

*На правах рукописи*



**ФЕДОСОВА**

**Анна Григорьевна**

**СЕМЕЙСТВО *GEOGLOSSACEAE* (*ASCOMYCOTA*) В РОССИИ**

03.02.12 – «Микология»

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Научный руководитель доктор биологических наук, член-корреспондент РАН  
**Коваленко Александр Елисеевич**

Официальные оппоненты **Мироненко Нина Васильевна**  
доктор биологических наук,  
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений»,  
ведущий научный сотрудник

**Благовещенская Екатерина Юрьевна**  
кандидат биологических наук,  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»,  
старший научный сотрудник

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Югорский государственный университет»

Защита диссертации состоится «27» ноября 2019 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 372-54-06, факс (812) 372-54-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук, [dissovet.d00221101@binran.ru](mailto:dissovet.d00221101@binran.ru).

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2019 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Сизоненко Ольга Юрьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Одной из основных проблем микологии является отсутствие монографических работ по многим группам грибов. К числу таких групп относятся геоглоссовые грибы, которые в 2009 году на основе молекулярно-филогенетических данных были выделены в самостоятельный класс *Geoglossomycetes*, включающий единственный порядок *Geoglossales* с одним семейством *Geoglossaceae* (Schoch et al., 2009).

Первые упоминания о геоглоссовых грибах можно встретить еще в середине XVII века (Merret, 1667; Ray, 1670), однако выделение этих грибов в самостоятельную группу на основании общности морфологических признаков началось только спустя полтора столетия (Persoon, 1794), и в дальнейшем объем этой группы неоднократно менялся. Как и в других группах, имеющих долгую историю изучения, в систематике геоглоссовых грибов обнаруживаются сходные проблемы: многие таксоны, описанные до начала XX века, имеют крайне короткие и недостаточно подробные с современной точки зрения описания; некоторые таксоны нуждаются в критической ревизии; для ряда таксонов необходима проверка и типификация названий. При работе с видовыми комплексами требуется детальное изучение типового материала для выявления уникальных отличительных признаков, позволяющих установить соответствие между имеющимися названиями и морфотипами. Сложность в изучении геоглоссовых грибов обуславливается также и биологическими особенностями аскокарпов: их небольшими размерами (у многих видов 1–5 см) и неброской (темной) окраской – что затрудняет поиск этих грибов в природе.

Согласно данным литературы семейство *Geoglossaceae* имеет космополитное распространение, при этом одни его таксоны обитают сразу на нескольких континентах и представлены значительным количеством образцов (например, *Glutinoglossum glutinosum* или *Trichoglossum walteri*), другие представлены только типовым материалом или небольшим числом коллекций (например, *Geoglossum hakelieri*, *G. raitviirii* или *T. hirsutum* var. *doassansii*). Кроме того, для космополитных видов применялись разные подходы в понимании объема и границ таксона: одни виды рассматривались в качестве единого таксона с широким диапазоном варьирования признаков на протяжении всего ареала (*G. glutinosum*, *Geoglossum umbratile*), другие дробились на множество разновидностей и форм (*Geoglossum glabrum*, *T. hirsutum*). Применение молекулярно-генетического анализа позволило вскрыть эти проблемы, показав, что некоторые виды представляют собой видовые комплексы (Hustad, Miller, 2015b; Fedosova, Kučera, 2017; Федосова, 2018; Fedosova et al., 2018), а также подтолкнуло к ревизии диагностически значимых признаков.

Семейство *Geoglossaceae* небольшое по объему. В настоящее время в нем описано девять родов и около 100 видов. Геоглоссовые грибы встречаются в различных типах местообитаний. Вместе с редкими видами из семейств *Entolomataceae*, *Clavariaceae* и *Hygrophoraceae* являются индикаторами биологически ценных луговых сообществ в Европе (McHugh et al., 2001; Newton et al., 2003; Genney et al., 2009).

Первые упоминания грибов семейства *Geoglossaceae* в России относятся к концу XVIII – первой четверти XIX веков (Sobolewskj, 1799; Соболевский, 1802; von Martius H., 1817). Несмотря на то, что формально геоглоссовые грибы известны на территории России уже более двух столетий, целенаправленного комплексного их изучения до сих пор не проводилось. О распространении отдельных видов семейства имеются лишь фрагментарные данные, почерпнутые, главным образом, из микобиот региональных флор и охраняемых территорий. Описания видов, обнаруженных в России, и ключи для их определения имеются всего в нескольких работах (Наумов, 1964; Райтвийр, 1971, 1991). Принимая во внимание малоизученность группы в России, а также качественно новый скачок в систематике грибов, вызванный применением молекулярных методов, которые привели к изменению взглядов на положение геоглоссовых грибов в системе и на принципы выделения родов и видов внутри этой группы (Schoch et al., 2009; Hustad et al., 2011, 2013; Arauzo, Iglesias, 2014; Hustad, Miller, 2015a), необходима ревизия и упорядочивание данных о таксонах этого семейства на территории исследования.

**Степень разработанности.** В настоящее время ведется активная работа по изучению данного семейства на мировом уровне с использованием молекулярно-филогенетического подхода: выделяются новые роды (Hustad et al., 2013; Arauzo, Iglesias, 2014), описываются новые виды (Hustad, Miller, 2015b; Loizides et al., 2015; Crous et al., 2016, 2017; Ekanayaka et al., 2017) и ведется ревизия известных ранее (Hustad et al., 2014; Fedosova, Kovalenko, 2015), решаются вопросы номенклатуры и типификации (Hustad et al., 2014; Fedosova, 2017), уточняется распространение таксонов (Kučera et al., 2015; Tejklová et al., 2015; Kučera, Fedosova, 2017; Prabhugaonkar, Pratibha, 2017). Однако еще остаются данные, требующие дополнительного анализа. Нерешенными остаются вопросы филогении отдельных родов и видов, необходимо дополнение и уточнение данных о распространении и экологии группы, более детальное изучение онтогенеза и строения микроструктур с привлечением современных методов исследования и большего числа таксонов. До начала настоящего исследования разнообразие и распространение геоглоссовых грибов в России оставались неизученными.

**Цели и задачи исследования.** Целью данной работы являлось комплексное изучение семейства *Geoglossaceae* в России. Для реализации намеченной цели поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовое разнообразие геоглоссовых грибов на территории России на основе анализа данных литературы, критической ревизии российских и зарубежных гербарных коллекций, дифференциального взвешивания морфологических и анатомических признаков;

2. Произвести реконструкцию филогении геоглоссовых грибов с использованием участков ITS1–5.8S–ITS2 (ITS), D1–D3 доменов LSU (LSU) и фактора элонгации трансляции *tef1-alpha* (*tef1-alpha*) на основе оригинальных нуклеотидных последовательностей, а также последовательностей, полученных из общедоступной базы данных NCBI GenBank;

3. Уточнить и дополнить данные о распространении и факторах,

влияющих на развитие аскокарпов и фенологию спороношения, а также об экологических преферендах геоглоссовых грибов в России;

4. Выявить редкие виды семейства, нуждающиеся в охране;

5. Проиллюстрировать и дать подробные описания родов и видов, встречающихся в России, а также составить ключи для их определения.

**Научная новизна.** Монографическая обработка семейства *Geoglossaceae* в масштабе России проводится впервые. В результате проведенных исследований на изученной территории выявлено семь родов и 24 вида геоглоссовых грибов, из них 11 видов указано впервые для страны. Одиннадцать таксонов, ранее приводившихся для района исследования, исключено из списка видов семейства *Geoglossaceae* России.

Впервые для науки с территории России описано пять видов: *Geoglossum raitviirii* (Crous et al., 2016), *Glutinoglossum circinatum*, *G. lumbricale*, *G. orientale* и *G. peregrinans* (Fedosova et al., 2018). В ходе изучения рода *Hemileucoglossum* в Европе совместно с коллегами описан вид *H. pusillum* (Crous et al., 2017). Для названий *Geoglossum glutinosum* var. *lubricum* и *Geoglossum glabrum* var. *majus* предложены лектотипы, а для *Glutinoglossum glutinosum* выбран эпитип (Fedosova et al., 2018). Название *Geoglossum uliginosum* Nakelie предположено для консервации против более раннего омонима *G. uliginosum* (Pers.) P. Crouan et H. Crouan (Fedosova, 2017).

