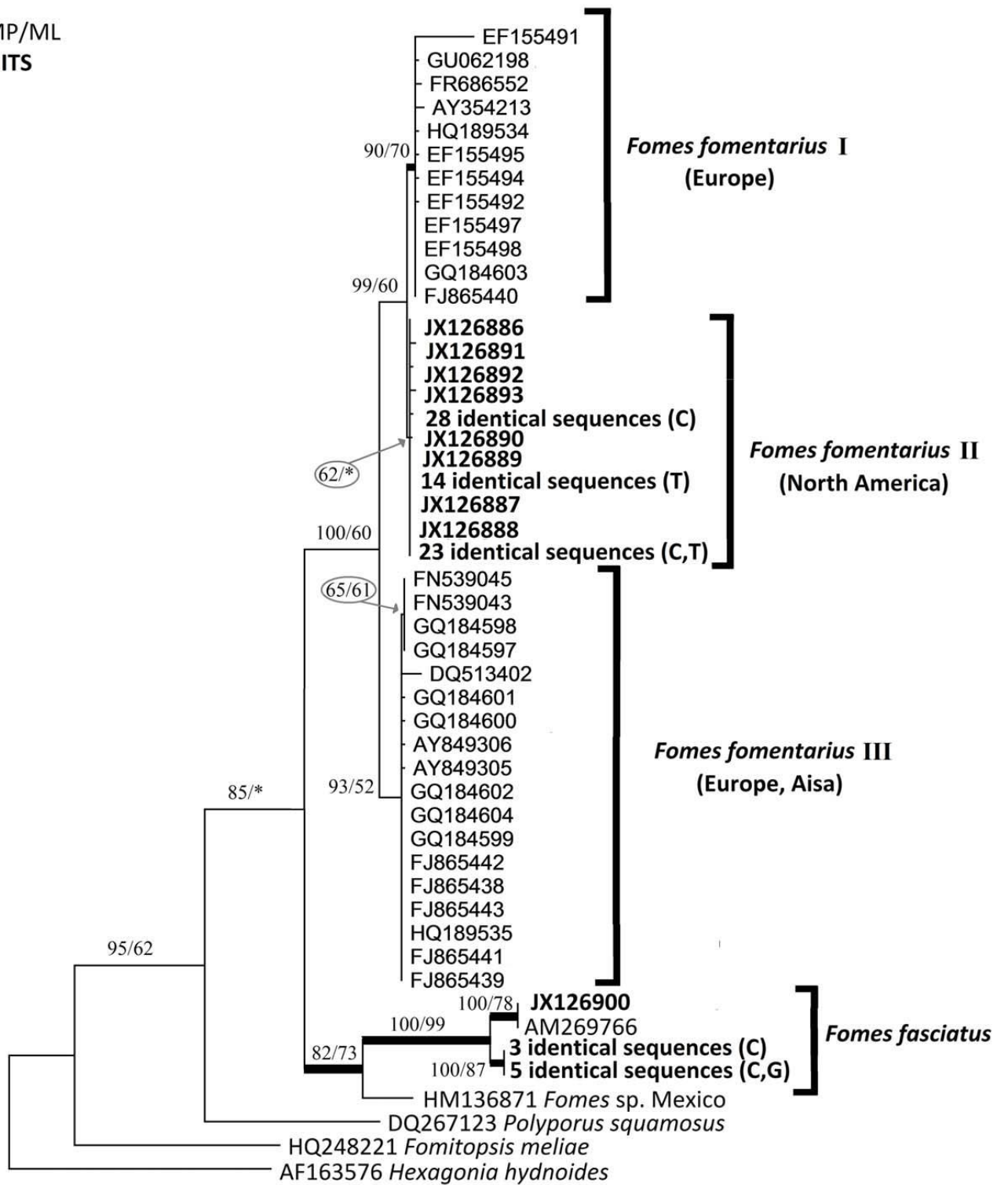
Названия содержат номер изолята и номер GenBank [в скобках].  
Оригинальные последовательности выделены жирным шрифтом

Рисунок 5.1 – Филогенетическое дерево *F. fomentarius* s. lat.

[The occurrence and..., 2012]



MP/ML  
ITS



— 5 changes

Оригинальные последовательности выделены жирным шрифтом. Группы изолятов с идентичными сиквенсами объединены в одну репрезентативную последовательность

Рисунок 5.2 – Филогенетическое дерево *F. fomentarius* s. lat. и *F. fasciatus*

[Phylogenetic and phenotypic..., 2013]

Наиболее подробно таксономический статус филогенетических линий настоящего трутовика обсуждается в работе Peintner et. al. “How to resolve cryptic species of polypores: an example in *Fomes*” [2019]. По мнению ее авторов, настоящий трутовик представляет собой комплекс из двух симпатрических криптических видов: *Fomes fomentarius* s. str. и *Fomes inzengae*, которые, как было показано в главе 2, идентичны сублиниям A2 и B2 соответственно. Авторы также полагают, что можно выделить еще несколько криптических видов, например, являющиеся кладами на филогенетическом дереве Рисунка 5.3 «*Fomes* sp. N-America» и «*Fomes* sp. Asia».

### 5.1 Молекулярно-генетические критерии разграничения видов грибов

Все выше названные авторы при рассмотрении таксономического статуса филогенетических линий настоящего трутовика опираются, прежде всего, на результаты филогенетических анализов последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров рДНК. Разграничение таксонов грибов на основе последовательностей внутренних транскрибируемых сиквенсов рДНК (ITS-base taxon delimitation) является одним из методов в молекулярной систематике грибов. Согласно ему, при нуклеотидном сходстве сиквенсов от 97% (предпочтительно) до 99% можно предполагать, что они принадлежат к одному и тому же виду, а при меньшем уровне сходства – к разным [Towards a unified..., 2013; Taylor and Hibbett, 2014].

Данный подход к разграничению таксонов грибов основывается на, так называемых, концепциях разрыва (“discontinuity concepts”) [Matute and Sepúveda, 2019]. Наличие генетического разрыва или пробела (gap), как предполагают, связана с репродуктивной изоляцией видов. Они имеют общую основу с биологической концепцией вида. Согласно последней, видообразование происходило в случаях, когда существует репродуктивная изоляция. Согласно концепции прерывности, видообразование происходило в тех случаях, когда между группами существовали значительные генетические разрывы (gaps). Если половая изоляция существует и видообразование продолжалось, то между

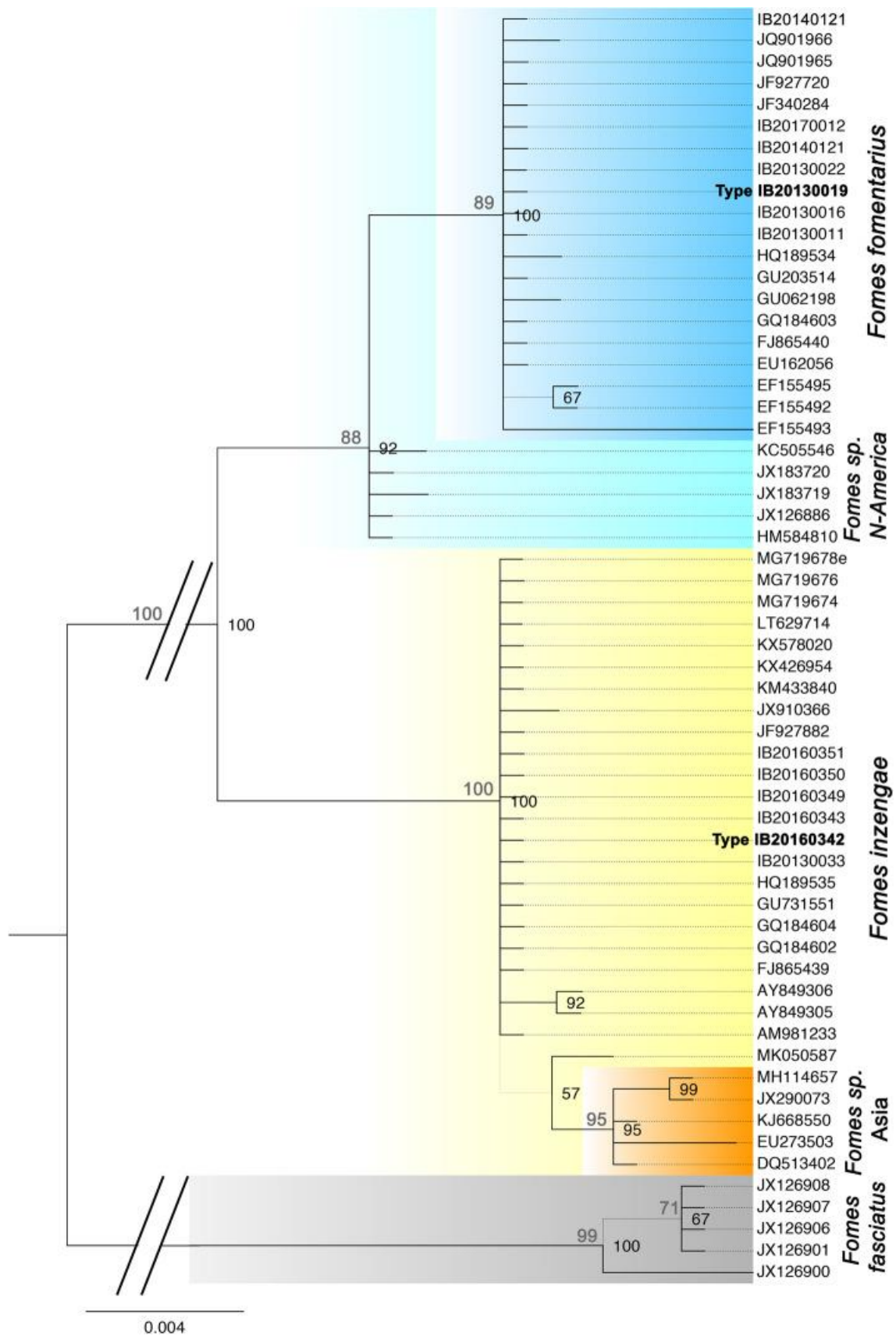


Рисунок 5.3 – Байесовская филогения *Fomes fomentarius* s. lat. МР бутстрэп приведен над ветвями, байесовские вероятности отображаются справа от соответствующего узла [How to resolve..., 2019]

предполагаемыми видами должна быть генетическая дифференциация, которая должна оставить следы генетической прерывности во всем геноме [Avice and Wollenberg, 1997; Coyne and Orr, 2004; The biology of..., 2010; Bobay and Ochman, 2017; Matute and Sepúveda, 2019].

Так, у животных синонимичная нуклеотидная дивергенция геномов между филогенетическими линиями менее 0,5%, вероятно, свидетельствует о беспрепятственном между ними потоке генов и говорит об их принадлежности к одному виду [Shedding light on..., 2016]. Аналогичное правило и обоснование было предложено и для отдельных локусов [Fujisawa and Barraclough, 2013]. Диапазон синонимичной нуклеотидной дивергенции 0,5–2,0% относится к так называемой «серой зоне», когда имеет место начальное видообразование, таксономическая интерпретация которого не имеет однозначного решения [Shedding light on..., 2016]. Из этого следует, что если полногеномная синонимичная дивергенция линий выше 2% и значительно превышает полиморфизм внутри них, то их можно описывать как разные виды. Эти положения, по-видимому, можно использовать при решении вопросов таксономического статуса филогенетических линий грибов, но нельзя исключить, что они могут быть не корректными по отношению к этим организмам [Matute and Sepúveda, 2019].

В настоящее время для разграничения видов грибов нет общепринятой методики [Matute and Sepúveda, 2019]. Как следствие, остается открытым вопрос, на какой уровень генетического разрыва между филогенетическими линиями необходимо ориентироваться при определении их видового статуса и как он должен соотноситься с их внутривидовой изменчивостью ITS? Эта актуальная проблема современной систематики грибов и она обсуждается во многих публикациях, название которых часто говорит само за себя: “Fungal species boundaries in the genomics era” [Matute and Sepúveda, 2019], “Improving Taxonomic Delimitation of Fungal Species in the Age of Genomics and Phenomics” [2022].

Предполагается, что внутривидовая ITS вариабельность грибов находится в пределах 0–3% [Cohan, 2002; Izzo et al., 2005; Internal transcribed spacer..., 2006],

но это может быть справедливо по отношению к одним [An oligonucleotide barcode..., 2005; Assessment of ribosomal..., 2005; Smith et al. 2007] видам и ошибочно – другим [Phylogeography of the..., 2002; Smith et al., 2007]. Поэтому данный диапазон внутривидовой ITS вариабельности нельзя принимать за некий универсум для всех групп грибов, что убедительно показали Nilsson et al. [Intraspecific ITS variability..., 2008]. В частности, по данным этих авторов, если в среднем для отдела Basidiomycota внутривидовое нуклеотидное разнообразие ( $\pi$  или расстояния Хэмминга) оценивается в  $3,33 \pm 5,62\%$ , то у 6 из 7 наиболее изученных с точки зрения геномных проектов видов базидиальных грибов она не превышает 1–2,6%.

Соответственно, у базидиальных грибов нуклеотидная дивергенция ( $D_{xy}$ ) между филогенетическими линиями видового уровня, по-видимому, должна быть, как минимум, не ниже 1%. При этом она должна быть существенно выше ITS изменчивости, нуклеотидного разнообразия ( $\pi$ ) внутри линий: “In other words, in cases where speciation has really occurred, the mean distance between individuals from the two species ( $D_{xy}$ ) should be larger than the mean distance between individuals within each of the species ( $\pi$ )” [Matute and Sepúveda, 2019]. Однако, как отмечают эти авторы, рекомендаций на сколько или во сколько нуклеотидная дивергенция между линиями ( $D_{xy}$ ) должна превышать их нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) нет.

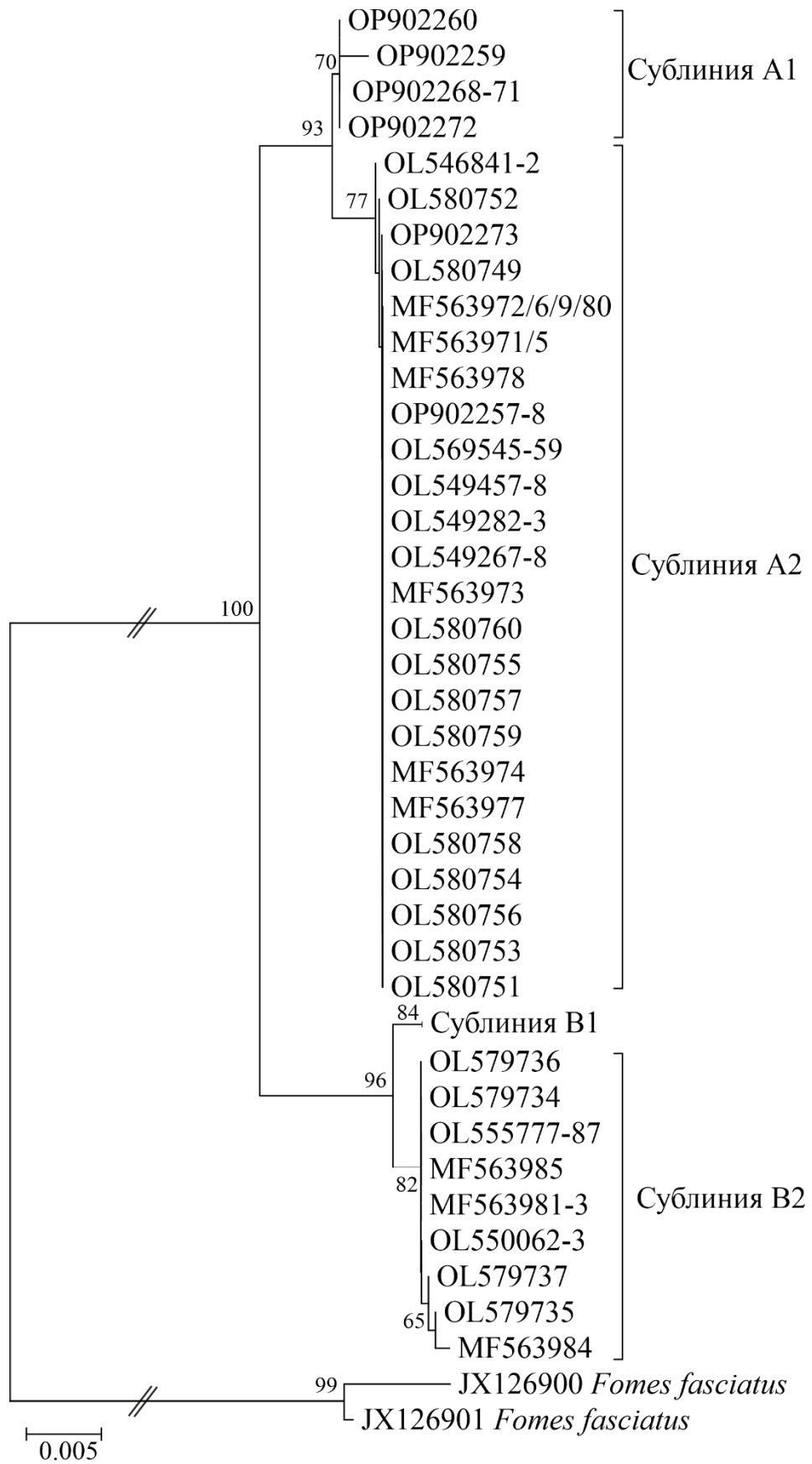
Следует отметить, что при решении вопросов разграничения видов грибов преимущественно используется такие генетические показатели как идентичность (процент идентичных пар оснований) и сходство (процент консервативных аминокислотных остатков с аналогичными физико-химическими свойствами). Так как для некодирующих белок последовательностей значения обоих показателей совпадают, то по отношению к ITS могут использоваться как тот, так и другой показатель, которые фактически описывают одно и то же. При их расчетах учитываются 1) консервативные, 2) полиморфные сайты, 3) сайты с однозначными и 4) инделы. Тогда как при определении нуклеотидного разнообразия ( $\pi$ ) и нуклеотидной дивергенции ( $D_{xy}$ )

учитываются только консервативные сайты и сайты с однозначными заменами [DnaSP 6: DNA sequence..., 2017]. Поэтому, показатели нуклеотидного разнообразия и дивергенции ( $\pi$  и  $D_{xy}$ ) являются более консервативными, менее чувствительными, по сравнению с уровнем сходства.

Таким образом, не существует установленных критериев для определения того, представляют ли две последовательности генетические варианты одного и того же вида или нет. Smith et al. [2007] и Morris et al. [Contrasting ectomycorrhizal fungal..., 2008] в исследованиях эктомикоризных грибов в качестве порога конспецифичности ITS последовательностей принимали уровень дивергенции равный и меньше 3%, с частотой ошибок 0,2–1,2%, создаваемой артефактами ПЦР, клонирования и секвенирования. Такой же уровень конспецифичности последовательностей ITS ( $\leq 3\%$ ) принят в работах Fungal community analysis..., [2005], Mining metadata from..., [2008] и Walker et al. [2008], а в работе Izzo et al. [2005] он меньше или равен 4% с частотой ошибок 0,5–1%. В большинстве исследований для оценки конспецифичности последовательностей уровень их дивергенции ограничен 3%. Однако далеко не все согласны, что он может быть использован для всех грибов [Bruns et al., 2007; Intraspecific ITS variability..., 2008].

## **5.2 Статус филогенетических линий настоящего трутовика в Северной Азии**

В Северной Азии представлены три из четырех известных филогенетических сублиний настоящего трутовика, которые обособляются в виде трех монофилетических клад на филогенетическом дереве (Рисунок 5.4). В Таблице 5.1 приведены данные, характеризующие нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) внутри каждой из сублиний, а также нуклеотидную дивергенцию ( $D_{xy}$ ) между ними. Можно видеть, что нуклеотидное разнообразие в пределах каждой из трех сублиний крайне низкое и колеблется от 0 до 0,045%. Низкими значениями



Через дефис или косую черту приведены номера идентичных последовательностей  
Рисунок 5.4 – Филогенетическое дерево оригинальных ITS1-5.8S-ITS2 последовательностей изолятов настоящего трутовика из Северной Азии

характеризуется и нуклеотидная дивергенция между сублиниями A1 и A2:  $D_{xy} = 0,45\%$ . Нуклеотидная дивергенция между сублиниями A1 и A2 и сублинией B2 существенно выше и в обоих случаях она равная: 1,46–1,47%. Максимальная нуклеотидная дивергенция регистрируется между сублиниями и *F. fasciatus* – второго и единственного после *F. fomentarius* s. lat. вида в роде *Fomes*. Для сублиний A1 и A2 она составляет 7,51 и 7,22% или 37 и 35 п. о. в среднем, а для сублинии B2 – 9,23% или 46 п. о. в среднем (Таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Нуклеотидное разнообразие (\*) или нуклеотидная дивергенция (\*\*) и среднее число нуклеотидных различий внутри и между филогенетическими сублиниями *Fomes fomentarius* s. lat. в Северной Азии и *F. fasciatus*

Сублиния/вид (кол-во сиквенсов, шт.)	A1	A2	B2	<i>F. fasciatus</i>
A1 (7)	0,06%* 0,29 п. о.	0,45%**	1,46%**	7,51%**
A2 (47)	2,14 п. о.	0*	1,46%**	7,22%**
B2 (22)	7,14 п. о.	7,00 п. о.	0*	9,23%**
<i>F. fasciatus</i> (11)	36,60 п. о.	34,46 п. о.	45,46 п. о.	0,35%* 1,71 п. о.

Наши результаты близки к аналогичным данным Dresch et al. [Fungal strain matters..., 2015], Peintner et al. [How to resolve..., 2019]. Согласно им, для филогенетических линий *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengeae*, соответствующих сублиниям A2 и B2, нуклеотидное разнообразие для первой составляет 0–3 п. о. (0,02%) и 0–1 п. о. (0,01%) – для второй. Нуклеотидная дивергенция ( $D_{xy}$ ) между *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengeae* составляет 9–18 п. о. или 2,6%, что выше, чем в



нашем случае: 1,46%. Авторы также отмечают и значительную дивергенцию *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengae* с *F. fasciatus*: 41–62 п. о.

Данные о нуклеотидном разнообразии и дивергенции показывают, во-первых, генетическую близость сублиний А1 и А2 и их принадлежности к одной филогенетической линии А, во-вторых, наличии у них выраженных генетических различий с линией В в лице ее сублинии В2. Наблюдаемая дивергенция между линиями А и В (1,46%) ниже среднего уровня ITS изменчивости у базидиальных грибов: 3,33% [Intraspecific ITS variability..., 2008]. Она также существенно ниже их дивергенции с *F. fasciatus* (7,22–9,23%), которая, как можно полагать, может быть показателем нуклеотидных различий видового уровня. Это позволяет рассматривать линии А и В, представленные в Северной Азии сублиниями А1, А2 и В2, как инфравидовые образования, возможно, подвидового уровня [Жуйкова и Мухин, 2022; Badalyan et al., 2022].

Признание за филогенетическими линиями инфравидового статуса соответствует одному из основных положений популяционной экологии, согласно которому в каждой части своего ареала вид должен максимально отвечать требованиям местных условий среды [Майр, 1974]. Данное положение особо актуально для широкоареальных видов, к числу которых принадлежит настоящий трутовик, ареал которого охватывает три континента – Африка, Евразия и Северная Америка. Следует также отметить, что К. Линней, Э. М. Фриз, выделяли у настоящего трутовика подвид (*Fomes fomentarius* subsp. *fomentarius* (L.) Fr.), который, как можно полагать, соответствует *F. fomentarius* s. str. [Index Fungorum], а Donk [1930], Pilát [1941], Бондарцев, [1953], Lécureu [2019] рассматривают *F. inzengae* как морфологическую форму настоящего трутовика (*Fomes fomentarius* f. *inzengae* (Ces. & De Not.) Lécureu).

В таблице 5.2 представлены данные, характеризующие нуклеотидное сходство сублиний настоящего трутовика в Северной Азии. Их анализ показывает, что в пределах каждой из них нуклеотидное сходство высокое – более 99%. Такой же уровень нуклеотидного сходства и между сиквенсами сублиний А1 и А2 (99,2%), что однозначно говорит об их принадлежности к

одной филогенетической линии А. Однако между сиквенсами сублиний А1 и А2 и сублинии В2 нуклеотидное сходство существенно ниже: 96,38 и 95,82% соответственно. Это соответствует данным Judova et al. [The occurrence and..., 2012], показавших, что внутри генотипов А и В нуклеотидное сходство составляет 99–100%, а между ними – около 97%.

Таблица 5.2 – Среднее нуклеотидное сходство (в верхней части) и его разброс (в нижней части таблицы) в процентах внутри и между филогенетическими сублиния *Fomes fomentarius* s. lat. в Северной Азии и *F. fasciatus*

Сублиния/вид (сиквенсов, шт.)	A1	A2	B2	<i>F. fasciatus</i>
A1 (7)	99,77 99,40–100	99,20	96,38	79,37
A2 (47)	98,59–99,60	99,74 98,99–100	95,82	79,13
B2 (22)	95,77–96,57	95,15–95,16	99,86 99,4–100	79,49
<i>F. fasciatus</i> (11)	78,99–80,04	78,54–79,80	78,93–80,16	97,71 94,33–100

Согласно принятой в молекулярной генетике практике разграничения таксонов грибов на основе анализа ITS региона (ITS-base taxon delimitation) нуклеотидное сходство 97% и менее процентов указывает на видовой уровень филогенетических линий А и В. В этом случае, учитывая, что сублиния В2 соответствует *F. inzengae*, а А2 и А1 – *F. fomentarius* s. str., и мы можем говорить, что в Северной Азии *F. fomentarius* s. lat. это комплекс двух криптических видов – *F. fomentarius* s. str. и *F. inzengae*. Первый из них представлен в Северной Азии двумя слабо отличающимися в генетическом отношении криптическими сублиниями с обширными, преимущественно не перекрывающимися ареалами –

A1 (Дальний Восток) и A2 (Урал, Сибирь), – а второй одной сублинией B2, для которой Урал является восточной границей распространения.

Диапазон нуклеотидной дивергенции 0,5–2,0% относится к так называемой «серой зоне», когда имеет место начальное видообразование, таксономическая интерпретация которого не имеет однозначного решения [Shedding light on..., 2016]. Нуклеотидная дивергенция между сублиниями A1 и A2 (0,45%), B1 и B2 (0,46%) соответствует нижней границе указанного диапазона. Поэтому, мы находим возможным не обсуждать филогенетический (таксономический) статус сублиний и рассматриваем их как географические группы популяций: дальневосточная (сублиния A1), евроазиатская (сублиния A2), южноазиатская (сублиния B1) и европейская (сублиния B2).

## ВЫВОДЫ

1. В Северной Азии (на Урале, в Сибири и Дальнем Востоке) настоящий трутовик – *Fomes fomentarius* (L.) Fr. – широко распространенный вид ксилотрофных базидиомицетов, состоящий из нескольких морфологически не дифференцированных (криптических) филогенетических линий и сублиний, обладающих выраженной эколого-географической индивидуальностью.

2. Филогенетическая линия А представлена двумя генетически слабо отличающимися (нуклеотидное сходство более 99%, нуклеотидная дивергенция менее 0,5%) сублиниями А1 и А2. Сублиния А1 характерна для дальневосточной группы популяций, а сублиния А2 для евроазиатской группы популяций, ареал которой охватывает Урал, Сибирь и частично Дальний Восток.

3. Филогенетическая линия В также имеет две сублинии (В1 и В2), но в Северной Азии представлена только одной из них (сублиния В2), характерной для европейской географической группы популяций, встречающейся в Северной Азии лишь на Урале. Генетически близкая ей сублиния В1 встречается у грибов из Ирана, Узбекистана, Китая, Южной Кореи и Японии.

4. Грибы филогенетических линий А и В существенно различаются в трофическом отношении. Грибы линии А преимущественно развиваются на древесных остатках *Betula*, древесные остатки *Populus* в их трофическом спектре отсутствует. Для грибов линии В, наоборот, древесные остатки *Populus* являются основным субстратом, а *Betula* в их трофическом спектре нет. Это обеспечивает симпатрическое развитие грибов разных линий в районах, где их ареалы перекрываются – на Урале.

5. Филогенетические линии А и В соответствуют филогенетическим линиям *Fomes fomentarius sensu stricto* и *F. inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke, описываемых в Европе как два криптических симпатрических вида. Уровень нуклеотидного сходства линий А и В в Северной Азии (менее 97%) также позволяет рассматривать их как два криптических вида: *Fomes fomentarius s. str.* и *Fomes inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke.

6. *F. fomentarius* s. str. – бореальный, широко распространенный в Северной Азии вид, преимущественно ассоциированный с *Betula* и представленный двумя географическими группами популяций: евроазиатской и дальневосточной. *F. inzengae* – редкий неморальный вид, представленный в Северной Азии одной географической группой популяций (европейской) и встречающийся на Урале преимущественно на древесных остатках *Populus*.

## СПИСОК ЛИТУРАТУРЫ

1. Барсукова, Т. Н. Ксилотрофные базидиомицеты Алтайского государственного заповедника / Т. Н. Барсукова // Микология и фитопатология. — 1998. — Т. 32. — №. 5 — С. 11–17.
2. Бенуа, К. А. Дрервразрушающие и паразитные базидиальные грибы Якутской АССР / К. А. Бенуа, Е. И. Карпова-Бенуа // Новости систематики низших растений. — 1972. — Т. 9. — С. 139–151.
3. Биоресурсный потенциал Центрального Оренбуржья / под ред. М. А. Сафонова. — Оренбург : Университет, 2014. — 248 с.
4. Биота искусственных лесов Оренбургского Предуралья / М. А. Сафонов, А. С. Маленкова, А. В. Русаков [и др.]. — Оренбург : Университет, 2013. — 176 с.
5. Благовещенская, Е. Ю. Микологические исследования: основы лабораторной техники: учеб. пособие / Е. Ю. Благовещенская. — М. : ЛЕНАНД, 2017. — 96 с.
6. Бондарцев, А. С. Трутовики, собранные В. Н. Сукачевым и обработанные А. С. Бондарцевым / А. С. Бондарцев // Зап. Имп. акад. наук. Сер. 8. — 1916.— Т. 28, №. 23 — С. 1–3.
7. Бондарцев, А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа / А. С. Бондарцев. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. — 1106 с.
8. Бондарцева, М. А. К флоре трутовых грибов Сибири. 1. Трутовики Алтая / М. А. Бондарцева // Новости систематики низших растений. — 1973. — Т. 10. — С. 127–133.
9. Бондарцева, М. А. К флоре трутовых грибов Сибири. 2. Трутовики Иркутской области / М. А. Бондарцева // Новости систематики низших растений. — 1975. — Т. 12 — С. 192–196.
10. Бондарцева, М. А. Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым

гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые / М. А. Бондарцева. — СПб. : Наука, 1998. — 391 с. — (Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые; вып. 2).