В результате исследования получено 236 новых нуклеотидных последовательностей. Часть полученных последовательностей принадлежит типам названий и редким видам. Для амплификации фрагмента ITS разработана дополнительная пара праймеров (Fedosova et al., 2018).

Впервые уделено внимание таким диагностическим признакам, ранее не используемым активно в систематике геоглоссовых грибов, как характеристики щетинок, при их наличии, характер поверхности ножки и реакция стенки сумки в растворе Люголя (IKI) и реактиве Мельцера (MLZ). У видов *Geoglossum simile*, *Glutinoglossum heptaseptatum*, *Hemileucoglossum alveolatum*, *Leucoglossum leucosporum* и *Trichoglossum hirsutum* отмечено прорастание аскоспор конидиями, при этом у ряда таксонов конидии наблюдались впервые (Fedosova, Kovalenko, 2015; Fedosova et al., 2018).

В ходе работы составлен конспект обнаруженных в России родов и видов семейства *Geoglossaceae*. В конспекте представлены подробные описания всех выявленных таксонов и даны ключи для их определения. Все виды проиллюстрированы оригинальными рисунками и/или фотографиями.

Впервые обоснована необходимость охраны видов *Trichoglossum walteri* (включен в Красную книгу Республики Мордовия) и *Leucoglossum leucosporum* (включен в Красную книгу Ленинградской области) (Fedosova, Kovalenko, 2015; Федосова, 2017; Гельтман и др., 2018; Попов, Федосова, 2018).

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Выявленное разнообразие расширяет наши знания об экологии и распространении видов, позволяет систематизировать и обобщить имеющуюся информацию, а также дает возможность прогнозировать дальнейшие находки. В результате проведенного исследования обнаружение грибов семейства *Geoglossaceae* стало

прогнозируемым в определенных местообитаниях.

На основании филогенетических и сравнительно-морфологических данных проведена ревизия рода *Glutinoglossum*. Проанализированы анатомические и морфологические признаки этой группы и выявлены диагностически значимые, которые легли в основу идентификационного ключа, доступного широкому кругу исследователей. Полученные результаты могут быть использованы для построения системы семейства *Geoglossaceae* и выявления общих закономерностей филогении и эволюции грибов.

При работе с типовыми образцами была проведена сверка с протологом, сделаны уточненные и дополненные описания ряда таксонов, для некоторых образцов получены нуклеотидные последовательности. В дальнейшем это позволит однозначно применять названия к имеющимся таксонам, что особенно важно для типовых видов родов. Для ряда таксонов была проведена типификация и уточнена номенклатура.

Собранный и обработанный материал сложной и малоизученной в России группы грибов пополнил коллекционные фонды Микологического гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) и доступен для дальнейшего изучения специалистами (систематиками, флористами, экологами, генетиками). Кроме того, в результате критического изучения коллекций многие ранее собранные образцы были переопределены в соответствии с современным таксономическим положением.

В ходе работы также была пополнена коллекция образцов ДНК БИН РАН, доступная для последующего изучения других участков ДНК или всего генома. Ряд полученных нуклеотидных последовательностей депонирован в базу данных NCBI GenBank и доступен для решения таксономических проблем и верификации видов молекулярно-генетическими методами. Последовательности, полученные из аскокарпов, идентификация которых проверена на основе комплексного подхода, могут служить референсными при проведении метагеномных и экологических исследований.

Редкие виды, выявленные в результате исследования и нуждающиеся в охране, включены в региональные Красные книги. Результаты исследования могут быть использованы для разработки программ охраны природы в ряде регионов России. Охрана редких видов грибов поможет сохранить уникальные сообщества, в которых эти грибы обитают.

Приведенные в работе идентификационные ключи и подробные описания видов могут быть использованы при составлении определителей грибов и региональных сводок, а также при подготовке специалистов в учебных заведениях.

**Методология и методы исследования.** Стратегия исследования заключалась в выявлении и изучении таксонов семейства *Geoglossaceae*, представленных в России, с последующей интеграцией полученных знаний в имеющуюся концепцию семейства. Полученные результаты либо хорошо укладывались в существующие схемы, либо приводили к пересмотру филогенетических отношений внутри семейства. В работе были использованы как классические (сбор и гербаризация материала, микроскопирование), так и

современные (получение нуклеотидных последовательностей, построение филогенетических деревьев) методы работы для такого рода исследований.

**Положения, выносимые на защиту.**

1. На территории исследования на настоящий момент семейство *Geoglossaceae* представлено 24 морфологическими видами. Указания о нахождении 11 таксонов, известных в России ранее, следует считать ошибочными.

2. Диагностическими характеристиками геоглоссовых грибов на уровне рода являются сочетания таких признаков, как форма и поверхность аскокарпов, реакция стенки сумок в IKI и MLZ, цвет и наличие перегородок в аскоспорах. Для разграничения видов представляются важными размерные характеристики сумок и аскоспор, число перегородок в аскоспорах, характеристики парафиз и их апикальных клеток, а также характер поверхности ножки и характеристики щетинок гимения.

3. Направление эволюции исследуемой группы соответствует филогенетической схеме, предложенной S. Imai: базальное положение в семействе занимают таксоны с дифференцированными аскокарпами и одноклеточными гиалиновыми аскоспорами, а более продвинутые имеют менее дифференцированные аскокарпы и многоклеточные окрашенные аскоспоры. В пределах семейства имеется несколько полифилетических таксонов.

4. Распространение грибов семейства *Geoglossaceae* в России неравномерное. Северо-Запад и юг Дальнего Востока относятся к регионам с наиболее высоким видовым разнообразием геоглоссовых грибов в России.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность результатов определяется выбором общепринятых методов для решения поставленных задач, наличием изученных гербарных коллекций и депонированными нуклеотидными последовательностями, а также публикацией результатов в рецензируемых журналах. Результаты исследований были представлены на IX, X и XI Международных научно-практических конференциях «Актуальные проблемы экологии» (Гродно, Беларусь, 2013, 2014, 2016), XXI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2014» (Москва, 2014), XIX и XX Симпозиумах Балтийских микологов и лихенологов (Šķēde, Латвия, 2014; Gdańsk, Польша, 2017), III (XI) и IV (XII) Международных ботанических конференциях молодых ученых в Санкт-Петербурге (2015, 2018), XIV Международном рабочем совещании по изучению макромицетов (Казань, 2016), IV Съезде Микологов России (Москва, 2017).

**Личный вклад автора.** Представленная работа, включая ее планирование, получение результатов и написание текста диссертации, выполнена непосредственно диссертантом. Автором проведен анализ публикаций по теме диссертации, сбор материала, осуществлено морфологическое изучение образцов, получены 236 нуклеотидных последовательностей трех участков ДНК, разработана пара праймеров, выполнен молекулярно-филогенетический анализ, проанализировано распространение и экология геоглоссовых грибов, проведено обобщение результатов и сделаны выводы.

**Публикации результатов исследования.** По теме диссертации опубликовано 19 работ, из них 7 статей (6 статей в изданиях, рекомендованных

ВАК РФ, в том числе 5 включены в базу данных Web of Science), 9 тезисов и материалов конференций, 1 коллективная монография, 2 очерка в региональных Красных книгах.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка сокращений и условных обозначений, списка литературы, содержащего 414 источников (из них 337 на иностранных языках), списка иллюстративного материала и приложений. Работа изложена на 293 страницах (включая приложение), проиллюстрирована 66 рисунками, содержит 10 таблиц. В работу включено четыре приложения, содержащие дополнительные таблицы и рисунки к главам.

## СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Глава 1. История изучения геоглоссовых грибов

**1.1. Этапы изучения.** В зависимости от понимания объема группы, взглядов на положение в системе, признаков, используемых в систематике, а также самих методов изучения историю изучения геоглоссовых грибов можно разделить на пять этапов: первый (середина XVII – конец XVIII вв.) – появление первых сведений о геоглоссовых грибах; второй (конец XVIII – середина XIX вв.) – начало изучения геоглоссовых грибов, описание рода *Geoglossum*; третий (середина XIX – конец XIX в.) – выделение и обособление геоглоссовых грибов как самостоятельной группы, описание семейства *Geoglossaceae*; синтетический (конец XIX – конец XX вв.) – целенаправленное изучение и накопление данных о биологии и систематике семейства *Geoglossaceae*; современный (конец XX в. – настоящее время) – пересмотр представлений о филогении и экологии геоглоссовых грибов с применением молекулярно-генетических методов исследования и компьютерной обработки полученных данных.

**1.2. Изучение геоглоссовых грибов в России.** Первые сведения о геоглоссовых грибах России появляются на рубеже XVIII–XIX вв. Большая часть работ, содержащих информацию об этом семействе в России, связана со спорадическим выявлением таксонов в отдельных регионах. Этому аспекту посвящено порядка 70 работ. Единственным обобщающим трудом по данной группе грибов на Дальнем Востоке СССР является работа А. Райтвийра (1971), в которой содержатся ключи и описания видов, известных и провизорных на тот момент. Кроме того, Райтвийр интересовался вопросами систематики и филогении семейства *Geoglossaceae* в целом (Raitviir, 1961; Райтвийр, 1962). В последние годы появились монографические работы, посвященные отдельным родам семейства (Fedosova, Kovalenko, 2015; Fedosova et al., 2018).

### Глава 2. Материалы и методы

**2.1. Изученный материал.** Работа основана на изучении оригинального материала, собранного автором в 2012–2017 гг. Сбор образцов осуществлялся маршрутным методом. Для сохранения собранного материала были использованы стандартные методы гербаризации (Гербарное..., 1995). Собранные образцы депонированы в Микологический гербарий БИН РАН (LE). В работе также использованы образцы из микологических гербариев Европы и Азии (B, HAI, HMAS, KW, L, LAPL, LE, LECB, LEP, MAG, PAD, SAV, TAAM, UPS, VLA, YSU), включая типовой материал для 24 таксонов и эксикаты 28 серий, а также



анализ публикаций, содержащих информацию о разнообразии и распространении геоглоссовых грибов в России. Всего было изучено около 500 образцов, из которых 345 вошли в работу (82 образца собрано автором). Ряд образцов не включен в анализ ввиду незрелости или плохой сохранности материала, а также отсутствия таксона в России. С территории исследования было изучено 220 образцов (Рисунок 1).

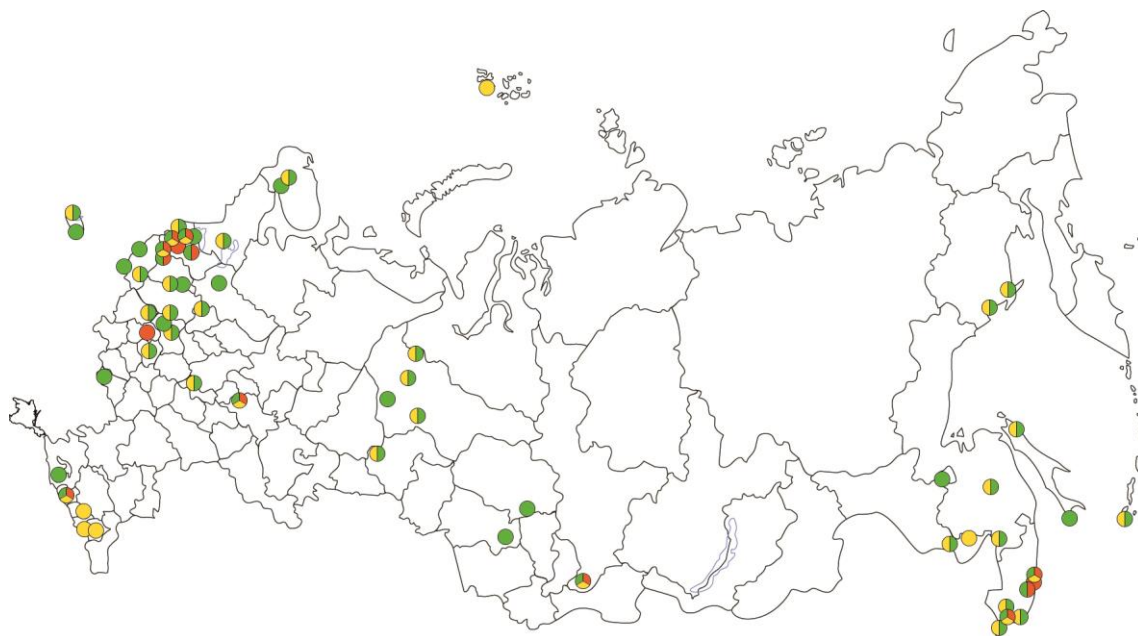


Рисунок 1 — Местонахождения в России представителей семейства *Geoglossaceae*, включенных в работу: желтый круг — по данным литературы; зеленый круг — сборы других коллекторов; красный круг — собственные сборы автора

## 2.2. Изучение и описание макро- и микроморфологических признаков.

Макроморфологические признаки изучались на основе свежего и гербарного материала, анализа фотографий и описаний, сделанных в полевых условиях. Микроморфологические структуры изучались в основном на гербарном материале. Для приготовления микропрепаратов использовали 5% КОН, воду, реактив Мельцера (MLZ), раствор Люголя (IKI) и Конго красный в аммиаке. Идентификация и детальное изучение материала проводились с использованием микроскопа Микмед-2 вариант 2 (ЛОМО, Россия) и микроскопа высокого разрешения AxioImager A1 (Carl Zeiss, Германия). Макроморфологические признаки изучались под бинокулярным микроскопом Stemi 2000-CS (Carl Zeiss, Германия). Полученные с помощью фотокамеры AxioCam MRc5 (Carl Zeiss, Германия) изображения были обработаны в программе CombineZP (Alan Hadley) и Adobe Photoshop v.12.1 (CS5.1) (Adobe Systems, США).

**2.3. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование полученных фрагментов.** Экстракция ДНК проводилась с помощью коммерческих наборов AxyPrep Multisource Genomic DNA Miniprep Kit (Axygen Biosciences, США) и NucleoSpin Plant II (Macherey-Nagel, Германия) по прилагаемым протоколам. Для амплификации и секвенирования участков ITS1–5.8S–ITS2 (ITS), D1–D3 доменов

LSU (LSU) и фактора элонгации трансляции *tef1-alpha* (*tef1-alpha*) использовались соответствующие пары праймеров: ITS1F–ITS4, GEO-F–GEO-R, JS1–LR5 и 983F–1567R (White et al., 1990; Vilgalys, Hester, 1990; Gardes, Bruns, 1993; Landvik, 1996; Rehner, 2001; Fedosova et al., 2018). Комбинация праймеров GEO-F (5'-GCCCAACCTCCAACCCCTTG-3') и GEO-R (5'-AGTCAGTCTGCTACGCTTGAGTCT-3') была разработана автором с помощью интернет сервиса OligoAnalyzer 3.1 (OligoAnalyzer, 2018) (Fedosova et al., 2018).

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

Три индивидуальных выравнивания для ITS, LSU и *tef1-alpha* участков были получены с использованием интернет сервиса MAFFT v.7 (MAFFT..., 2018). Неоднозначные участки из индивидуальных выравниваний ITS и LSU маркеров были удалены в программе TrimAl v.1.2b (Capella-Gutiérrez et al., 2009). Ко всем выравниваниям была подобрана наиболее подходящая модель эволюции по скорректированному информационному критерию Акаике (AICc) в программе PartitionFinder 2 (Lanfear et al., 2017). Построение филогенетических деревьев проводилось методом максимального правдоподобия (ML) и методом Байеса (BA). Филогенетический анализ методом ML был выполнен в программе RAxML v.7.2.6 (Stamatakis, 2006). Филогенетический анализ методом BA был выполнен в программе MrBayes v.3.2.5 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Для оценки качества выборки на основе апостериорных и непрерывных параметров был подсчитан эффективный размер выборки (ESS) в программе Tracer v.1.6.0 (Rambaut et al., 2014). Клады рассматривались как значимые с бутстрэп поддержкой (BS)  $\geq 70\%$  для ML и со значением апостериорной вероятности (PP)  $\geq 0.95$  для BA. Для визуализации и редактирования деревьев использовалась программа FigTree v.1.3.1 (Rambaut, 2009).