11. Булычев, Н. П. Очерк флоры и фауны Ирбитского уезда / Н. П. Булычев // Зап. Урал. о-ва любителей естествознания. — 1876. — Т. 4. — С. 1–38.

12. Ванин, С. И. Древесиноведение / С. И. Ванин — М.; Л. : Гослестехиздат, 1934. — 548 с.

13. Дьяков, Ю. Т. Грибы: индивидуумы, популяции, видообразование / Ю. Т. Дьяков // Журнал общей биологии. — 2008. — Т. 69, №. 1. — С. 10–18.

14. Жуйкова, Е. В. Разнообразие и экологические особенности филогенетических линий настоящего трутовика на Урале / Е. В. Жуйкова, В. А. Мухин // Экология. — 2022. — №. 5. — С. 355–361.

15. Заварзин, Г. А. Углеродный баланс России / Г. А. Заварзин // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: материалы Совета-семинара при Президенте РАН. — М. : Наука, 2006. — С. 134–151.

16. Замолодчиков, Д. Г. Влияние объемов лесопользования на углеродный баланс лесов России: прогнозный анализ по модели СВМ-CFS3 / Д. Г. Замолодчиков, В. И. Грабовский, В. А. Курц // Тр. Санкт-Петерб. науч.-исслед. ин-та лес. хоз-ва. — 2014. — №. 1. — С. 5–18.

17. Исаев, А. С. Леса России и Киотский протокол / А. С. Исаев, Г. Н. Коровин // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: материалы Совета-семинара при Президенте РАН. — М. : Наука, 2006. — С. 287–305.

18. Каракулин, Б. П. К микологической флоре Уфимской губернии / Б. П. Каракулин, А. К. Лобик // Материалы по микологическому обследованию России. — Петроград, 1915. — Т. 2. — С. 1–86.

19. Любарский, Л. В. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока / Л. В. Любарский, Л. Н. Васильева. — Новосибирск : Наука, 1975. — 164 с.
20. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. — М. : Мир, 1974. — 460 с.
21. Михалева, Л. Г. Предварительные материалы к изучению дереворазрушающих афиллофоровых грибов Якутии / Л. Г. Михалева // Микология и фитопатология. — 1993. — Т. 27, №. 5 — С. 16–26.
22. Мухин, В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины / В. А. Мухин. — Екатеринбург : Наука, 1993. — 231 с.
23. Мухин, В. А. Влажность как фактор CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности древесного дебриса / В. А. Мухин, Д. К. Диярова, Д. В. Веселкин // Лесоведение. — 2015. — №. 3. — С. 208–213.
24. Мухин, В. А. Геоэлементный состав ксилотрофных трутовых грибов Центральной Якутии / В. А. Мухин, Н. В. Ушакова / Флора и растительность криолитозоны: материалы науч.-практ. конф., 28–29 нояб. 2001 г. — Якутск : Изд-во СО РАН, 2003. — Ч. 1.: Флора криолитозоны. — С. 90–105.
25. Мухин, В. А. Дереворазрушающие грибы – современная экологическая парадигма / В. А. Мухин // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы всерос. конф. с междунар. участием, 20–24 апр. 2015 г. — Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2015. — С. 170–173.
26. Мухин, В. А. Изменчивость размеров плодовых тел *Fomes fomentarius* (Fr.) Gill. / В. А. Мухин, Н. Т. Степанова // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. — Свердловск : УНЦ РАН СССР, 1979б. — С. 14–18.
27. Мухин, В. А. К методике полевых эколого-микологических исследований / В. А. Мухин // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. — Свердловск : УНЦ АН СССР, 1978а. — С. 45–47.



28. Мухин, В. А. Метаногенез, сопровождающий разложение древесины трутовыми грибами / В. А. Мухин, П. Ю. Воронин // Докл. Рос. Акад. наук. — 2007. — Т. 413, №. 6. — С. 848–849.
29. Мухин, В. А. Метаногенная активность древесного дебриса / В. А. Мухин, П. Ю. Воронин // Экология. — 2009. — №. 3. — С. 163–167.
30. Мухин, В. А. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах / В. А. Мухин // Лесоведение. — 1981. — №. 1. — С. 46–53.
31. Мухин, В. А. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в процессе минерализации древесины / В. А. Мухин, Н. Т. Степанова // Структурно-функциональные взаимосвязи в биогеоценозах Южного Урала. — Свердловск : УНЦ РАН СССР, 1979а. — С. 109–116.
32. Мухин, В. А. Структура флоры базидиальных дереворазрушающих грибов евразийской части Голарктики (СССР) / В. А. Мухин // Микология и фитопатология. — 1978б. — Т. 12, №. 1. — С. 55–60.
33. Мухин, В. А. Флора ксилотрофных базидиальных грибов предлесотундровых редколесий северного Приобья / В. А. Мухин // Микология и фитопатология. — 1987. — Т. 21, №. 2. — С. 130–134.
34. Наумов, Н. А. Грибы Урала / Н. А. Наумов // Зап. Урал. о-ва любителей естествознания. — 1915. — Т. 35, №. 1/3. — С. 1–48.
35. Низовцев, В. А. Физико-географическое природное районирование / В. А. Низовцев, Н. А. Марченко // Большая российская энциклопедия [Электронный ресурс]. — Режим доступа: <https://old.bigenc.ru/geography/text/3039129>.
36. Никадимова, Н. Ф. Краткий обзор болезней и грибной флоры древостоев Верхнего и Среднего Алдана / Н. Ф. Никадимова // Леса Южной Якутии. — М. : Изд-во АН СССР, 1964. — С. 144–147.
37. Никадимова, Н. Ф. О грибных заболеваниях лиственницы и сосны в Юго-Западной Якутии / Н. Ф. Никадимова // Изв. СО АН СССР, сер. Биол. и медицина. — 1967. — №. 10 (130), вып. 2. — С. 98–103.

38. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П. Л. Горчаковский, Е. А. Шурова, М. С. Князев [и др.]. — М. : Наука, 1994. — 525 с.
39. Пармасто, Э. Х. Трутовые грибы севера Советского Союза / Э. Х. Пармасто // Микология и фитопатология. — 1967. — Т. 1, №. 4. — С. 280–286.
40. Петренко, И. А. Макро- и микромицеты лесов Якутии / И. А. Петренко. — Новосибирск : Наука, 1978. — 133 с.
41. Промышленное культивирование съедобных грибов / И. А. Дудка, С. П. Вассер, А. С. Бухало [и др.]. — Киев : Наук. думка, 1978. — 264 с.
42. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / В. Н. Кудеяров, Г. А. Заварзин, С. А. Благодатский [и др.]. — М. : Наука, 2007. — 315 с.
43. Рабинович, М. Л. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов / М. Л. Рабинович, А. В. Болобова, В. И. Кондращенко. — М. : Наука, 2001. — Кн. 1. Древесины и разрушающие ее грибы. — 264 с.
44. Редуценты лесов Южного Приуралья: материалы к микобиоте и энтомофауне Оренбургской области / М. А. Сафонов, А. В. Русаков, В. В. Григорьев [и др.]. — Екатеринбург : УрО РАН, 2007. — 136 с.
45. Рипачек, В. Биология дереворазрушающих грибов / В. Рипачек. — М. : Лес. пром-сть, 1967. — 275 с.
46. Сазанова, Н. А. Макромицеты Магаданской области / Н. А. Сазанова. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2009. — 196 с.
47. Сафонов, М. А. Ксилотрофные грибы на основных лесообразующих породах в Оренбургской области / М. А. Сафонов, Т. И. Сафонова // Междунар. науч.-исслед. журн. — 2023. — №. 4 (130). — Ст. 3. — С. 1–6.
48. Соотношение стабильных изотопов азота в древесных субстратах и дереворазрушающих грибах в лесных экосистемах Западной Сибири / В. А. Мухин, П. Ю. Воронин, Т. А. Веливецкая [и др.] // Экология. — 2014. — №. 6. — С. 469–476.
49. Степанова, Н. Т. Основы экологии дереворазрушающих грибов / Н. Т. Степанова, В. А. Мухин. — М. : Наука, 1979. — 100 с.

50. Степанова-Картавенко, Н. Т. Афиллофоровые грибы Урала / Н. Т. Степанова-Картавенко. — Свердловск : Изд-во АН СССР, 1967. — 296 с.
51. Трутовые грибы Горного Алтая / В. А. Мухин, Х. Кнудсен, Н. В. Ушакова [и др.] // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: материалы междунар. конф., 22–26 сент. 2008 г. — Горно-Алтайск : Горно-Алт. гос. ун-т, 2008. — Ч. 1. — С. 259–263.
52. Урал и Приуралье / ред. И. П. Герасимов. — М. : Наука, 1968. — 462 с.
53. Фракционирование стабильных изотопов азота и углерода в ходе окислительной конверсии органического вещества древесного пула лесных экосистем / В. А. Мухин, П. Ю. Воронин, Т. А. Веливецкая [и др.] // Докл. Рос. Акад. наук. — 2013. — Т. 453, №. 3. — С. 352–353.
54. Чельшева, Л. П. Важнейшие дереворазрушающие грибы в усыхающих ельниках северного Сихотэ-Алиня / Л. П. Чельшева // Сб. тр. ДальНИИЛХ. — 1965. — Вып. 7. — С. 345–355.
55. Шакиров, А. В. Физико-географическое районирование Урала / А. В. Шакиров. — Екатеринбург : УрО РАН, 2011. — 617 с.
56. Яндекс.Карты — ООО «ЯНДЕКС» [Электронный ресурс]. — Режим доступа : <https://maps.yandex.ru/>.
57. A reinterpretation of *Daldinia concentrica* based upon a recently discovered specimen / J. D. Rogers, Y. M. Ju, R. Watling [et al.] // Mycotaxon. — 1999. — Vol. 72. — P. 507–519.
58. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi / P. M. Kirk, P. F. Cannon, D. W. Minter [et al.]. — Wallingford : CAB Inter., 2008. — 771 p.
59. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T. J. White, T. Bruns, S. J. Lee [et al.] // PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications / M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky [et al.] (eds.). — New York : Academic Press, Inc., 1990. — P. 315–322.

60. An oligonucleotide barcode for species identification in *Trichoderma* and *Hypocrea* / I. S. Druzhinina, A. G. Kopchinskiy, M. Komoń [et al.] // *Fungal Genet. Biol.* — 2005. — Vol. 42, №. 10. — P. 813–828.
61. Analysis of chemical constituents of petroleum ether fraction from the fruiting body of *Fomes fomentarius* and its antitumor effect in vitro / D. Du, Y. Chen, X. Chen [et al.] // *Yaowu Fenxi Zazhi.* — 2011. — Vol. 31, №. 2. — P. 261–265.
62. Antibacterial and cytotoxic activities of wild mushroom *Fomes fomentarius* (L.) Fr., Polyporaceae / M. Kolundžić, N. Đ. Grozdanić, M. Dodevska [et al.] // *Industrial Crops and Products.* — 2016. — Vol. 79. — P. 110–115.
63. Anti-infective properties of the melaninglucan complex obtained from medicinal tinder bracket mushroom, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. (Aphyllphoromycetidae) / O. F. Seniuk, L. F. Gorovoj, G. V. Beketova [et al.] // *Intern. J. of Medic. Mushrooms.* — 2011. — Vol. 13, №. 1. — P. 7–18.
64. Anti-inflammatory and anti-nociceptive effects of the methanol extract of *Fomes fomentarius* / Y. M. Park, I. T. Kim, H. J. Park [et al.] // *Biol. & Pharmaceutical Bull.* — 2004. — Vol. 27. — P. 1588–1593.
65. Aphyllphoroid fungi of Sverdlovsk region, Russia: biodiversity, distribution, ecology and the IUCN threat categories / A. G. Shiryayev, H. Kotiranta, V. A. Mukhin [et al.]. — Ekaterinburg : Goshchitskiy Publ., 2010. — 304 p.
66. Assessment of ribosomal large-subunit D1-D2, internal transcribed spacer 1, and internal transcribed spacer 2 regions as targets for molecular identification of medically important *Aspergillus* species / H. P. Hinrikson, S. F. Hurst, T. J. Lott [et al.] // *J. Clin. Microbiol.* — 2005. — Vol. 43, №. 5. — P. 2092–2103.
67. Avise, J. C. Phylogenetics and the origin of species / J. C. Avise, K. Wollenberg // *Proc. Natl. Acad. Sci.* — 1997. — Vol. 94, №. 15. — P. 7748–7755.
68. Badalyan, S. M. The phylogenetic analysis of Armenian collections of medicinal tinder polypore *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes, Polyporaceae) / S. M. Badalyan, E. V. Zhuykova, V. A. Mukhin // *Ital. J. of Mycology.* — 2022. — Vol. 51, №. 1 — P. 23–33.

69. Basic local alignment search tool / S. F. Altschul, W. Gish, W. Miller [et al.] // *J. Mol. Biol.* — 1990. — Vol. 215, №. 3. — P. 403–410.
70. Bernicchia, A. Polyporales s.l. in Italia / A. Bernicchia. — Bologna, 1990. — 584 p.
71. Biodiversity and systematics of basidiomycetous yeasts as determined by large-subunit rDNA D1/D2 domain sequence analysis / J. W. Fell, T. Boekhout, A. Fonseca [et al.] // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* — 2000. — Vol. 50, №. 3. — P. 1351–1371.
72. Bobay, L.-M. Biological species are universal across life's domains / L.-M. Bobay, H. Ochman // *Genome Biol. Evol.* — 2017. — Vol. 9, №. 3. — P. 491–501.
73. Bojin, L.-A. Assessment of antioxidant properties of different *Fomes fomentarius* extracts / L.-A. Bojin // *Farmacia.* — 2020. — Vol. 68, №. 2. — P. 322–328.
74. Breitenbach, J. Fungi of Switzerland / J. Breitenbach, F. Kranzlin. — Switzerland : Verlag Mykologia, 1986. — Vol. 2. — 412 p.
75. Bruns, T. D. Fungal molecular systematics / T. D. Bruns, T. J. White, J. W. Taylor // *Ann. Rev. of Ecology and Systematics.* — 1991. — Vol. 22, №. 1. — P. 525–564.
76. Bruns, T. D. Fungal networks made of humans: UNITE, FESIN and frontiers in fungal ecology / T. D. Bruns, A. E. Arnold, K. W. Hughes // *New Phytologist.* — 2007. — Vol. 177, №. 3. — P. 586–588.
77. Capasso, L. 5300 years ago, the Ice Man used natural laxatives and antibiotics / L. Capasso // *The Lancet.* — 1998. — Vol. 352, №. 9143. — P. 1864.
78. Carbon and oxygen gas exchange in woody debris: the process and climate-related drivers / V. A. Mukhin, D. K. Diyarova, M. L. Gitarskiy [et al.] // *Forests.* — 2021. — Vol. 12, №. 9. — Art. 1156. — P. 1–15.
79. Chemical constituents and antitumor activity of fruiting body of *Fomes fomentarius* / T.-Z. Huang, D.-Y. Du, Y.-Q. Chen [et al.] // *Junwu Xuebao.* — 2012. — Vol. 31. — P. 775–783.

80. Chen, W. Simultaneous increase of mycelial biomass and intracellular polysaccharide from *Fomes fomentarius* and its biological function of gastric cancer intervention / W. Chen, Z. Zhao, Y. Li // *Carbohydrate Polymers*. — 2011. — Vol. 85, №. 2. — P. 369–375.

81. Cohan, F. M. What are bacterial species? / F. M. Cohan // *Ann. Rev. Microbiol.* — 2002. — Vol. 56, №. 1. — P. 457–487.

82. Compositions and anti-tumor activity of *Pyropolyporus fomentarius* petroleum ether fraction in vitro and in vivo / Y. Zhang, Y. Xiao, P. Wang [et al.] // *PLoS One*. — 2014. — Vol. 9, №. 10. — Art. e109599. — P. 1–11.

83. Contrasting ectomycorrhizal fungal communities on the roots of co-occurring oaks (*Quercus* spp.) in a California woodland / H. M. Morris, M. E. Smith, D. M. Rizzo [et al.] // *New Phytologist*. — 2008. — Vol. 178. — P. 167–176.

84. Coy, E. D. Sterol composition of the macromycetefungus *Laetiporus sulphureus* / E. D. Coy, I. J. Nieto // *Chem. Nat. Compd.* — 2009. — V. 45, №. 2. — P. 193–196.

85. Coyne, J. A. *Speciation* / J. A. Coyne, H. A. Orr. — Sunderland, MA : Sinauer Assoc., 2004. — 475 p.

86. Determination of the anti-oxidative activities of six mushrooms / C. Ball, H. Akgul, M. Sevindik [et al.] // *Fresenius Environ. Bull.* — 2017. — Vol. 26, №. 10. — P. 6246–6252.

87. Differential modulation of lipopolysaccharide-induced inflammatory cytokine production by and antioxidant activity of fomentariol in RAW264.7 cells / D.-W. Seo, Y.-J. Yi, M.-S. Lee [et al.] // *Mycobiology*. — 2015. — Vol. 43, №. 4. — P. 450–457.

88. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large datasets / J. Rozas, A. Ferrer-Mata, J. C. Sánchez-DelBarrio [et al.] // *Mol. Biol. Evol.* — 2017. — Vol. 34, №. 12. — P. 3299–3302.

89. Donk, M. A. Revision der Niederländischen Homobasidiomyceteae-Aphyllporaceae. II / M. A. Donk // *Mededeelingen van het botanisch Museum en*

Herbarium van de Rijks Universiteit te Utrecht. — 1933 (а надо 30). — Vol. 9, №. 1. — P. 1–278.

90. European medicinal polypores – a modern view on traditional uses / U. Grienke, M. Zöll, U. Peintner [et al.] // *J. of Ethnopharmacology*. — 2014. — Vol. 154. — P. 564–583.

91. Evidence for methane production by saprotrophic fungi / K. Lenhart, M. Bunge, S. Ratering [et al.] // *Nature Communications*. — 2012. — Vol. 3. — Art. 1046. — P. 1–8.

92. Farr, D. F. *Fungal Databases* / D. F. Farr, A. Y. Rossman; Systematic Mycology and Microbiology Laboratory, ARS, USDA. — 2012. — <http://nt.ars-grin.gov/fungaldatabases/>.

93. Feng, W. Chemical constituents of *Fomes fomentarius* (L. Ex. Fr.) / W. Feng, J. Yang // *Zhongguo Yaoxue Zazhi*. — 2010. — Vol. 45, №. 20. — P. 1528–1530.

94. Fomentarols A-D, sterols from the polypore macrofungus *Fomes fomentarius* / Y. Zang, J. Xiong, W. Z. Zhai [et al.] // *Phytochemistry*. — 2013. — Vol. 92. — P. 137–145.

95. *Fomes fomentarius* and *F. inzegae* – a comparison of their decay patterns on beech wood / V. Cristini, P. Nop, J. Zlámál [et al.] // *Microorganisms*. — 2023. — Vol. 11, №. 3. — Art. 679. — P. 1–13.

96. *Fomes fomentarius* and *Tricholoma anatolicum* (Agaricomycetes) Extracts Exhibit Significant Multiple Drug-Resistant Modulation Activity in Drug-Resistant Breast Cancer Cells / H. H. Doğan, M. D. Kars, Ö. Özdemir [et al.] // *Intern. J. of Medical Mushrooms*. — 2020. — Vol. 22, №. 2. — P. 105–114.

97. *Fomes fomentarius* ethanol extract exerts inhibition of cell growth and motility induction of apoptosis via targeting AKT in human breast cancer MDA-MB-231 cells / S. O. Lee, M. H. Lee, K. R. Lee [et al.] // *Int. J. Mol. Sci.* — 2019. — Vol. 20, №. 5. — Art. 1147. — P. 1–13.

98. *Fomes inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke en la Península Ibérica / I. Garrido-Benavent, J. M. Velasco, M. Á. Pérez-De-Gregorio [et al.] // *Butll. Soc. Micol. Valenciana*. — 2020. — Vol. 24. — P. 151–171.
99. Fries, E. M. *Systema Mycologicum* / E. M. Fries. — Lundae : Ex Officina Berlingiana, 1821. — 520 p.
100. Fries, E. *Summa vegetabilium Scandinaviae. Sectio posterior* / E. Fries. — Stockholm : A. Bonnier, 1849. — 505 p.
101. Fujisawa, T. Delimiting species using single-locus data and the generalized mixed yule coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets / T. Fujisawa, T. G. Barraclough // *Systematic Biology*. — 2013. — Vol. 62, №. 5. — P. 707–724.
102. Fungal community analysis by large scale sequencing of environmental samples / H. E. O'Brian, J. L. Parrent, J. A. Jackson [et al.] // *Applied and Environmental Microbiology*. — 2005. — Vol. 71, №. 9. — P. 5544–5550.
103. Fungal strain matters: colony growth and bioactivity of the European medicinal polypores *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola* and *Piptoporus betulinus* / P. Dresch, M. N. D'Agüano, K. Rosam [et al.] // *AMB Express*. — 2015. — Vol. 5, №. 1. — P. 1–14.
104. *Fungi on plants and plant products in the United States* / D. F. Farr, G. F. Bills, G. P. Chamuris [et al.]. — St. Paul, Minnesota: APS Press, 1989. — 1252 p.
105. Gardes, M. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts / M. Gardes, T. D. Bruns // *Mol. Ecol.* — 1993. — Vol. 2, №. 2. — P. 113–118.
106. GBIF: The Global Biodiversity Information Facility [Electronic resource]. — Режим доступа : [www.gbif.org](http://www.gbif.org).
107. GenBank / D. A Benson, M. Cavanaugh, K. Clark [et al.] // *Nucleic Acids Res.* — 2013. — Vol. 41. — P. D36–42.
108. Genetic and plant host differences of *Fomes fomentarius* in selected parts of Southern Europe / K. Náplavová, J. Gáper, S. Gáperová [et al.] // *Plant Biosystems*. — 2020. — Vol. 154, №. 1. — P. 125–127.



109. Genetic variability in *Fomes fomentarius* reconfirmed by translation elongation factor 1- $\alpha$  DNA sequences and 25S LSU rRNA sequences / P. Pristas, S. Gáperova, J. Gáper [et al.] // *Biologia*. — 2013. — Vol. 68, №. 5. — P. 816–820.
110. Gilbertson, R. L. North American Polypores / R. L. Gilbertson, L. Ryvarden. — Oslo : Fungiflora, 1986. — Vol. 1: Abortiporus-Lindtneria — 433 p.
111. Gilbertson, R. L. Wood-rotting fungi of North America / R. L. Gilbertson // *Mycologia*. — 1980. — Vol. 72, №. 1. — P. 1–49.
112. Google.Maps — Google LLC [Electronic resource]. — Режим доступа : <https://www.google.com/maps/>.
113. Heilmann-Clausen, J. Distribution patterns of wood-decay basidiomycetes at the landscape to global scale. Chap. 14 / J. Heilmann-Clausen, L. Boddy // *British Mycological Soc. Symp. Ser.* — 2008. — Vol. 28. — P. 263–275.
114. High-coverage ITS primers for the DNA-based identification of ascomycetes and basidiomycetes in environmental samples / H. Toju, A. S. Tanabe, S. Yamamoto [et al.] // *PLoS One*. — 2012. — Vol. 7, №. 7. — Art. e40863. — P. 1–11.
115. How to resolve cryptic species of polypores: an example in *Fomes* / U. Peintner, R. Kuhnert-Finkernagel, V. Wille [et al.] // *IMA Fungus*. — 2019. — Vol. 10, №. 17. — P. 1–21.
116. Immunomodulatory effects of *Fomes fomentarius* polysaccharides: an experimental study in mice / H. L. Gao, L. S. Lei, C. L. Yu [et al.] // *Nan Fang Yi Ke Da Xue Xue Bao*. — 2009. — Vol. 29, №. 3. — P. 458–461.
117. Improving taxonomic delimitation of fungal species in the age of genomics and phenomics / A. Stengel, K. M. Stanke, A. C. Quattrone [et al.] // *Front. Microbiol.* — 2022. — Vol. 13. — Art. 847067. — P. 1–10.
118. In vitro antioxidant activity of some extracts obtained from agaricus bisporus brown, *Pleurotus ostreatus* and *Fomes fomentarius* / C. Mircea, O. Cioanca, C. Iancu [et al.] // *Farmacia*. — 2015. — Vol. 63. — P. 927–933.
119. Index Fungorum — CABI Bioscience [Electronic resource]. — Режим доступа : [www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org).

120. Internal transcribed spacer sequencing versus biochemical profiling for identification of medically important yeasts / D. E. Ciardo, G. Schär, E. C. Böttger [et al.] // *J. Clin. Microbiol.* — 2006. — Vol. 44, №. 1. — P. 77–84.

121. Intraspecific ITS variability in the kingdom Fungi as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification / R. H. Nilsson, E. Kristiansson, M. Ryberg [et al.] // *Evol. Bioinformatics.* — 2008. — Vol. 4. — P. 193–201.

122. Introducing ribosomal tandem repeat barcoding for fungi / C. Wurzbacher, E. Larsson, J. Bengtsson-Palme [et al.] // *Mol. Ecol. Res.* — 2019. — Vol. 19, №. 1. — P. 118–127.

123. Isolation and quantitative determination of ergosterol peroxide in various edible mushroom species / W. Krzyczkowski, E. Malinowska, P. Suchocki [et al.] // *Food Chemistry.* — 2009. — Vol. 113. — P. 351–355.

124. Ito, H. Antitumor polysaccharide fraction from the culture filtrate of *Fomes fomentarius* / H. Ito, M. Sugiura, T. Miyazaki // *Chem. Pharm. Bull.* — 1976. — Vol. 24, №. 10. — P. 2575.

125. Izzo, A. D. Detection of plot-level changes in ectomycorrhizal communities in an old-growth mixed conifer forest / A. D. Izzo, J. Agbowo, T. D. Bruns // *New Phytologist.* — 2005. — Vol. 166. — P. 619–629.

126. Jülich, W. Basidiomyceten. Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze / W. Jülich. — Jena: VEB Gustav Fisher Verlag, 1984. — 626 p. — (Kleine Kryptogamenflora ; Bd. 2 b/1, 1. Teil.).

127. Kim, S. H. Apoptotic properties of polysaccharide isolated from fruiting bodies of medicinal mushroom *Fomes fomentarius* in human lung carcinoma cell line / S. H. Kim, R. Jakhar, S. C. Kang // *Saudi J Biol Sci.* — 2015. — Vol. 22, №. 4. — P. 484–490.

128. Kimura, M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // *J. Mol. Evol.* — 1980. — Vol. 16, №. 2. — P. 111–120.

129. Kotiranta, H. Aphylophoroid fungi (Basidiomycota) of Tuva Republic, southern Siberia Russia / H. Kotiranta, A. G. Shiryaev, V. Spirin // *Folia Cryptog. Estonica*. — 2016. — Vol. 53. — P. 51–64.
130. Kotlaba, F. Common polypores (Polyporales s. l.) collected on uncommon hosts / F. Kotlaba // *Czech Mycology*. — 1997. — Vol. 49, №. 3/4. — P. 169–188.
131. Kumar, S. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets / S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura // *Mol. Biol. Evol.* — 2016. — Vol. 33. — P. 1870–1874.
132. Lécureu, C. Nomenclatural novelties / C. Lécureu, R. Courtecuisse, P.-A. Moreau // *Index Fungorum*. — 2019. — Vol. 384. — P. 1–2.
133. Lee, J.-S. Effects of *Fomes fomentarius* supplementation on antioxidant enzyme activities, blood glucose, and lipid profile in streptozotocin-induced diabetic rats / J.-S. Lee // *Nutrition Res.* — 2005. — Vol. 25. — P. 187–195.
134. Linnaeus, C. *Species Plantarum* / C. Linnaeus. — Stockholm: Impensis Laurentii Salvii, 1753. — Vol. 2. — 1176 p.
135. Matute, S. Fungal species boundaries in the genomics era / D. R. Matute, V. E. Sepúlveda // *Fungal Genetics and Biology*. — 2019. — Vol. 131. — Art. 103249. — P. 1–9.
136. McCormick, M. A. Geography and hosts of the wood-decay fungi *Fomes fasciatus* and *Fomes fomentarius* in the United States / M. A. McCormick, M. A. Cubeta, L. F. Grand // *Nort. Amer. Fungi*. — 2013. — Vol. 8, №. 2. — P. 1–53.
137. McDonald, J. A. *Fomes fomentarius* (Linn) Gill. (*Ungulina fomentaria* (Linn.) Pat.) on birch in Scotland / J. A. McDonald // *Transactions of the British Mycological Soci.* — 1938. — Vol. 32, №. 3. — P. 396–408.
138. Medicinal value and taxonomy of the tinder polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes): a review / J. Gáper, S. Gáperova, P. Pristas [et al.] // *Int. J. Med. Mushrooms*. — 2016. — Vol. 18, №. 10. — P. 851–859.
139. Methyl 9-Oxo-(10E,12E)-octadecadienoate isolated from *Fomes fomentarius* attenuates lipopolysaccharide-induced inflammatory response by blocking

phosphorylation of STAT3 in murine macrophages / J. H. Choe, Y. J. Yi, M. S. Lee [et al.] // *Mycobiology*. — 2015. — Vol. 43, №. 3. — P. 319–326.

140. Meyer, G. F. W. *Primitiae Florae Essequeboensis* / G. F. W. Meyer. — Gottingen, 1818. — 316 p.

141. Mining metadata from unidentified ITS sequences in GenBank: a case study in *Inocybe* (Basidiomycota) / M. Ryberg, R. H. Nilsson, E. Kristiansson [et al.] // *BMC Evolutionary Biology*. — 2008. — Vol. 8. — P. 50–64.