**2.5. Анализ распространения и экологической приуроченности.** Анализ типа почв производился косвенно (по данным, указанным на этикетках, анализу геологических карт с подстилающей поверхностью (База..., 2017)). При анализе местообитаний геоглоссовых грибов была использована классификация EUNIS (EUNIS..., 2018). Сходство видового состава отдельных провинций, разных типов субстратов и местообитаний выявлялось расчетом стандартного непараметрического индекса сходства – коэффициента Сёренсена-Чекановского (Дайса) ( $I_{CS}$ ) в программе SPSS Statistics v.23 (IBM, США).

### **Глава 3. Морфология и анатомия геоглоссовых грибов**

**3.1. Морфология геоглоссовых грибов.** Ортотропные наземные аскокарпы геоглоссовых грибов, которые могут расти как одиночно, так и группами, представлены апотециями на ножке. Аскокарпы темноокрашенные, небольшие, в среднем от 1 до 5 см высотой, от цилиндрических и булавовидных до головчатых, неправильно лопастных и гиромитроидных. В зависимости от строения гимения и поверхности ножки аскокарпы могут быть сухие, липкие или клейкие, а поверхность гладкой или щетинистой. Эти признаки являются диагностическими на уровне рода. Из-за недостаточного разнообразия макроморфологических признаков ведущую роль в систематике группы занимают микроскопические признаки.

**3.2. Анатомия геоглоссовых грибов.** Апотеции геоглоссовых грибов характеризуются открытым гимением, состоящим из сумок и парафиз. Особенностью строения гимения данного семейства является отсутствие края апотеция, соединяющего гимений и ножку и, как следствие, отсутствие дифференцирования внешней стенки апотеция – наружного эксципула (Korf, 1973). Сумки булавовидные, унитарные (с функционально однослойной, нерасслаивающейся стенкой) (Verkley, 1994), иноперкулятные (вскрывающиеся не крышечкой), 8-споровые, у некоторых видов 4-споровые. Размеры зрелых сумок отличаются у разных родов: от 70–80 мкм у *Sarcoleotia* и *Maasoglossum* до 300 мкм у *Glutinoglossum*. Апикальный аппарат сумок эуамилоидный, то есть окрашивается в синий цвет как в IKI, так и в MLZ без предварительной обработки щелочью. Реакция стенки сумки в MLZ и IKI неамилоидная (отрицательная) или диффузно-эуамилоидная (стенки сумок синеют по всей длине) обычно характерна для рода.

Аскоспоры одноклеточные или многоклеточные (до 23 перегородок), от гиалиновых (неокрашенных) до темно-коричневых, разнообразные по форме и размеру. Длина аскоспор варьирует от 20–40 мкм у *Maasoglossum*, *Nothomitra*, *Sabuloglossum* и *Sarcoleotia* до 210 мкм у *Trichoglossum*. Характеристики аскоспор являются систематически значимыми и используются как на уровне рода (цвет и наличие перегородок), так и на уровне вида (размерные характеристики аскоспор и число перегородок). Конидии образуются на перезрелых аскоспорах вне сумок, реже на коротких ростковых гифах. Анаморфы у геоглоссовых грибов не отмечены.

Окрашенные из-за пигментированной наружной оболочки парафизы являются отличительным признаком класса *Geoglossomycetes*. Наиболее вариабельная апикальная часть парафиз представлена морфологически разными апикальными клетками (Рисунок 2), что позволяет использовать этот признак для разграничения видов.

Щетинки характерны для родов *Trichoglossum* и *Leucoglossum*. Длина их варьирует от 75 мкм до 420 мкм, причем щетинки могут начинаться в субгимении, средней или верхней частях гимения. Данный признак может быть применим для разделения видов.

Поверхность ножки у геоглоссовых грибов представлена гифами поверхности, щетинками (у *Trichoglossum* и *Leucoglossum*) или щетинкоподобными элементами (у *Hemileucoglossum* и *Geoglossum hakelieri*). Совокупность данных структур определяет характер поверхности ножки, который является диагностически значимым признаком на уровне рода. Размер и расположение щетинок на ножке важны для идентификации видов.

**3.3. Онтогенез геоглоссовых грибов.** Аскокарп гимнокарпный, гимений экзогенного происхождения (открыт с самого начала развития) (Durand, 1908; Duff, 1920, 1922; Corner, 1930). По имеющимся в литературе сведениям, аскокарпы на стадии примордия состоят из плотно переплетенных гиф. Парафизы формируются рано на верхушке аскокарпа. Затем начинается расширение апикальной части аскокарпа и распространение гимения по всей поверхности шаровидной шляпки. Формирование сумок не начинается, пока шляпка не будет

сформирована. Под основанием парафиз в субгимении появляются гифы, которые составляют аскогенную систему. Структурной дифференциации половых органов не обнаружено. Сумки возникают на коротких аскогенных гифах через стадию крючка. Образование сумок начинается на вершине аскокарпа и распространяется до нижней границы гимения, аналогично происходит опускание аскогенных гиф (Corner, 1930).

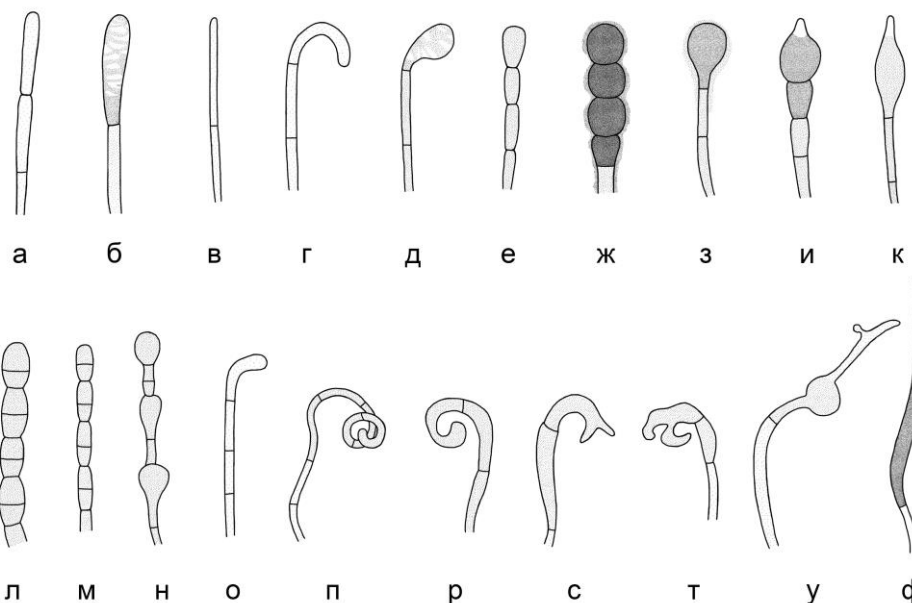


Рисунок 2 — Апикальные клетки парафиз: а — цилиндрические; б — булавовидные; в — нитевидные; г — крючковидные; д — клюшковидные; е — вздутые; ж — шаровидные; з — грушевидные; и — шаровидные с хоботком; к — грушевидные с хоботком; л — бочонковидные сегментированные; м — цилиндрические сегментированные; н — грушевидные сегментированные; о — изогнутые; п — сильно закрученные; р — кольцевидные; с, т — неопределенной формы с дихотомическим ветвлением; у — пролиферирующие; ф — переходящие в щетинки

#### Глава 4. Филогенетический анализ семейства *Geoglossaceae*

В филогенетический анализ вовлечены образцы из 31 страны. Включенные в анализ 233 образца (из них 27 типовых) относятся к девяти родам и 56 видам. Проведенный анализ выявил десять соответствующих родам клад: *Geoglossum*, *Glutinoglossum*, *Hemileucoglossum*, *Leucoglossum*, *Maasoglossum*, *Nothomitra – Sarcoleotia*, *Sabuloglossum*, *Trichoglossum* 1, *Trichoglossum* 2 и *Trichoglossum* 3 (Рисунок 3).

**4.1. Клады *Hemileucoglossum*, *Leucoglossum*, *Maasoglossum*, *Nothomitra – Sarcoleotia*, *Sabuloglossum*.** Роды *Hemileucoglossum*, *Leucoglossum* и *Sabuloglossum*, включающие небольшое число видов, имеют высокие поддержки в филогенетическом анализе. Для каждого рода в России обнаружен только один вид: *H. alveolatum*, *L. leucosporum* и *S. arenarium*. Клада *Nothomitra – Sarcoleotia* представлена родом *Sarcoleotia* с единственным видом *S. globosa*. Грибы из рода *Maasoglossum* пока в России не обнаружены.

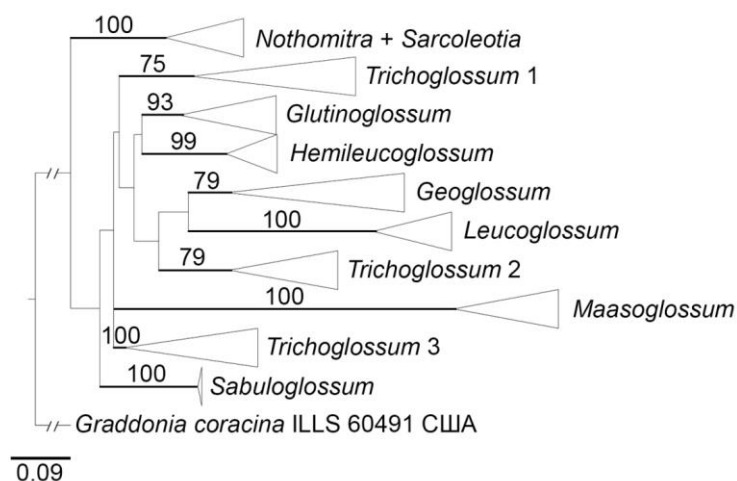


Рисунок 3 — Филогенетическое дерево семейства *Geoglossaceae* на основе ITS–LSU участков, полученное с помощью ML анализа. Ветви клад, соответствующих родам, сколлапсированы. Значения над ветвями показывают BS  $\geq 70\%$ , выделенные полужирным шрифтом ветви показывают значения PP  $\geq 0.95$ . Масштабная линейка представляет собой число нуклеотидных замен

**4.2. Клада *Glutinoglossum*.** Внутри рода *Glutinoglossum* получено 11 поддержанных клад, соответствующих видам, из которых в России представлены: *G. glutinosum*, *G. heptaseptatum*, *G. lumbricale*, *G. orientale* и *G. peregrinans*. *Glutinoglossum circinatum* рассматривается в качестве самостоятельного вида, поскольку помимо генетических различий имеются и морфологические. Виды *G. circinatum*, *G. glutinosum*, *G. lumbricale*, *G. orientale*, *G. peregrinans*, *G. proliferatum*, *G. pseudoglutinosum* и *G. triseptatum* попали в одну надкладу, которую можно рассматривать как *G. glutinosum* – комплекс.

**4.3. Клады *Trichoglossum 1*, *Trichoglossum 2* и *Trichoglossum 3*.** Филогенетический анализ семейства *Geoglossaceae* показал, что род *Trichoglossum* не является монофилетическим и разделяется на клады *Trichoglossum 1*, *Trichoglossum 2* и *Trichoglossum 3*, при этом последовательности образцов, собранных в России, относились к первым двум кладам. Большинство видов и последовательностей рода принадлежат кладе *Trichoglossum 1*. Из выявленных в микобиоте России видов в этой кладе оказались *T. hirsutum*, *T. kunmingense* и *T. velutipes*. Монофилия типового вида *T. hirsutum* не была подтверждена. Клада *Trichoglossum 2* представлена преимущественно последовательностями *T. walteri*, которые образовывали две подклады с голарктическим и австралийским происхождением.

**4.4. Клада *Geoglossum*.** Клада *Geoglossum* сформирована несколькими подкладами, представляющими отдельные виды и видовые комплексы, из которых в России отмечены *G. affine*, *G. cookeanum*, *G. fallax*, *G. hakelieri*, *G. peckianum*, *G. raitviirii*, *G. simile*, *G. sphagnophilum* и *G. umbratile*. В результате филогенетического анализа была показана полифилия вида *G. umbratile*.

**4.5. Филогенетический анализ *tef1-alpha* участка.** В анализ были вовлечены представители ряда видов из родов *Geoglossum*, *Glutinoglossum*, *Leucoglossum* и *Trichoglossum*. В результате анализа были поддержаны клады,

соответствующие родам *Glutinoglossum*, *Leucoglossum* и *Trichoglossum*. Род *Geoglossum* распался на две клады: *G. hakelieri* – *G. fallax* и кладу с остальными видами рода. Род *Glutinoglossum* имел неразрешенную топологию на уровне видов. Полифилетическими таксонами оказались виды *Geoglossum umbratile* и *Trichoglossum hirsutum*.

Результаты, полученные в молекулярно-филогенетическом анализе, лучше согласуются со схемой эволюции геоглоссовых грибов, основанной на морфологических признаках и предложенной Imai (1956), согласно которой эволюция в семействе шла по пути упрощения аскокарпов и окрашивания аскоспор с увеличением числа перегородок.

### Глава 5. Конспект семейства *Geoglossaceae* России

Конспект содержит информацию о семи родах и 24 видах геоглоссовых грибов, известных в России (Рисунок 4), а также включает параграф, посвященный сомнительным и не принятым в данной работе таксонам. Конспект построен по иерархическому принципу, при этом роды и виды расположены в конспекте в алфавитном порядке. Каждый выявленный таксон сопровождается аннотацией, которая включает название, номенклатурный абзац, описание, сведения об экологии и распространении, а также примечание. Для видов дополнительно приводятся данные о распространении в России. Имеются ключи для определения родов и видов. Для родов кратко излагается история изучения, в том числе в России. Для ряда таксонов был изучен типовой материал, результаты изучения которого помещаются после примечания.



Рисунок 4 — Представители геоглоссовых грибов: а — *Geoglossum raitviirii* (LE 303983, голотип); б — *Glutinoglossum peregrinans* (LE 303989); в — *Trichoglossum hirsutum* (LE 303909). Масштабная линейка – 1 см

### Глава 6. Распространение и охрана геоглоссовых грибов в России

#### 6.1. Общие особенности распространения геоглоссовых грибов.

Представители семейства *Geoglossaceae* обнаружены во всех флористических царствах за исключением Капского. Наибольшее число видов (82.8%) выявлено в Голарктическом царстве, что связано с большей изученностью данного региона. Только в этом царстве были отмечены грибы из родов *Leucoglossum*, *Maasoglossum*, *Nothomitra* и *Sabuloglossum*. Роды *Geoglossum*, *Trichoglossum* и

*Glutinoglossum*, включающие большинство видов семейства (85.1%), обитают во всех пяти флористических царствах, в которых отмечены геоглоссовые грибы.

**6.2. Распространение геоглоссовых грибов в России.** В настоящее время проведение полного географического анализа геоглоссовых грибов затруднено. На территории района исследования геоглоссовые грибы обнаружены в Циркумбореальной и Восточноазиатской областях Голарктического царства.

Наибольшее количество видов выявлено в Маньчжурской и Восточноевропейской провинциях. На них приходится 58.3% и 54.2% выявленного разнообразия (14 и 13 видов соответственно) (Рисунок 5). Маньчжурская провинция обладает высокой степенью уникальности выявленного видового состава: в ней обитают пять видов нигде более в России не отмеченных (*Geoglossum affine*, *G. raitviirii*, *Glutinoglossum orientale*, *Hemileucoglossum alveolatum* и *Trichoglossum kunmingense*). Несмотря на тот факт, что в Восточноевропейской провинции также обнаружено значительное число видов геоглоссовых грибов, всего два вида оказались исключительными для этой провинции (*Glutinoglossum lumbricale* и *Leucoglossum leucosporum*). Наиболее перспективными провинциями для обнаружения редких и новых видов представляются Кавказская и Алтае-Саянская.