142. Morphological variability of *Fomes fomentarius* basidiomata based on literature data / S. Gáperová, J. Gáper, T. Beck [et al.] // *Ann. Univ. Paedagogicae Cracoviensis Studia Naturae*. — 2016. — Vol. 1. — P. 42–51.

143. Mukhin, V. A. Basidiospore germination and conidial stages in the life cycles of *Fomes fomentarius* and *Fomitopsis pinicola* (Fungi, Polyporales) / V. A. Mukhin, A. A. Votintseva // *Polish Botanical J.* — 2002. — Vol. 47, №. 2. — P. 265–272.

144. Mukhin, V. A. Eco-physiological adaptations of the xylotrophic basidiomycetes fungi to CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> mode in the woody habitat / V. A. Mukhin, D. K. Diyarova // *J. of Fungi*. — 2022. — Vol. 8, №. 12. — Art. 1296. — P. 1–12.

145. Mukhin, V. A. Genetic variability of the medicinal tinder bracket polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes), from the Asian Part of Russia / V. A. Mukhin, E. V. Zhuykova, S. M. Badalyan // *Int. J. Med. Mushrooms*. — 2018. — Vol. 20, №. 6. — P. 561–568.

146. Mukhin, V. A. Polypore (Aphyllophorales, Basidiomycetes) studies in Russia. 2. Central Urals / V. A. Mukhin, H. Kotiranta, N. Ushakova // *Ann. Botanici Fennici*. — 2007. — Vol. 44. — P. 103–127.

147. Multiple Sequence Alignment — EMBL-EBI [Electronic resource]. — Режим доступа : <https://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalo/>.

148. Nei, M. *Molecular Evolution and Phylogenetics* / M. Nei, S. Kumar. — New York : Oxford Univ. Press, 2000. — 350 p.

149. Nordic Macromycetes / O. Hansen, H. Knudsen, H. Dissing [et al.]. — Copenhagen : Nordsvamp, 1997. — Vol. 3: heterobasidioid, aphyllorphoroid and gastromycetoid Basidiomycetes — 444 p.
150. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi / C. L. Schoch, K. A. Seifert, S. Huhndorf [et al.] // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 2012. — Vol. 109, №. 16. — P. 6241–6246.
151. Optimization for the production of exopolysaccharide from *Fomes fomentarius* in submerged culture and its antitumor effect in vitro / W. Chen, Z. Zhao, S.-F. Chen [et al.] // Bioresource Technology. — 2008. — Vol. 99, №. 8. — P. 3187–3194.
152. Parmasto, E. Studies on Yakutian Fungi. 3 Polypores. Poriaceae s. l. / E. Parmasto // Eesti NSV Teaduste. Akad. Toimetised. Biol. — 1977. — T. 26, №. 1. — C. 15–28.
153. Peintner, U. Ethnomycological remarks on the Iceman's fungi / U. Peintner, R. Pöder // The Iceman and His Natural Environment. — Vienna : Springer, 2000. — P. 143–150.
154. Peintner, U. The Iceman's fungi / U. Peintner, R. Pöder, T. Pümpel // Mycological Research. — 1998. — Vol. 102. — P. 1153–1162.
155. Phylogenetic and phenotypic characterization of *Fomes fasciatus* and *Fomes fomentarius* in the United States / A. M. McCormick, F. L. Grand, D. J. Post [et al.] // Mycology. — 2013. — Vol. 105, №. 6. — P. 1525–1534.
156. Phylogeography of the ectomycorrhizal *Pisolithus* species as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences / F. Martin, J. Díez, B. Dell [et al.] // New Phytol. — 2002. — Vol. 153. — P. 345–357.
157. Pilát, A. Atlas des Champignons de l'Europe / A. Pilát. — Praha : Chez les éditeurs, 1941. — T. 3. Polyporaceae. — 344 p.
158. Polypore (Aphyllorphorales, Basidiomycetes) studies in Russia 1. South Ural / H. Kotiranta, V. A. Mukhin, N. Ushakova [et al.] // Ann. Botanici Fennici. — 2005. — Vol. 42. — P. 427–451.

159. Polypore fungi of Caucasian alder as a source of antioxidant and antitumor agents / V. Payamnoor, M. R. Kavosi, J. Nazari // *J. For. Res.* — 2020. — Vol. 31, №.4. — P. — 1381–1390.
160. Purification, characterization and antitumor activity of polysaccharides extracted from *Phellinus igniarius* mycelia / S. C. Li, X. M. Yang, H. L. Ma [et al.] // *Carbohydrate Polymers.* — 2015. — Vol. 133. — P. 24–30.
161. Relationships among North American and Japanese *Laetiporus* isolates inferred from molecular phylogenetics and single-spore incompatibility reactions / M. T. Banik, D. L. Lindner, Y. Ota [et al.] // *Mycologia.* — 2010. — Vol. 102, №. 4. — P. 911–917.
162. Rogers, R. *The fungal pharmacy: the complete guide to medicinal mushrooms and lichens of North America* / R. Rogers. — USA : North Atlantic Books, 2011. — 608 p.
163. Rösecke, J. Constituents of various wood-rotting basidiomycetes / J. Rösecke, W. A. König // *Phytochemistry.* — 2000. — Vol. 54. — P. 603–610.
164. Ryvarden, L. *European Polypores* / L. Ryvarden, R. L. Gilbertson. — Oslo : Fungiflora, 1993. — Pt 1 (*Abortiporus-Lindtneria*) — 387 p.
165. Schmidt, O. *Wood and Tree Fungi. Biology, Damage, Protection, and Use* / O. Schmidt. — Berlin ; Heidelberg : Springer, 2006. — 334 p.
166. Shedding light on the grey zone of speciation along a continuum of genomic divergence / C. Roux, C. Fraïsse, J. Romiguier [et al.] // *PLoS Biol.* — 2016. — Vol. 14, №. 12 — Art. e2000234. — P. 1–22.
167. Smith, M. E. Ectomycorrhizal community structure in a xeric *Quercus* woodland based on rDNA sequence analysis of sporocarps and pooled roots / M. E. Smith, G. W. Douhan, D. M. Rizzo // *New Phytologist.* — 2007. — Vol. 174. — P. 847–863.
168. Stamets, P. *Mycelium running: how mushrooms can help save the world* / P. Stamets. — Berkeley, CA : Ten Speed Press, 2005. — 356 p.
169. Structural characterization and determination of biological activities for different polysaccharides extracted from tree mushroom species / E. Deveci, F. Çayan,

G. Tel-Çayan [et al.] // *J. Food. Biochem.* — 2019. — Vol. 43, №. 9. — Art. e12965. — P. 1–13.

170. Suay, I. Screening of basidiomycetes for antimicrobial activities / I. Suay, F. Arenal, F. J. Asensio [et al.] // *Antonie van Leeuwenhoek.* — 2000. — Vol. 78, №. 2. — P. 129–139.

171. Taylor, J. W. Evolution of human-pathogenic fungi: phylogenies and species / J. W. Taylor // *Molecular principles of fungal pathogenesis* / J. Heitman, S. G. Filler, J. E. Edwards (eds.). — Washington : ASM, 2006. — P. 113–132.

172. Taylor, J. W. Toward sequence-based classification of Fungal species / J. W. Taylor, D. S. Hibbett // *IMA Fungus.* — 2014. — Vol. 4, №. 2. — P. 33–34.

173. The biology of speciation / J. M. Sobel, G. F. Chen, L. R. Watt [et al.] // *Evolution.* — 2010. — Vol. 64, №. 2. — P. 295–315.

174. The major sterols from 3 species of Polyporaceae / D. Kac, G. Barbieri, M. R. Falco [et al.] // *Phytochemistry.* — 1984. — Vol. 23. — P. 2686–2687.

175. The occurrence and rapid discrimination of *Fomes fomentarius* genotypes by ITS-RFLP analysis / J. Judova, K. Dubikova, S. Gaperova [et al.] // *Fungal Biol.* — 2012. — Vol. 116. — P. 155–160.

176. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi / U. Kõljalg, R. H. Nilsson, K. Abarenkov [et al.] // *Mol. Ecol.* — 2013. — Vol. 22, №. 21. — P. 5271–5277.

177. Walker, J. F. Seasonal dynamics of ectomycorrhizal fungus assemblages on oak seedlings in the southeastern Appalachian Mountains / J. F. Walker, O. K. Miller, J. L. Horton // *Mycorrhizia.* — 2008. — Vol. 19. — P. 123–132.

178. Wasser, S. P. Medicinal properties of substances occurring in higher Basidiomycetes mushrooms: current perspectives (Review) / S. P. Wasser, A. L. Weis // *Int J Med Mushr.* — 1999a. — Vol. 1, №. 1. — P. 31–62.

179. Wasser, S. P. Review of medicinal mushrooms advances: good news from good allies / S. P. Wasser // *Herbal Gram.* — 2002. — Vol. 56. — P. 28–33.

180. Wasser, S. P. Therapeutic effects of substances occurring in higher Basidiomycetes mushrooms: A modern perspective / S. P. Wasser, A. L. Weis // *Crit. Rev. Immunol.* — 1999b. — Vol. 19, №. 1. — P. 65–96.

181. Xu, J. Fungal DNA barcoding / J. Xu // *Genome.* — 2016. — Vol. 59, №. 11. — P. 913–932.

182. Zhukoff, E. A. Aphyllophorales (Basidiomycetes) from Central Siberia / E. A. Zhukoff // *Mycotaxon.* — 1995. — Vol. 53. — P. 437–445.

183. Zhuykova, E. *Fomes fomentarius* in the Urals and adjacent territories from the Institute of Plant and Animal Ecology herbaria / E. Zhuykova, V. Mukhin [Electronic resource]. — Ekaterinburg, 2021. — Режим доступа : <https://doi.org/10.15468/xnqzar>.



**ПРИЛОЖЕНИЯ**

## ПРИЛОЖЕНИЕ А

## Справка о внедрении результатов диссертационной работы



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение  
высшего образования «Уральский федеральный университет  
имени первого Президента России Б.Н. Ельцина» (УрФУ)  
Институт естественных наук и математики

ул. Куйбышева, 48а, г. Екатеринбург,  
620026 тел.: +7 (343) 389-97-03

ул. Тургенева, 4, г. Екатеринбург, 620075  
тел.: +7 (343) 389-94-67  
e-mail: insma@urfu.ru, http://insma.urfu.ru

29.09.2023 в 33.15-05/2-187



УТВЕРЖДАЮ

Проректор по науке УрФУ

д. ф.-м. н.

Германенко А.В.

Справка

о внедрении в учебный процесс кафедры биоразнообразия и биоэкологии Института естественных наук и математики УрФУ результатов кандидатской диссертационной работы Жуйковой Елены Викторовны «Состав и экологические особенности филогенетических линий *Fomes fomentarius* (L.) Fr. в Северной Азии».

Результаты диссертационной работы: сведения о составе и таксономическом ранге филогенетических линий настоящего трутовика *Fomes fomentarius* (L.) Fr. на Урале и в азиатской части России, их географическом распространении, экологических особенностях внедрены в учебный процесс Института естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина при изучении дисциплин «Альгология и микология» и «Экологическая физиология грибов».

Директор  
Института естественных наук и математики УрФУ

к. ф.-м. н.



Рогожин С.А.

## ПРИЛОЖЕНИЕ Б

## Сведения о лекарственных свойствах настоящего трутовика

Таблица Б.1 – Лекарственных свойства экстрактов и веществ из базидиокарпов настоящего трутовика

Биоактивный компонент	Свойства	Источники
водный экстракт	антибактериальные, антиоксидантные, гипогликемические, противовирусные	Bojin [2020]; Doğan et al., [2018]; Antibacterial and cytotoxic..., [2016]
метанольный экстракт	антибактериальные, антиоксидантные, антиноцицептивные, противовоспалительные, обращающие множественную лекарственную устойчивость раковых клеток	Bojin [2020]; <i>Fomes fomentarius</i> and... [2020]; Antibacterial and cytotoxic..., [2016]; Purification, characterization and..., [2015]; In vitro antioxidant ..., [2015]; Anti-inflammatory and anti-nociceptive..., [2004]; Polypore fungi of... [2020]
экстракт петролейного эфира	антиоксидантные, противоопухолевые	Bojin [2020]; Compositions and anti-tumor..., [2014]
общая фракция полисахаридов	антиоксидантные	Structural characterization and..., [2019]

Биоактивный компонент	Свойства	Источники
неочищенные внеклеточные полисахариды	противоопухолевые, гипогликемические	Immunomodulatory effects of... [2009]; Lee [2005]
внутриклеточные полисахариды	противоопухолевые	Chen et al. [2011]
этанольный экстракт	антибактериальные, антимикотические, антиоксидантные, противоопухолевые	Bojin [2020]; Determination of the... [2017]; Fungal strain matters..., [2015]; <i>Fomes fomentarius</i> ethanol extract..., [2019]; Polypore fungi of... [2020]
(+) -бетулин	противоопухолевые	Chemical constituents and... [2012]
(22E)-эргоста-7,22-диен-3-он	противоопухолевые	Analysis of chemical... [2011]; Chemical constituents and... [2012]; Rösecke and König [2000]
(22E,24R)-эргоста-7,22-диен-3 $\beta$ ,5 $\alpha$ ,6 $\alpha$ ,9 $\alpha$ -тетрол	цитотоксические (сл)	Fomentarols A-D, sterols... [2013]
(22E,24R)-эргоста-7,9(11),22-триен-3 $\beta$ ,5 $\alpha$ ,6 $\beta$ -триол	цитотоксические (н)	Fomentarols A-D, sterols... [2013]

Биоактивный компонент	Свойства	Источники
(3E)-4-(3,4-дигидроксиарокифенил)-3-бутен-2-он	–	Feng and Yang [2010]; The major sterols... [1984]
CAS no. 1444001-94-8	цитотоксические (н)	Fomentarols A-D, sterols... [2013]
5 $\alpha$ -эргост-7-ен-3-он	–	Rösecke and König [2000]
6-Эпицервистерол	–	Fomentarols A-D, sterols... [2013]
CAS no. 1444001-91-5	цитотоксические (сл)	Fomentarols A-D, sterols... [2013]
CAS no. 1444001-92-6	цитотоксические (н)	Fomentarols A-D, sterols... [2013]
CAS no. 1444001-93-7	цитотоксические (сл)	Fomentarols A-D, sterols... [2013]
МФКФ-АР1 $\beta$	противоопухолевые	Kim et al. [2015]
$\beta$ -ситостерол	–	Feng and Yang [2010]
$\Delta$ 7-эргостенол	противоопухолевые	Chemical constituents and... [2012]
бетулин 28-О-ацетат	противоопухолевые	Chemical constituents and... [2012]
Дафнетин	противоопухолевые	Chemical constituents and... [2012]
метил 9-оксо-(10E,12E)-октадекадиеноат	противовоспалительны е	Methyl 9-Oxo-(10E,12E)-octadecadienoate isolated... [2015]

Биоактивный компонент	Свойства	Источники
пероксид эргостерола	цитотоксические (н), противоопухолевые	Feng and Yang [2010]; Chemical constituents and... [2012]; Isolation and quantitative... [2009]; Rösecke and König [2000]; Fomentarols A-D, sterols... [2013]
протокатехуальдегид	—	Feng and Yang [2010]
туберозид	цитотоксические (ср)	Fomentarols A-D, sterols... [2013]
фангистеролинолеат	—	Rösecke and König [2000]
фоментариол	антиоксидантные, гипогликемические	Differential modulation of... [2015]
церевистерол	цитотоксические (н)	Fomentarols A-D, sterols... [2013]; Coy and Nieto [2009]

Примечание: «—» – данные отсутствуют либо не приводятся, н – активность отсутствует, сл – активность слабая, ср – активность средняя

## ПРИЛОЖЕНИЕ В

Описание датасета «*Fomes fomentarius* in the Urals and adjacent territories from the Institute of Plant and Animal Ecology herbaria»

**Описание (Description)**

Комплексное изучение дереворазрушающего гриба *Fomes fomentarius* (L.) Fr. на Урале требует структурирования и публикации исходных данных. В датасете представлена информация о гербарных образцах *Fomes fomentarius* (L.) Fr. (Agaricomycetes, Polyporaceae), собранных под руководством профессора, д.б.н. В. А. Мухина и хранящихся в коллекциях Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия). В ней обобщены наблюдения с 1950 по 2021 гг. с территорий Среднего и Южного Урала, а именно Свердловской, Челябинской, Оренбургской, Курганской областей, Республики Башкортостан, Пермского края, Ямало-Ненецкого автономного округа Российской Федерации и Костанайской области Республики Казахстан. В настоящее время датасет насчитает 248 записей. Данные получены с гербарных этикеток. Каждая запись имеет географическую привязку. Коллекцию планируется пополнить в дальнейшем.