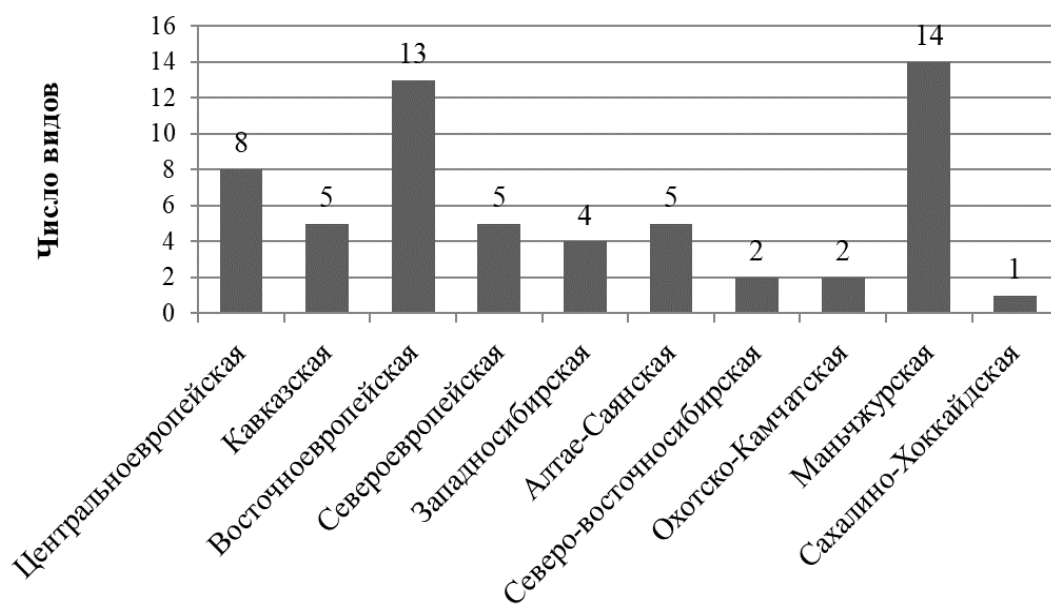


Рисунок 5 — Диаграмма распределения обнаруженных в России видов по провинциям. Цифры соответствуют числу видов

**6.3. Охрана геоглоссовых грибов в России.** Многие виды геоглоссовых грибов подлежат охране в разных странах Европы (Федосова, 2013), что связано с редкостью этих грибов, уникальностью сообществ и недостаточной изученностью группы в целом. На сегодняшний день в России охраняются три вида: *Geoglossum sphagnophilum* (как *G. glabrum*) в Тульской области (Попов, Светашева, 2010), *Trichoglossum walteri* в Республике Мордовия (Федосова, 2017б) и *Leucoglossum leucosporum* в Ленинградской области (Попов, Федосова, 2018). Еще два вида: *Sarcoleotia globosa* и *Glutinoglossum glutinosum* — находятся

в мониторинговых списках Ханты-Мансийского автономного округа – Югры и Республики Татарстан (Филиппова, 2013; Список..., 2016).

## **Глава 7. Экологическая характеристика геоглоссовых грибов в России**

**7.1. Общие особенности экологических предпочтений геоглоссовых грибов.** По отношению к режиму увлажнения большинство геоглоссовых грибов являются гигрофилами (Nannfeldt, 1942; Райтвийр, 1971, 1991; Arauzo, Iglesias, 2014). Важными оказываются микроклиматические условия, создаваемые микроформами рельефа и растениями вблизи аскокарпов (Arauzo, Iglesias, 2014; Fedosova, Kovalenko, 2015). Грибы семейства *Geoglossaceae* обнаружены как на уровне моря, так и в высокогорьях (до 4000 м в Гималаях); в России геоглоссовые грибы были отмечены до высоты 2000 м (на Кавказе). Субстратами для геоглоссовых грибов являются почва и растительные остатки. Для большинства родов и видов геоглоссовых грибов трофический статус пока остается неясным, но имеются первые данные об образовании эктомикоризы грибами из рода *Geoglossum* и сапротрофии некоторых представителей из рода *Trichoglossum* (Wang et al., 2011). Геоглоссовые грибы встречаются в разных типах сообществ зачастую вместе с редкими видами и группами видов из семейств *Clavariaceae*, *Entolomataceae* и *Hygrophoraceae*. Период плодоношения геоглоссовых грибов различается в зависимости от широты места, высоты над уровнем моря, времени года и сезона дождей. Продолжительность жизни отдельных аскокарпов около 3–4 недель (Arauzo, Iglesias, 2014).

**7.2. Изучение экологии геоглоссовых грибов в России.** Разрозненные сведения об экологии геоглоссовых грибов в России можно почерпнуть из работ, посвященных анализу микобиоты некоторых типов сообществ: хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока России, луговых сообществ Северо-Запада, верховых болот Западной Сибири (Богачева, 2005б, 2006, 2008; Попов и др., 2005; Филиппова, 2014; Filippova et al., 2014; Filippova, Thormann, 2014). Во всех этих работах геоглоссовые грибы рассматриваются в качестве сапротрофов.

**7.3. Субстратная приуроченность геоглоссовых грибов в России.** Настоящее исследование показало, что большинство выявленных видов семейства *Geoglossaceae* (23 вида, 95.8%) обитает на почве. Наиболее предпочтительным субстратом для геоглоссовых грибов оказались богатые гумусом почвы (10 видов, 41.7%) (Таблица 1). Меньше всего видов выявлено на подстилке (3 вида, 12.5%) и на торфяных и сильно увлажненных почвах (4 вида, 16.7%), при этом доля видов, уникальных для торфяных и сильно увлажненных почв, высока. На подстилке обитают в основном неспецифичные виды, для которых данный субстрат не является единственным. Для некоторых видов важен тип почвы и/или подстилающей породы. Например, *Glutinoglossum glutinosum* предпочитает почвы на кислых породах, в то время как *Geoglossum cookeanum* – карбонатные почвы. Восемь видов (33.3%) являются неспецифичными и заселяют два или более типов субстрата. Виды, обнаруженные от восточных до западных границ России, в европейской части, как правило, обитают на почве, в то время как на Дальнем Востоке образуют аскокарпы на гнилой древесине или подстилке.



Таблица 1 — Субстратная приуроченность видов семейства *Geoglossaceae*, отмеченных в России

Род	На почве					На растительных остатках	
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Geoglossum</i>	2	2	3	3	6	–	2
<i>Glutinoglossum</i>	–	3	3	3	1	–	1
<i>Hemileucoglossum</i>	–	–	–	–	–	1	1
<i>Leucoglossum</i>	–	–	1	–	–	–	–
<i>Sabuloglossum</i>	–	1	–	–	–	–	–
<i>Sarcoleotia</i>	1	–	–	–	–	–	–
<i>Trichoglossum</i>	1	2	2	4	1	2	1
Общее количество видов	4	8	9	10	8	3	5
% от общего количества видов	16.7	33.3	37.5	41.7	33.3	12.5	20.8

Примечание — Цифрами обозначены субстраты: 1 — торфяные и сильно увлажненные, затопляемые почвы; 2 — песчаные и глинистые почвы; 3 — карбонатные почвы; 4 — богатые гумусом почвы; 5 — почва; 6 — подстилка; 7 — погребенная гнилая древесина.

**7.4. Местообитания геоглоссовых грибов в России.** Наибольшее разнообразие представителей семейства *Geoglossaceae* в России приходится на лесные местообитания (75.0%) (Таблица 2), в частности на смешанные леса (58.3%). Также велико видовое богатство геоглоссовых грибов в луговых сообществах (50.0%). Наиболее часто представители семейства *Geoglossaceae* отмечаются на умеренно-увлажненных лугах (41.7%). Стоит отметить, что лесные местообитания геоглоссовых грибов связаны преимущественно с лесами Дальнего Востока и Сибири, а луговые — с европейской частью России. В прибрежных местообитаниях и болотах было отмечено всего по три вида геоглоссовых грибов (12.5%). При этом прибрежные дюны являются единственным местообитанием в России для *Sabuloglossum arenarium*, а болота — для *Geoglossum sphagnophilum* и *Sarcoleotia globosa*. Среди геоглоссовых грибов имеются виды с широкой экологической амплитудой, встречающиеся во всех (*Trichoglossum hirsutum*) или нескольких типах местообитаний. Зачастую такие виды обитают в луговых сообществах европейской части России и в лесных сообществах Сибири и Дальнего Востока.

**7.5. Сроки плодоношения геоглоссовых грибов в России.** Оптимальным временем плодоношения геоглоссовых грибов в России является период с августа по сентябрь, хотя отдельные экземпляры наблюдаются с конца июня по конец октября. На плодоношение и его обилие влияют количество осадков в

летний период и время наступления заморозков и выпадения первого снега. Кроме того, одни виды плодоносят не каждый год, другие – ежегодно.

Таблица 2 — Распределение геоглоссовых грибов по типам местообитаний

Род	В	D	E	G	Число видов, выявленных в России
<i>Geoglossum</i>	–	1	5	8	10
<i>Glutinoglossum</i>	1	–	4	5	6
<i>Hemileucoglossum</i>	–	–	–	1	1
<i>Leucoglossum</i>	–	–	1	–	1
<i>Sabuloglossum</i>	1	–	–	–	1
<i>Sarcoleotia</i>	–	1	–	–	1
<i>Trichoglossum</i>	1	1	2	4	4
Число видов	3	3	12	18	24
% от общего числа видов	12.5	12.5	50	75	100

Примечание — Буквами обозначены местообитания: В — прибрежные местообитания; D — олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные болота; E — луга и земли с доминированием злаков, мхов или лишайников; G — леса и лесные массивы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования выделены и описаны пять этапов в истории изучения геоглоссовых грибов. Обобщены сведения обо всех на данный момент упомянутых в литературе таксонах семейства *Geoglossaceae* в России, их распространении и экологии. Проведена ревизия гербарного материала, анализ изученных образцов и сопоставление с данными, указанными в литературе.

Охарактеризованы морфологические признаки, используемые в систематике геоглоссовых грибов, и даны диапазоны их варьирования. Выявлены диагностически значимые для семейства признаки и ряд ограничений в их использовании. Обнаружено, что реакция стенки сумок в MLZ и IKI, место начала щетинок, а также поверхность ножки, в том числе характер и плотность щетинок, имеют диагностическое значение. Для ряда таксонов зарегистрировано образование конидий, в том числе для некоторых таксонов впервые.

Проведен молекулярно-филогенетический анализ семейства *Geoglossaceae* с привлечением значительного числа образцов, собранных в России. Полученные результаты были сопоставлены со схемами и направлениями эволюции геоглоссовых грибов, предложенными G. Masee (1897) и Imai (1956).

Видовое разнообразие семейства *Geoglossaceae* в России пересмотрено на основе морфологического и молекулярно-филогенетического подходов. В результате ревизии составлен конспект видов, включающий идентификационные

ключи, подробные описания видов, информацию об экологии и распространении. В ходе исследования с изучаемой территории описано пять новых для науки видов, выявлено 11 новых для России видов, ряд таксонов (11) исключен из списка видов семейства *Geoglossaceae* России. Итогом работы с типовым материалом стала типификация трех таксонов. Название одного таксона предложено для консервации против более раннего омонима.

Проведен анализ распространения геоглоссовых грибов по территории России. Выявлены провинции с наибольшим разнообразием грибов этой группы. Проведено сравнение видового состава территории исследования с другими регионами. В результате анализа данных о распространении видов семейства *Geoglossaceae* к уже охраняющимся в отдельных регионах и находящимся в мониторинговых списках видам были добавлены еще два: *Trichoglossum walteri* (включенный в Красную книгу Республики Мордовия) и *Leucoglossum leucosporum* (занесенный в Красную книгу Ленинградской области).

Показаны основные тенденции и закономерности экологических преферендумов геоглоссовых грибов в России. Выявлены трофически специализированные (поселяющиеся на одном типе субстрата) и неспециализированные (заселяющие два и более типа субстрата) виды. Выделены наиболее и наименее заселяемые местообитания геоглоссовых грибов в России. Обнаружена тенденция смены субстрата и типа сообществ у пластичных видов с широкой экологической амплитудой, распространенных в широтном направлении. В европейской части России эти виды, как правило, обитают на почве в луговых сообществах, в то время как на Дальнем Востоке и в Сибири формируют аскокарпы на гнилой древесине или подстилке в лесных ценозах. Определены сроки и наиболее оптимальный период плодоношения геоглоссовых грибов в России.

К перспективам исследования следует отнести решение вопросов, связанных с полифилетичностью рода *Trichoglossum* и видов *Geoglossum umbratile*, *T. hirsutum* и *T. walteri*. Данные таксоны нуждаются в критической ревизии с привлечением большего числа типовых образцов видов и внутривидовых таксонов, а также увеличением выборки.

Второе направление дальнейшего развития исследования заключается в продолжении изучения разнообразия геоглоссовых грибов в России в первую очередь в малоизученных регионах и горных провинциях. Это позволит выявить новые виды, уточнить распространение уже известных, а также провести географический и ареалогический анализы и расширить представления об экологии группы. Интересным является выяснение причин смены субстрата и типа сообществ у видов, распространенных в широтном направлении.

## ВЫВОДЫ

1. Видовое разнообразие семейства *Geoglossaceae* в России составляет 27.6% от общего разнообразия семейства. На настоящий момент в микобиоте России геоглоссовые грибы представлены 24 видами из семи родов – *Geoglossum* (10 видов), *Glutinoglossum* (6 видов), *Hemileucoglossum* (1 вид), *Leucoglossum* (1 вид), *Sabuloglossum* (1 вид), *Sarcoleotia* (1 вид), *Trichoglossum* (4 вида). Общее число таксонов до исследования и после не изменилось за счет одинакового

количества выявленных для России новых видов и не принятых в работе таксонов.

2. В качестве наиболее значимых диагностических признаков следует рассматривать микроскопические (характеристики сумок и аскоспор, апикальной части парафиз, реакцию стенки сумок в MLZ и IKI, строение поверхности ножки). Ведущую роль для разделения родов играют характеристики формы и поверхности аскокарпов, реакция стенки сумок в MLZ и IKI, цвет и наличие перегородок в аскоспорах. Размерные характеристики сумок и аскоспор, число перегородок в аскоспорах, характеристики парафиз и их апикальных клеток, а также строение поверхности ножки имеют первостепенное значение для разграничения видов. Универсальных признаков для определения геоглоссовых грибов или разграничения родов и видов не существует, поэтому необходимо использовать совокупность признаков.

3. Проведенные молекулярно-генетические исследования подтвердили систему семейства, принятую в настоящее время. Полученные результаты лучше соответствуют представлениям Imai (1956). Эволюция в семействе *Geoglossaceae* наиболее вероятно шла по пути упрощения аскокарпов (от дифференцированных к менее дифференцированным) и окрашивания аскоспор с увеличением числа перегородок (от одноклеточных гиалиновых к многоклеточным окрашенным).

4. Исследование подтвердило неравномерное распространение геоглоссовых грибов в России. Наибольшее видовое разнообразие характерно для Маньчжурской (58.3% от выявленных в России видов) и Восточноевропейской провинций (54.2%), что связано с наличием подходящих местообитаний и субстратов в этих провинциях, а также степенью их изученности. На территории исследования (Циркумбореальной и Восточноазиатской флористических областях) отмечено значительное число видов (50%), встречающихся также в Атлантическо-Североамериканской флористической области Голарктического царства.

5. Характеристики субстрата влияют на распространение и образование аскокарпов. Наиболее благоприятным субстратом для образования аскокарпов являются почвы. На почве обитают 95.8% видов, обнаруженных в России, при этом наиболее предпочтительными оказались богатые гумусом почвы, на которых обитают 41.7% видов. Большинство видов являются трофически специализированными (66.7%), которые заселяют один тип субстрата. При этом большая часть трофически специализированных видов обитает на почве, в то время как растительные остатки заселяют виды, как правило, трофически неспециализированные.