**Временные рамки (Temporal scope)**

1950–2021 гг.

**Географический охват (Geographic scope)**

Средний Урал — самая низкая часть Уральских гор. Он представляет собой пенеппен с обособленными пиками и гребнями (средняя высота 700–800 м, редко выше). Ширина горной полосы достигает 25–30 км, с предгорьями – 80–90 км. С запада к горам примыкает холмистое Предуралье. Для Зауралья характерны пологие холмы и горы, а также системы озер и болот в северной его части.

Климат континентальный. Средняя температура января  $-18^{\circ}\text{C}$ , средняя температура июля  $+18^{\circ}\text{C}$ . На востоке выпадает 400–500 мм осадков в год, на юго-востоке – до 380 мм, на севере – до 700 мм.

Западные склоны покрыты преимущественно пихтовыми (*Abies sibirica* Ledeb.) и еловыми (*Picea obovata* Ledeb.) лесами (темнохвойная тайга), а восточные склоны – лесами с преобладанием сосны (*Pinus sylvestris* L.) с примесью лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), березы (*Betula spp.* L.) и осина (*Populus tremula* L.). Лишь некоторые вершины возвышаются над верхней границей леса, на которых можно отметить полосу угнетенных деревьев, в том числе березового криволесья. На юго-востоке есть участки лесостепи.

Южный Урал — южная и самая широкая горная система Уральских гор. Самая высокая его вершина – гора Ямантау (1640 м). Южный Урал расширяется до 250 км за счет примыкания широких предгорий. Рельеф состоит из разновысоких хребтов, расчлененных долинами.

Климат находится между умеренно и резко континентальным. Средняя температура января от  $-15$  до  $-18^{\circ}\text{C}$ , средняя температура июля  $+19^{\circ}\text{C}$ . Количество осадков колеблется от 350 до 700–800 мм в год. Осадки распределяются неравномерно: их выпадает больше (550–650 мм) на западных (наветренных) склонах и меньше (400–450 мм) – на восточных (подветренных).

На западных склонах на высоте 250–650 м распространены хвойно-широколиственные леса южной тайги. Наиболее распространены сосновые (*Pinus sylvestris*) и леса умеренного пояса. На западе горнолесной зоны широко распространены умеренные широколиственные леса. Отчетливо прослеживается высотная поясность. Уровень темнохвойных лесов простирается до высоты 1100 м над уровнем моря. В его нижней полосе преобладают пихтово-еловые леса, среди которых встречаются лиственнично-сосновые леса. Там, где были вырублены основные породы, выросли осиново-березовые леса. Выше – переходный уровень и горная тундра, вершины – каменистые россыпи.



Равнинные районы Зауралья делятся на лесостепную и степную зоны. На юге луговые и разнотравно-злаковые степи чередуются с сосновыми лесами, сосново-березовыми колками и березняками.

### **Таксономические рамки (Taxonomic scope)**

Царство: Fungi

Тип: Basidiomycota

Класс: Agaricomycetes

Порядок: Polyporales

Семейство: Polyporaceae

Вид: *Fomes fomentarius*

### **Методология (Methodology)**

#### ***Объем исследования (Study extent)***

Набор данных содержит информацию о плодовых телах, идентифицированных как настоящий трутовик (*Fomes fomentarius* (L.) Fr., 1849), собранных на территории, преимущественно, Среднего и Южного Урала. Отбор проб в основном проводился на территории Свердловской, Челябинской, Оренбургской, Курганской областей, Пермского края, Республики Башкортостан Российской Федерации и Костанайской области Республики Казахстан. Представлены также единичные находки из Ямало-Ненецкого автономного округа Российской Федерации. Большое внимание уделяется изучению урбанизированных территорий, в том числе городским кварталам, а также паркам и лесопаркам. Данные включает информацию из трех разных источников. Первая часть представляет собой оцифрованные данные гербария Института экологии растений и животных (акроним SVER), собранные с 1950 по 2002 гг. в основном исследовательской группой профессора, д.б.н. Н. Т. Степановой-Картавенко. Вторую часть составляют гербарные образцы из коллекции профессора, д.б.н. В. А. Мухина, собранные в экспедициях с 1994 по

2002 гг. Третью часть составляют коллекции В. А. Мухина и Е. В. Жуйковой с 2019 по 2021 гг., которые пополняются в настоящее время.

### ***Отбор образцов (Sampling)***

Данные гербарных этикеток, предварительно оцифрованные сотрудниками Музея ИЭРиЖ, а также реконструированные координаты и их принадлежность к административно-территориальным единицам хранятся в формате таблиц Microsoft Excel. Из такой единого массива данных была сделана выборка по названию вида и названиям крупных административно-территориальных единиц, расположенных на территории Среднего и Южного Урала. Прилегающие территории также были включены.

В экспедициях по России В. А. Мухин собирал ксилотрофные грибы преимущественно маршрутным учетным методом. Каждое плодовое тело было снабжено полевой и/или постэкспедиционной этикеткой. Гербарий хранится в коробках по принципу одного региона и одного года (например, Южный Урал 2002 г.). Скрининговый поиск плодовых тел *Fomes fomentarius* по диагностическим макроморфологическим признакам (Ryvarden, Gilbertson, 1993) был предпринят для коробок, принадлежащих исследуемым территориям. Поиск проводился трижды разными людьми.

Отбор проб с 2018 г. проводили маршрутным методом, с гербаризацией по Mueller et al. (2004). Сборщики следили за охватом и равномерным распределением проб по площади лесопарков и городов.

### ***Контроль качества (Quality Control)***

Авторы рассматривают *Fomes fomentarius* в границах *Fomes fomentarius sensu lato*. Верификацию провел профессор, д.б.н. В. А. Мухин. Координаты гербарных образцов SVER были установлены заведующей Музеем Н. Г. Ерохиным при первоначальной оцифровке. Координаты остальных находок были либо определены в момент сбора плодового тела с помощью GPS-навигатора, либо реконструированы по географическим названиям, полевым

журналам и с помощью сервисов Google.Maps ([google.ru/maps/](http://google.ru/maps/)) и Яндекс.Карты ([yandex.ru/maps](http://yandex.ru/maps)). В приоритете были данные коллекционеров. Окончательная проверка с географической привязкой была проведена сборщиками.

***Описание последовательности шагов (Step Description):***

1. На первом этапе данные этикеток, полевого журнала и вся дополнительная информация о плодовом теле агрегировалась в таблицу Microsoft Excel;

2. На втором этапе таблица была преобразована в соответствии с форматом DarwinCore. Особое внимание уделялось сохранению исходных данных;

3. Исходная информация о дате сохраняется в «verbatimEventDate», затем преобразуется в «eventDate» с пояснениями в «eventRemarks»;

4. В поле «RecordedBy» перечислены сборщики в порядке убывания их вклада;

5. В поле «IdentifiedBy» исследователи перечислены в порядке убывания приоритета идентификации и проверки;

6. Поле «OccurrenceRemarks» содержит примечания о субстрате и/или информацию с этикетки гербария в исходном виде. Информация из этого поля разделяется и перераспределяется в «Habitat» и «AssociatedTaxa», в ряде случаев оставляются только в исходном виде (например, о состоянии субстрата: пень, молодое дерево, сухое дерево);

7. Поле «AssociatedTaxa» содержит информацию о субстрате (host), авторское определение которого сохранено, названия систематических единиц проверены Species Matching (<https://www.gbif.org/tools/species-lookup>) и приведены в соответствии с The GBIF Backbone Taxonomy;

8. Образцы, координаты которых были определены в полевых условиях с помощью GPS-навигатора Garmin GPSmap, имеют соответствующую запись в «georeferenceSources». Их координаты взяты в исходном виде и округлены до 0,0001;

9. Координаты, восстановленные с помощью сервиса Google.Maps (<https://www.google.ru/maps/>) по данным гербарных этикеток и полевых журналов, сверялись с опубликованными данными, а также сборщиками;

10. Координаты образцов из гербария SVER были установлены при первичной оцифровке заведующим Музеем Н. Г. Ерохиным; координаты были переведены из Градусов Минут Секунд в десятичные значения;

11. Дополнительные комментарии коллекторов о координатах приведены в «georeferenceRemarks»;

12. В «georeferencedBy» указаны все исследователи, внесшие вклад в определение координат, в порядке убывания их вклада, в конце указан рецензент;

13. «stateProvince» и «county» заполняются согласно административно-территориального деления России и Казахстана, определение принадлежности к округу осуществлялось с помощью сервиса Яндекс.Карты (<https://yandex.ru/maps/>);

14. «VerbatimLocality» содержит оригинальную запись о местоположении с этикетки гербария или из полевого журнала. Его расшифровка дана в «locality»;

15. «CatalogNumber» содержит номера внутренней гербарной системы Е. В. Жуйковой или номер в гербарии SVER (запятая нужна для обозначения номера образца из нескольких в коробке с одним гербарным номером);

16. «OtherCatalogNumbers» содержит информацию о номерах в других системах, используемых авторами для перепроверки и дополнительной проверки.

### **Библиография (Bibliography)**

1. Ryvarden L., Gilbertson R.L. (1993) European Polypores. Part. 1 (Abortiporus-Lindtneria). Fungiflora: Oslo, Norway. 387 p.
2. Mueller G.M., Bills G.F., Foster M.S. (2004) Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods. Elsevier. 777 p.

## ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Сведения об образцах настоящего трутовика, использованных для молекулярно-генетических исследований

Таблица Г.1 – Сводные данные о плодовых телах и полученных из них последовательностях

Номер		Дата сбора	Место сбора			Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион		
Урал							
ИРАЕ- Fomes-130	OL555784	02.09.2002	51.82651 56.37219	РФ	Оренбургская область	Саракташский район	У, НВ  <i>Populus alba L.</i>
ИРАЕ- Fomes-20	MF563983	02.09.2002	51.78415 56.53239	РФ	Оренбургская область	Саракташский район	М, ВА  <i>Prunus padus L.</i>
ИРАЕ- Fomes-22	MF563984	02.09.2002	51.76667 56.7	РФ	Оренбургская область	Саракташский район	М, ВА  <i>Alnus Mill.</i>
ИРАЕ- Fomes-8	MF563985	02.09.2002	51.78998 56.54024	РФ	Оренбургская область	Саракташский район	М, ВА  <i>Acer L.</i>
ИРАЕ- Fomes-16	MF563982	01.09.2002	51.76667 56.7	РФ	Оренбургская область	Саракташский район	М, ВА  <i>Salix L.</i>

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ-Fomes-184	OL546841	28.09.2020	58.42283 58.48478	РФ	Пермский край	Горнозаводской район	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-185	OL549458	28.09.2020	58.42357 58.48386	РФ	Пермский край	Горнозаводской район	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-186	OL580752	28.09.2020	58.42357 58.48386	РФ	Пермский край	Горнозаводской район	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-129	OL555785	03.09.2002	52.11667 56.71667	РФ	Республика Башкортостан	Зианчуринский район	У, НВ	<i>Populus alba L.</i>
ИРАЕ-Fomes-15	MF563973	11.08.2001	54.07811 57.67289	РФ	Республика Башкортостан	Белорецкий район	М, ВА	<i>Alnus Mill.</i>
ИРАЕ-Fomes-23	MF563977	14.08.2002	54.53063 58.84187	РФ	Республика Башкортостан	Белорецкий район	М, ВА	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-137	OL569559	08.11.2019	56.79918 60.60137	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ-Fomes-139	OL580755	08.11.2019	56.79922 60.60382	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-141	OL549282	10.11.2019	56.60036 61.04265	РФ	Свердловская область	Сысертский район	М, ВА	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-142	OL569558	10.11.2019	56.60036 61.04265	РФ	Свердловская область	Сысертский район	М, ВА	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-143	OL580756	10.11.2019	56.60036 61.04265	РФ	Свердловская область	Сысертский район	М, ВА	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-144	OL569557	10.11.2019	56.60036 61.04265	РФ	Свердловская область	Сысертский район	М, ВА	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-145	OL549283	10.11.2019	56.60036 61.04265	РФ	Свердловская область	Сысертский район	М, ВА	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ-Fomes-167	OL569556	27.09.2020	60.65196 60.2142	РФ	Свердловская область	Ивдельский ГО	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-172	OL549457	27.09.2020	59.88217 59.99043	РФ	Свердловская область	ГО Карпинск	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-174	OL569555	27.09.2020	59.19888 61.89473	РФ	Свердловская область	Серовский район	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-176	OL555783	27.09.2020	59.12492 61.70298	РФ	Свердловская область	Серовский район	Ж, ЕВ	<i>Salix L.</i>
ИРАЕ- Fomes-189	OL580758	29.09.2020	58.78424 61.32643	РФ	Свердловская область	Верхотурский район	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-190	OL550062	29.09.2020	58.78446 61.32544	РФ	Свердловская область	Верхотурский район	Ж, ЕВ	<i>Populus tremula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-191	OL549267	29.09.2020	58.78424 61.32421	РФ	Свердловская область	Верхотурский район	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-194	OL569554	30.09.2020	58.5964 59.46402	РФ	Свердловская область	Качканарский ГО	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>



Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-196	OL580760	25.09.2020	58.70491 59.44856	РФ	Свердловская область	Качканарский ГО	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-201	OL569553	25.09.2020	58.7064 59.44549	РФ	Свердловская область	Качканарский ГО	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-205	OL569552	23.10.2020	56.76986 60.65148	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ж, ЕВ; Р, ОС	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-207	OL549268	23.10.2020	56.75751 60.64834	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ж, ЕВ; Р, ОС	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-215	OL569551	29.10.2020	56.79182 60.54896	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ж, ЕВ; Р, ОС	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-221	OL569550	29.10.2020	56.78841 60.55565	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ж, ЕВ; Р, ОС	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-222	OL569549	30.10.2020	56.82833 60.47903	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ж, ЕВ; Р, ОС	<i>Betula L.</i>

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-228	OL569547	08.10.2020	56.50807 60.73638	РФ	Свердловская область	Сысертский район	В, ВД; Д, ДК	<i>Prunus padus</i> L.
ИРАЕ- Fomes-235	OL569546	26.09.2020	56.68841 61.18881	РФ	Свердловская область	Белоярский район	В, ВД	<i>Betula</i> L.
ИРАЕ- Fomes-236	OL555782	09.2020	56.84386 60.63375	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ш, НА	<i>Populus balsamifera</i> L.
ИРАЕ- Fomes-31	OL580757	18.09.2016	56.59853 61.07153	РФ	Свердловская область	Сысертский район	М, ВА	<i>Betula</i> L.
ИРАЕ- Fomes-32	OL579737	20.09.2016	56.79978 60.60523	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	М, ВА	<i>Populus balsamifera</i> L.
ИРАЕ- Fomes-33	OL569545	19.09.1994	57.43333 59.73333	РФ	Свердловская область	Кировградский ГО	М, ВА	<i>Alnus</i> Mill.

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-71	OL580759	05.08.2018	58.83713 59.58586	РФ	Свердловская область	Нижнетуринский ГО	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-225	OL569548	30.10.2020	56.80737 60.5182	РФ	Свердловская область	г. Екатеринбург	Ж, ЕВ; Р, ОС	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-73	OL580751	04.08.2018	58.7138 59.47547	РФ	Свердловская область	Качканарский ГО	Ж, ЕВ	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-B2	OL579734		56.68671 61.18143	РФ	Свердловская область	Белоярский район	В, ВД	<i>Tilia L.</i>
ИРАЕ- Fomes-10	MF563981	16.08.2002	54.8 57.33333	РФ	Челябинская область	Белорецкий район	М, ВА	<i>Acer platanoides L.</i>
ИРАЕ- Fomes-119	OL580753	05.08.1998	55.16667 60.26667	РФ	Челябинская область	ГО Миасс	У, НВ	<i>Sorbus L.</i>
ИРАЕ- Fomes-121	OL555787	16.08.2002	54.8 57.33333	РФ	Челябинская область	Ашинский район	У, НВ	<i>Tilia cordata Mill.</i>

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-122	OL555786	29.08.2002	54.8 57.33333	РФ	Челябинская область	Ашинский район	У, НВ	<i>Acer platanoides</i> L.
ИРАЕ- Fomes-124	OL580749	17.08.2002	54.8 57.33333	РФ	Челябинская область	Ашинский район	У, НВ	<i>Betula</i> L.
ИРАЕ- Fomes-132	OL580754	29.08.2002	54.8 57.33333	РФ	Челябинская область	Ашинский район	У, НВ	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench
ИРАЕ- Fomes-19	MF563974	12.08.2002	54.6 58.75	РФ	Челябинская область	Катав-Ивановский район	М, ВА	<i>Betula</i> L.
Сибирь								
ИРАЕ- Fomes-103	OP902257	19.09.2000	51.53 104.05	РФ	Иркутская область	Слюдянский район	М, ВА	<i>Betula sp.</i> L.
ИРАЕ- Fomes-2	MF563975	18.09.2001	52.88 104.52	РФ	Иркутская область	Усть-Ордынский район	М, ВА	<i>Betula sp.</i> L.

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-11	MF563971	12.08.2004	52.98 92.97	РФ	Красноярский край	Ермаковский район	М, ВА	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench
ИРАЕ- Fomes-12	MF563972	02.08.2004	53.18 92.87	РФ	Красноярский край	Ермаковский район	М, ВА	<i>Betula pendula</i> L.
ИРАЕ- Fomes-21	MF563976	25.08.2001	50.37 87.03	РФ	Республика Алтай	Огундайский район	М, ВА	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.
ИРАЕ- Fomes-135	OP902258	16.09.2019	51.765 87.25904	РФ	Республика Алтай	Турочакский район	Ж, ЕВ	<i>Larix sp.</i> Mill.
ИРАЕ- Fomes-3	MF563978	25.08.2001	50.37 87.03	РФ	Республика Алтай	Огундайский район	М, ВА	<i>Betula pendula</i> L.
ИРАЕ- Fomes-9	MF563980	14.08.2001	51.35 87.85	РФ	Республика Алтай	Улаганский район	М, ВА	<i>Betula pendula</i> L.
ИРАЕ- Fomes-4	MF563979	12.09.2000	53.52 108.56	РФ	Республика Бурятия	Баргузинский район	М, ВА	<i>Betula sp.</i> L.

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-116	OP902260	05.08.1999	62.23 129.67	РФ	Республика Саха	Якутский ГО	М, ВА	<i>Betula platyphylla</i> Sukaczew
Дальний Восток								
ИРАЕ- Fomes-64	OP902272	06.08.2003	43.27 134.05	РФ	Приморский край	Лазовский район	М, ВА	<i>Betula dahurica</i> Pall.
ИРАЕ- Fomes-65	OP902273	27.07.2003	43.65 132.33	РФ	Приморский край	Уссурийский ГО	М, ВА	<i>Ulmus propinqua</i> (Koidz.)
ИРАЕ- Fomes-68	OP902270	12.08.2003	43.12 131.48	РФ	Приморский край	Хасанский район	М, ВА	<i>Alnus hirsuta</i> (Spach) Rupr.

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-70	OP902271	28.07.2003	43.07 132.68	РФ	Приморский край	Партизанский район	М, ВА	<i>Alnus hirsuta</i> (Spach) Rupr.
ИРАЕ- Fomes-47	OP902269	08.08.2003	43.37 133.88	РФ	Приморский край	Лазовский район	М, ВА	<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.
ИРАЕ- Fomes-105	OP902259	29.08.2007	46.72 142.44	РФ	Сахалинская область	Анивский район	М, ВА	<i>Betula sp. L.</i>
ИРАЕ- Fomes-44	OP902268	25.08.2007	47.39 142.61	РФ	Сахалинская область	Долинский ГО	М, ВА	<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A.K. Skvortsov

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
Европейская часть России								
ИРАЕ- Fomes-56	OP881547	13.09.2017	61.351 50.443	РФ	Республика Коми	Сыктывдинский район	М, ВА	не известен
ИРАЕ- Fomes-57	OP881546	13.09.2017	61.351 50.443	РФ	Республика Коми	Сыктывдинский район	М, ВА	<i>Betula L.</i>
ИРАЕ- Fomes-58	OP881545	13.09.2017	61.351 50.443	РФ	Республика Коми	Сыктывдинский район	М, ВА	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>
ИРАЕ- Fomes-59	OP881544	12.09.2017	61.572 50.664	РФ	Республика Коми	Сыктывдинский район	М, ВА	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>
ИРАЕ- Fomes-60	OP881542	12.09.2017	61.572 50.664	РФ	Республика Коми	Сыктывдинский район	М, ВА	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>



Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-61	OP881543	13.09.2017	62.5989 50.664	РФ	Республика Коми	Княжпогостский район	М, ВА	<i>Betula pubescens Ehrh.</i>
ИРАЕ- Fomes-51	OP881551	09.2017	45.06 35.16	РФ	Республика Крым	Кировский район	Т, АС	<i>Juglans sp. L.</i>
ИРАЕ- Fomes-52	OP881550	09.2017	45.06 35.16	РФ	Республика Крым	Кировский район	Т, АС	<i>Juglans sp. L.</i>
ИРАЕ- Fomes-53	OP881552	09.2017	45.06 35.16	РФ	Республика Крым	Кировский район	Т, АС	<i>Juglans sp. L.</i>
ИРАЕ- Fomes-54	OP881549	09.2017	45.06 35.16	РФ	Республика Крым	Кировский район	Т, АС	<i>Juglans sp. L.</i>
ИРАЕ- Fomes-55	OP881548	09.2017	45.06 35.16	РФ	Республика Крым	Кировский район	Т, АС	<i>Juglans sp. L.</i>

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
Северный Казахстан								
ИРАЕ- Fomes-74	OL555781	21.07.2018	52.36184 64.13382	РК	Костанайская область	Аулиекольский район	Ж, ЕВ	<i>Acer negundo</i> L.
ИРАЕ- Fomes-79	OL546842	21.07.2018	52.36625 64.11856	РК	Костанайская область	Аулиекольский район	Ж, ЕВ	<i>Salix</i> L.
ИРАЕ- Fomes-85	OL555777	19.07.2018	52.18599 61.18939	РК	Костанайская область	Житикаринский район	Ж, ЕВ	<i>Populus</i> L.
ИРАЕ- Fomes-88	OL555778	18.07.2018	53.17852 63.61597	РК	Костанайская область		Ж, ЕВ	<i>Populus</i> L.
ИРАЕ- Fomes-91	OL550063	18.07.2018	53.17639 63.6184	РК	Костанайская область		Ж, ЕВ	<i>Populus</i> L.
ИРАЕ- Fomes-95	OL579736	18.07.2018	53.17447 63.61695	РК	Костанайская область		Ж, ЕВ	<i>Populus</i> L.
ИРАЕ- Fomes-96	OL555779	18.07.2018	53.17428 63.61677	РК	Костанайская область		Ж, ЕВ	<i>Populus</i> L.

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-98	OL579735	18.07.2018	53.20067 63.64221	РК	Костанайская область		Ж, ЕВ <i>Populus L.</i>	
ИРАЕ- Fomes-99	OL555780	18.07.2018	53.174 63.619	РК	Костанайская область		Ж, ЕВ <i>Populus L.</i>	
Япония								
ИРАЕ- Fomes-34	OP902261	09.2016	36.63 138.63	ГЯ	Регион Тюбу		М, ВА <i>Fagus crenata</i> Blume	
ИРАЕ- Fomes-35	OP902262	09.2016	36.63 138.63	ГЯ	Регион Тюбу		М, ВА <i>Fagus crenata</i> Blume	
ИРАЕ- Fomes-36	OP902263	09.2016	36.63 138.63	ГЯ	Регион Тюбу		М, ВА <i>Fagus crenata</i> Blume	

Продолжение Таблицы Г.1

Номер		Дата сбора	Место сбора				Коллектор	Субстрат
гербария	GenBank		Координаты	Страна	Регион	Район		
ИРАЕ- Fomes-37	OP902264	09.2016	36.63 138.63	ГЯ	Регион Тюбу		M, BA <i>Fagus crenata</i> Blume	
ИРАЕ- Fomes-38	OP902265	09.2016	36.63 138.63	ГЯ	Регион Тюбу		M, BA <i>Fagus crenata</i> Blume	
ИРАЕ- Fomes-39	OP902266	09.2016	36.63 138.63	ГЯ	Регион Тюбу		M, BA <i>Fagus crenata</i> Blume	
ИРАЕ- Fomes-40	OP902267	09.2016	36.63 138.63	ГЯ	Регион Тюбу		M, BA <i>Fagus crenata</i> Blume	

Примечание: РФ – Российская Федерация, ГЯ – Государство Япония, РК – Республика Казахстан; М, ВА – Мухин В. А., Ж, ЕВ – Жуйкова Е. В., Т, АС – Третьякова А. С., Р, ОС – Рафикова О. С., У, НВ – Ушакова Н. В., Д, ДК – Диярова Д. К., В, ВД – Владыкина В. Д., Ш, НА – Шлыкова Н. А.

## ПРИЛОЖЕНИЕ Д

## Сведения о привлеченных нуклеотидных последовательностях

Таблица Д.1 – Список последовательностей с аннотацией

Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
<i>Fomes fasciatus</i>		
AM269766	США, Миссисипи	<i>Carya sp.</i> Nutt.
JX082362	Мартиника	
JX126900	США, Луизиана	<i>Platanus occidentalis</i> L.
JX126901	США, Джорджия	<i>Quercus sp.</i> L.
JX126902	США, Флорида	
JX126903	США, Луизиана	<i>Celtis sp.</i> L.
JX126904	США, Луизиана	<i>Celtis sp.</i> L.
JX126905	США, Миссисипи	<i>Carya illinoensis</i> (Wangenh.) K.Koch
JX126906	США, Миссисипи	<i>Carya illinoensis</i> (Wangenh.) K.Koch
JX126907	США, Миссисипи	<i>Carya illinoensis</i> (Wangenh.) K.Koch
JX126908	США, Миссисипи	<i>Carya illinoensis</i> (Wangenh.) K.Koch
KF605613	Мартиника	
MF074787	США, Флорида	
<i>Fomes fomentarius sensu lato</i>		
HM584810		
JX126886	США, Аляска	<i>Betula neoalaskana</i> Sarg.
JX126887	США, Западная Вирджиния	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton
JX126888	США, Пенсильвания	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton
JX126889	США, Аляска	<i>Betula neoalaskana</i> Sarg.
JX126890	США, Аляска	<i>Betula neoalaskana</i> Sarg.
JX126891	США, Аляска	<i>Betula neoalaskana</i> Sarg.

Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
JX126892	США, Миннесота	<i>Betula papyrifera</i> Marshall
JX126893	США, Миннесота	<i>Betula papyrifera</i> Marshall
JX126894	США, Мэн	<i>Betula papyrifera</i> Marshall
JX126895	США, Мичиган	<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.
JX126897	США, Нью-Йорк	<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.
JX126898	США, Северная Каролина	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton
JX126899	США, Северная Вирджиния	<i>Betula lenta</i> L.
JX183707	США, Мэн	<i>Betula papyrifera</i> Marshall
JX183708	США, Висконсин	<i>Betula papyrifera</i> Marshall
JX183709	США, Пенсильвания	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton
JX183710	США, Мичиган	<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.
JX183711	США, Миннесота	<i>Betula papyrifera</i> Marshall
JX183712	США, Миннесота	<i>Betula sp.</i> L.
JX183713	Канада, Британская Колумбия	
JX183714	США, Нью-Йорк	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton
JX183715	США, Пенсильвания	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton
JX183716	США, Мичиган	<i>Betula papyrifera</i> Marshall
JX183717	США, Аляска	<i>Betula neolaskana</i> Sarg.
JX183718	США, Пенсильвания	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton
JX183719	США, Миннесота	<i>Betula sp.</i> L.
JX183720	США, Северная Каролина	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton
JX843719		<i>Betula sp.</i> L.

Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
KC505546		
KJ140540	США, Висконсин	
KR673666	Южная Корея	
KT695318	Канада, Онтарио	
KU139199	США, Массачусетс	<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.
KU863082		
KX065943	США, Висконсин	
MG712338	Китай	
MK163828	Гренландия	
MK910113		
MK966670		
MN861233		
MT355083		
MT913614	США, Массачусетс	
EF155492	Германия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
EF155494	Германия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
EF155495	Германия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
EF155497	Германия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
EF155498	Германия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
EU162056	Германия	
FJ865440	Словакия	
GQ184603	Словакия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
GU062198	Латвия	
GU203514		
HQ189534	Словакия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
JF340284	Латвия	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.

Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
JF927720	Польша	
JQ901965	Россия, Московская обл.	
JQ901966	Россия, Московская обл.	
JX109860	Швеция	
KJ857248	Армения	<i>Fagus sp. L.</i>
KJ857249	Армения	<i>Quercus sp. L.</i>
KJ857253	Россия, Московская обл.	<i>Populus sp. L.</i>
KJ857254	Россия, Московская обл.	<i>Betula sp. L.</i>
KJ857255	Россия, Московская обл.	<i>Betula sp. L.</i>
KJ857256	Россия, Московская обл.	<i>Populus sp. L.</i>
KJ857257	Россия, Троицк	<i>Populus sp. L.</i>
KJ857260	Россия, Троицк	<i>Populus sp. L.</i>
KM360125	Австрия	<i>Picea abies (L.) H.Karst.</i>
KM360126	Австрия	<i>Picea abies (L.) H.Karst.</i>
KM360128	Австрия	<i>Picea abies (L.) H.Karst.</i>
KM396269	Австрия	<i>Betula sp. L.</i>
KU863081		
KY352519	Швеция	<i>Pinus sylvestris L.</i>
MF143502		
MF143503		



Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
MF143504		
MF782765	Польша	<i>Fagus sylvatica</i> L.
MN320560	Польша	<i>Betula sp.</i> L.
MK184459	Австрия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
MK966671		
MN065433	Греция	<i>Betula sp.</i> L.
MN065438	Чехия	<i>Alnus sp.</i> Mill.
MN065439	Чехия	<i>Betula sp.</i> L.
MN065440	Чехия	<i>Betula sp.</i> L.
MZ159490	Англия	
MZ410696	Польша	
OL583666	Армения	<i>Fagus sp.</i> L.
OL583667	Армения	<i>Fagus sp.</i> L.
OL583670	Армения	
EU273503		
KJ668550	Южная Корея	
KM277628	Китай	
KP004978	Южная Корея	
KP641149		<i>Pistacia vera</i> L.
KX885072	Китай	
LC149605	Непал	
MG835861		
MN114657	Китай	
MK050587	Иран	
MK050588	Иран	
MK343528	Китай	

Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
МК795134	Китай	
МК809453	Китай	
МК809454	Китай	
МК809455	Китай	
MT193541	Китай	
MT193542	Китай	
MT193543	Китай	
MT526300	Узбекистан	
MZ301258		
OL616159		
OM663751		
AM981233	Словения	<i>Abies alba</i> Mill.
AY849305	Италия	<i>Platanus x acerifolia</i> Mill. ex Münchh.
AY849306	Италия	<i>Platanus x acerifolia</i> Mill. ex Münchh.
FJ865438	Словакия	<i>Acer platanoides</i> L.
FJ865439	Словакия	<i>Populus</i> sp. L.
FJ865441	Словакия	
FJ865442	Словакия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
FJ865443	Словакия	<i>Tilia</i> sp. L.
FN539043		
FN539045		
GQ184597	Словакия	<i>Acer platanoides</i> L.
GQ184598	Словакия	<i>Tilia</i> sp. L.
GQ184599	Словакия	<i>Tilia</i> sp. L.
GQ184600	Словакия	<i>Populus tremula</i> L.
GQ184601	Словакия	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.

Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
GQ184602	Словакия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
GQ184604	Словакия	<i>Populus alba</i> L.
GU731551		
HM136673		
HQ189535	Словакия	<i>Cerasus avium</i> (L.) L.
JX910366		
JF927882	Италия	<i>Quercus ilex</i> L.
KM360129	Италия	<i>Quercus pubescens</i> Willd
KM433839	Иран	<i>Salix sp.</i> L.
KM433840	Иран	<i>Salix sp.</i> L.
KX426954	Словакия	
KX449487	Франция	
MF109978	Португалия	<i>Quercus sp.</i> L.
MF109979	Португалия	
MF109980	Португалия	
MF109981	Португалия	
MF109982	Португалия	<i>Quercus suber</i> L.
MF109983	Португалия	<i>Quercus suber</i> L.
MF109984	Португалия	<i>Quercus sp.</i> L.
MF109985	Португалия	<i>Quercus sp.</i> L.
MF109986	Португалия	<i>Quercus sp.</i> L.
MF109987	Португалия	
MG719671	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
MG719672	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
MG719674	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
MG719676	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.

Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
MG719678	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
MG719673	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
MG719675	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
MG719677	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
MG719679	Швейцария	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
MN000698	Иран	
MN392543	Иран	
MK184456	Италия	<i>Castanea sativa</i> Mill.
MK184457	Италия	<i>Carpinus betulus</i> L.
MK184458	Италия	<i>Quercus cerris</i> L.
MK351718	Киргистан	
MK351744	Киргистан	
MN065429	Греция	<i>Quercus frainetto</i> Ten.
MN065430	Греция	<i>Populus alba</i> L.
MN065431	Италия	<i>Tilia sp.</i> L.
MN065432	Греция	<i>Fagus sylvatica</i> L.
MN065434	Греция	<i>Fagus sylvatica</i> L.
MN065435	Греция	<i>Fagus sylvatica</i> L.
MN065436	Португалия	<i>Acer platanoides</i> L.
MN065437	Португалия	<i>Populus sp.</i> L.
MN065441	Чехия	<i>Populus sp.</i> L.
MN065442	Чехия	<i>Quercus sp.</i> L.
MN065444	Испания	<i>Populus x canadensis</i> Moench
MN065445	Испания	<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl
MN065446	Испания	<i>Populus alba</i> var. <i>denudata</i> (A.Braun) Wesm.

Номер GenBank	Страна, регион	Субстрат
MN065447	Испания	<i>Salix alba</i> L.
MN065448	Испания	<i>Populus nigra</i> L.
MN065449	Испания	<i>Populus alba</i> L.
MN065450	Испания	<i>Fraxinus excelsior</i> L.
MN065451	Испания	<i>Populus x canadensis</i> Moench
MN065452	Испания	<i>Populus x canadensis</i> Moench
MN065453	Испания	<i>Populus sp.</i> L.
MT102718	Иран	
MT526298	Узбекистан	<i>Juglans regia</i> L.
MT526296	Узбекистан	
MT526297	Узбекистан	<i>Juglans regia</i> L.
MT526299	Узбекистан	<i>Populus sp.</i> L.
MT526301	Узбекистан	<i>Juglans regia</i> L.
MT526302	Узбекистан	<i>Juglans regia</i> L.
OL764369	Россия, Брянск	<i>Quercus robur</i> L.
OM422751	Италия	<i>Fagus sylvatica</i> L.
OL583665	Армения; 2014	<i>Juglans sp.</i> L.
OL583668	Армения; 2015	<i>Salix alba</i> L.
OL583669	Армения; 2015	<i>Salix alba</i> L.
OL583671	Армения; 2016	<i>Fagus sp.</i> L.
OL583672	Армения; 2016	<i>Populus sp.</i> L.
OL583673	Армения; 2016	<i>Carpinus sp.</i> L.
OL678092		

Таблица Д.2 – Список референсных последовательностей с аннотацией и их использование в ключевых статьях

Номер GenBank	Страна	Субстрат	Judova et al. [2012] <sup>1</sup>	Pristas et al. [2013] <sup>2</sup>	McCormick et al. [2013] <sup>3</sup>	Gáper et al. [2016] <sup>4</sup>	Peintner et al. [2019] <sup>5</sup>
FN539043	Великобритания, Уэльс	Древесные остатки	-	genotype B	<i>Fomes fomentarius</i> III	lineage B	<i>Fomes inzengae</i>
GQ184600	Словакия	<i>Populus tremula</i> L.	-	-	<i>Fomes fomentarius</i> III	lineage B	-
GQ184603	Словакия	<i>Fagus sylvatica</i> L.	-	genotype A	<i>Fomes fomentarius</i> I	sublineage A2	<i>Fomes fomentarius</i> sensu stricto
HQ189534	Словакия	<i>Fagus sylvatica</i>	genotype A	-	<i>Fomes fomentarius</i> I	-	<i>Fomes fomentarius</i> sensu stricto
HQ189535	Словакия	<i>Cerasium avum</i> (L.) Moench	genotype B	-	<i>Fomes fomentarius</i> III	lineage B	<i>Fomes inzengae</i>
JF927720	Польша (согласно How to resolve... [2019])	-	-	-	-	sublineage A2	<i>Fomes fomentarius</i> sensu stricto

Номер GenBank	Страна	Субстрат	Judova et al. [2012] <sup>1</sup>	Pristas et al. [2013] <sup>2</sup>	McCormick et al. [2013] <sup>3</sup>	Gáper et al. [2016] <sup>4</sup>	Peintner et al. [2019] <sup>5</sup>
JX126895	США, штат Мичиган	<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	-	-	<i>Fomes fomentarius</i> II	sublineage A1	-
JX126897	США, штат Нью-Йорк	<i>Fagus grandifolia</i>			<i>Fomes fomentarius</i> II	sublineage A1	-
JX126898	США, штат Северная Каролина	<i>Betula alleghaniensis</i> Britton	-	-	<i>Fomes fomentarius</i> II	sublineage A1	-
JX126900	США, штат Луизиана	<i>Platanus occidentalis</i> L.	-	-	<i>Fomes fasciatus</i>	-	<i>Fomes fasciatus</i>
JX126901	США, штат Джорджия	<i>Quercus</i> sp. L.	-	-	<i>Fomes fasciatus</i>		<i>Fomes fasciatus</i>
JX183708	США, штат Висконсин	<i>Betula papyrifera</i> Marshall	-	-	<i>Fomes fomentarius</i> II	sublineage A1	-

Номер GenBank	Страна	Субстрат	Judova et al. [2012] <sup>1</sup>	Pristas et al. [2013] <sup>2</sup>	McCormick et al. [2013] <sup>3</sup>	Gáper et al. [2016] <sup>4</sup>	Peintner et al. [2019] <sup>5</sup>
JX910366	Китай (согласно How to resolve... [2019])	–	-	-	-	lineage B	-
KM360125	Австрия	<i>Picea abies</i> (L.) <i>H.Karst.</i>	-	-	-	-	<i>Fomes fomentarius sensu stricto</i>
KM360126	Австрия	<i>Picea abies</i>	-	-	-	-	<i>Fomes fomentarius sensu stricto</i>
KM360127	Австрия	<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	-	-	<i>Fomes fomentarius sensu stricto</i>
KM360128	Австрия	<i>Picea abies</i>	-	-	-	sublineage A2	<i>Fomes fomentarius sensu stricto</i>



Номер GenBank	Страна	Субстрат	Judova et al. [2012] <sup>1</sup>	Pristas et al. [2013] <sup>2</sup>	McCormick et al. [2013] <sup>3</sup>	Gáper et al. [2016] <sup>4</sup>	Peintner et al. [2019] <sup>5</sup>
KM396269	Австрия	<i>Betula sp. L.</i>	-	-	-	sublineage A2	-
KM360129	Италия	<i>Quercus cerris L.</i>	-	-	-	-	<i>Fomes inzengae</i>
MK184456	Италия	<i>Castanea sativa Mill.</i>	-	-	-	-	<i>Fomes inzengae</i>
MK184457	Италия	<i>Carpinus betulus L.</i>	-	-	-	-	<i>Fomes inzengae</i>
MK184458	Италия	<i>Quercus cerris</i>	-	-	-	-	<i>Fomes inzengae</i>
MK184459	Австрия	<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	-	-	<i>Fomes fomentarius sensu stricto</i>

Номер GenBank	Страна	Субстрат	Judova et al. [2012] <sup>1</sup>	Pristas et al. [2013] <sup>2</sup>	McCormick et al. [2013] <sup>3</sup>	Gáper et al. [2016] <sup>4</sup>	Peintner et al. [2019] <sup>5</sup>
МК295658	Италия	<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	-	sublineage A2	<i>Fomes fomentarius sensu stricto</i>
UDB034501   IB20160342	Италия	<i>Quercus cerris</i>	-	-	-	-	<i>Fomes inzengae</i>
UDB034500   IB20160350	Италия	<i>Castanea sativa, Quercus cerris</i>	-	-	-	-	<i>Fomes inzengae</i>

Примечание: - – данные не приведены или последовательность не использовалась в качестве оригинальных или ключевых. Источники данных: 1 – The occurrence and... [2012], 2 – Genetic variability in... [2013], 3– Phylogenetic and phenotypic... [2013], 4– Medicinal value and... [2016], 5 – How to resolve... [2019]

## ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Филогенетический состав *Fomes fomentarius sensu lato* на Урале и в Северном Казахстане

Таблица Е.1 – Данные о последовательностях филогенетических линий

Номер		Широтная часть Урала, субъект	Филогенетическая линия
гербария	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-167	OL569556	Северный Урал, Свердловская область	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-172	OL549457	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-184	OL546841	Средний Урал, Пермский край	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-185	OL549458	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-186	OL580752	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-174	OL569555	Средний Урал, Свердловская область	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-71	OL580759	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-73	OL580751	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.

Номер		Широтная часть Урала, субъект	Филогенетическая линия
гербария	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-189	OL580758	Средний Урал, Свердловская область	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-191	OL549267	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-194	OL569554	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-196	OL580760	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-201	OL569553	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-235	OL569546	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-31	OL580757	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-137	OL569559	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-139	OL580755	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.

Номер		Широтная часть Урала, субъект	Филогенетическая линия
гербария	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-141	OL549282	Средний Урал, Свердловская область	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-142	OL569558	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-143	OL580756	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-144	OL569557	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-145	OL549283	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-221	OL569550	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-222	OL569549	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-225	OL569548	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-205	OL569552	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.

Номер		Широтная часть Урала, субъект	Филогенетическая линия
гербария	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-207	OL549268	Средний Урал, Свердловская область	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-215	OL569551	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-33	OL569545	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-228	OL569547	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-79	OL546842	Южное Зауралье, Казахстан, Костанайская область	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-15	MF563973	Южный Урал, Башкортостан	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-23	MF563977	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-19	MF563974	Южный Урал, Челябинская область	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-119	OL580753	--/–	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.

Номер		Широтная часть Урала, субъект	Филогенетическая линия
гербария	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-124	OL580749	Южный Урал, Челябинская область.	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-132	OL580754	--/--	A2, <i>F. fomentarius</i> s. str.
ИРАЕ-Fomes-32	OL579737	Средний Урал, Свердловская область	B, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-236	OL555782	--/--	B, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-190	OL550062	--/--	B, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-B2	OL579734	--/--	B, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-176	OL555783	--/--	B, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-74	OL555781	Южное Зауралье, Казахстан, Костанайская область	B, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-85	OL555777	--/--	B, <i>F. inzengae</i>

Номер		Широтная часть Урала, субъект	Филогенетическая линия
гербария	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-88	OL555778	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-91	OL550063	Южное Зауралье, Казахстан, Костанайская область	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-95	OL579736	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-96	OL555779	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-98	OL579735	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-99	OL555780	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-129	OL555785	Южный Урал, Башкортостан	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-130	OL555784	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-16	MF563982	Южный Урал, Оренбургская область	В, <i>F. inzengae</i>



Номер		Широтная часть Урала, субъект	Филогенетическая линия
гербария	GenBank		
ИРАЕ-Fomes-20	MF563983	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-22	MF563984	Южный Урал, Оренбургская область	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-8	MF563985	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-121	OL555787	Южный Урал, Челябинская область	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-122	OL555786	--/–	В, <i>F. inzengae</i>
ИРАЕ-Fomes-10	MF563981	--/–	В, <i>F. inzengae</i>