6. Наибольшее разнообразие геоглоссовых грибов представлено в лесных местообитаниях (75.0% от выявленных видов), из которых основная часть видов обитает в смешанных лесах (58.3%). Также велико видовое богатство геоглоссовых грибов, особенно в европейской части, в луговых сообществах (50.0%). Большая часть выявленных видов (62.5%) встречается в одном типе сообществ. В России оптимальный период плодоношения геоглоссовых грибов длится с августа по сентябрь, что соответствует времени плодоношения данной группы грибов во многих регионах мира.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### В изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Crous P. W., Wingfield M. J., Burgess T. I., Carnegie A. J., Hardy G. E. St. J., Smith D., Summerell B. A., Cano-Lira J. F., Guarro J., Houbraken J., Lombard L., Martín M. P., Sandoval-Denis M., Alexandrova A. V., Barnes C. W., Baseia I. G., Bezerra J. D. P., Guarnaccia V., May T. W., Hernández-Restrepo M., Stchigel A. M., Miller A. N., Ordoñez M. E., Abreu V. P., Accioly T., Agnello C., Agustin Colmán A., Albuquerque C. C., Alfredo D. S., Alvarado P., Araújo-Magalhães G. R., Arauzo S., Atkinson T., Barili A., Barreto R. W., Bezerra J. L., Cabral T. S., Camello Rodríguez F., Cruz R. H. S. F., Daniëls P. P., da Silva B. D. B., de Almeida D. A. C., de Carvalho Júnior A. A., Decock C. A., Delgat L., Denman S., Dimitrov R. A., Edwards J., **Fedosova A. G.** et al. Fungal Planet description sheets: 625–715 // *Persoonia*. — 2017. — Vol. 39. — P. 270–467.

2. Crous P. W., Wingfield M. J., Richardson D. M., Le Roux J. J., Strasberg D., Edwards J., Roets F., Hubka V., Taylor P. W. J., Heykoop M., Martín M. P., Moreno G., Sutton D. A., Wiederhold N. P., Barnes C. W., Carlavilla J. R., Gené J., Giraldo A., Guarnaccia V., Guarro J., Hernandez-Restrepo M., Kolařík M., Manjón J. L., Pascoe I. G., Popov E. S., Sandoval-Denis M., Woudenberg J. H. C., Acharya K., Alexandrova A. V., Alvarado P., Barbosa R. N., Baseia I. G., Blanchette R. A., Boekhout T., Burgess T. I., Cano-Lira J. F., Čmoková A., Dimitrov R. A., Dyakov M. Yu., Dueñas M., Dutta A. K., Esteve-Raventós F., **Fedosova A. G.** et al. Fungal Planet description sheets: 400–468 // *Persoonia*. — 2016. — Vol. 36. — P. 316–458.

3. **Fedosova A. G.** (2520) Proposal to conserve the name *Geoglossum uliginosum* Hakelier against *G. uliginosum* (Pers.) P. Crouan et H. Crouan (*Ascomycota: Geoglossaceae*) // *Taxon*. — 2017. — Vol. 66, № 3. — P. 750–751.

4. **Fedosova A. G.**, Kovalenko A. E. Studies on the geoglossoid fungi of Russia: the genus *Leucoglossum* // *Mycological Progress*. — 2015. — Vol. 14, Is. 5. — Art. 26. — P. 1–11.

5. **Fedosova A. G.**, Popov E. S., Lizoň P., Kučera V. Towards an understanding of the genus *Glutinoglossum* with emphasis on the *Glutinoglossum glutinosum* species complex (*Geoglossaceae, Ascomycota*) // *Persoonia*. — 2018. — Vol. 41. — P. 18–38.

6. Морозова О. В., Малышева Е. Ф., Попов Е. С., Псурцева Н. В., **Федосова А. Г.**, Коваленко А. Е. Редкие и новые для Псковской области виды макромицетов из Изборско-Мальской долины // *Новости систематики низших растений*. — 2015. — Т. 49. — С. 186–203.

### В сборниках трудов, материалов и тезисов конференций

7. Морозова О. В., Попов Е. С., **Федосова А. Г.** Редкие и новые для Новгородской области виды грибов из Батецкого района // *Полевой сезон – 2012: Исследования и природоохранные действия на особо охраняемых природных территориях Новгородской области : материалы региональной научно-практической конференции (г. Валдай, 9–10 ноября 2012 г.) / сост. и общ. ред. Е. М. Литвинова*. — Великий Новгород : Печатный двор «Великий Новгород», 2014. — С. 9–12.

8. **Федосова А. Г.** Виды рода *Trichoglossum* (*Geoglossaceae, Ascomycota*) с восьмиклеточными спорами: новое или хорошо забытое старое? // *IV (XII) Международная ботаническая конференция молодых учёных в Санкт-Петербурге : материалы конференции (г. Санкт-Петербург, 22–28 апреля 2018)*. — СПб. : БИН РАН, 2018. — С. 220–221.

9. **Федосова А. Г.** Геоглоссовые грибы России: род *Glutinoglossum* // *III (XI) Международная ботаническая конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге :*

тезисы докладов (г. Санкт-Петербург, 04–09 октября 2015 года). — СПб. : БИН РАН, 2015. — С. 41.

10. **Федосова А. Г.** Новые для России виды рода *Trichoglossum* // Актуальные проблемы экологии. В 2 ч. Ч. 1 : материалы X международной научно-практической конференции (Беларусь, г. Гродно, 1–3 октября 2014 г.) / гл. ред. В. Н. Бурдь. — Гродно : ГрГУ им. Я. Купалы, 2014. — С. 48–50.

11. **Федосова А. Г.** Объем и морфологическая дифференциация рода *Trichoglossum* (*Geoglossaceae*, *Ascomycota*) // Современная микология в России. Т. 6 : материалы 4-го Съезда микологов России (г. Москва, 12–14 апреля 2017 г.) / гл. ред. Ю. Т. Дьяков. — М. : Национальная академия микологии, 2017а. — С. 3–4.

12. **Федосова А. Г.** Опыт монографической обработки рода *Trichoglossum* Boud. в России // Ломоносов – 2014: XXI Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция «Биология» : тезисы докладов (г. Москва, 7–11 апреля 2014 г.) / сост. Е. В. Ворцепнева. — М. : Издательство Московского университета, 2014. — С. 185.

13. **Федосова А. Г.** Распространение, экология и охрана грибов рода *Trichoglossum* в России // Актуальные проблемы экологии : сборник научных статей по материалам XI Международной научно-практической конференции (Беларусь, г. Гродно, 5–7 октября 2016 г.) / отв. ред. В. Н. Бурдь. — Гродно : ГрГУ им. Я. Купалы, 2016. — С. 74–76.

14. **Федосова А. Г.** Род *Geoglossum* в Европе: экология и охрана // Актуальные проблемы экологии. В 2 ч. Ч. 1 : материалы IX международной научно-практической конференции (Беларусь, г. Гродно, 23–25 октября 2013 г.) / гл. ред. И. Б. Заводник. — Гродно : ГрГУ им. Я. Купалы, 2013. — С. 48–50.

15. **Fedosova A. G.**, Kučera V. Species of the genus *Trichoglossum* with 7-septate ascospores (*Geoglossaceae*, *Ascomycota*) // XX Symposium of Baltic Mycologists and Lichenologists : Book of abstracts (Poland, Gdańsk, 25–29 September 2017) / ed. M. Kukwa. — Gdańsk : [s. n.], 2017. — P. 29.

16. **Fedosova A. G.**, Popov E. S. Preliminary data on the species diversity of *Geoglossum* Pers. (*Geoglossomycetes*, *Ascomycota*) in the Northwestern Federal District of Russia // XIX Symposium of the Baltic Mycologists and Lichenologists : Programme and Abstracts (Latvia, Talsi region, Šķēde, 22–26 September 2014). — Šķēde : [s. n.], 2014. — P. 15.

#### В монографиях

17. Малышева В. Ф., Малышева Е. Ф., Кияшко А. А., Коваленко А. Е., Псурцева Н. В., **Федосова А. Г.**, Волобуев С. В., Попов Е. С., Филиппова И. П., Васильев Н. А., Сонникова А. Е. Грибы и мхи Саяно-Шушенского заповедника. Конспект флоры. — Шушенское : [б. и.], 2017. — 172 с.

#### Очерки в Красных книгах

18. **Федосова А. Г.** Трихоглоссум Уолтера – *Trichoglossum walteri* (Berk.) E.J. Durand // Красная книга Республики Мордовия: в 2 т. Т. 1: Редкие виды растений и грибов. Изд. 2-е, перераб. / науч. ред. и сост. Т. Б. Силаева. — Саранск : Издательство Мордовского университета, 2017. — С. 294.

19. Попов Е. С., **Федосова А. Г.** Лейкоглоссум белоспоровый – *Leucoglossum leucosporum* (Berkert et Hardtke) S. Arauzo // Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира / гл. ред. Д. В. Гельтман. — СПб. : Марафон, 2018. — С. 585–586.