

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И АРЕАЛЫ ОСНОВНЫХ ТОКСИНОПРОДУЦИРУЮЩИХ ГРИБОВ РОДА *FUSARIUM*

Т.Ю. Гагкаева, О.П. Гаврилова, М.М. Левитин

Всероссийский НИИ защиты растений (ВИЗР), Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: t.gagkaeva@yahoo.com

Род *Fusarium* включает виды грибов, разнообразные по типу питания (сапротрофы, некротрофы, биотрофные патогены, эндофиты) и способности образовывать вторичные метаболиты, в том числе высокотоксичные. Среди грибов рода *Fusarium* выявлены виды с широкой экологической валентностью, встречающиеся повсеместно (например, *Fusarium poae* и *F. sporotrichioides*), и виды, требовательные по отношению к отдельным факторам окружающей среды, существующие в виде более или менее локальных популяций (например, *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. cerealis*). Способность грибов приспосабливаться к различным условиям среды связана с их генетической пластичностью и метаболическим разнообразием. Системный подход к изучению видовых комплексов характеризует эколого-биохимические аспекты существования грибов *Fusarium* (широта ареалов, приуроченность к определенным климатическим условиям, трофическая специализация), а также позволяет выявлять процессы видообразования и генетической адаптации. Недавно описаны новые для науки виды грибов (*F. ussuriicum* и *F. sibiricum*) на дальневосточной территории России и в Сибири, что не исключает их выявления в других регионах. Приведен обзор распространения наиболее опасных видов грибов рода *Fusarium*, способных продуцировать высокотоксичные трихотеценовые метаболиты. Знание ареалов токсинопродуцирующих видов грибов позволяет прогнозировать и предотвращать загрязнение микотоксинами урожая зерна и продуктов его переработки и, тем самым, снизить риск заболеваний человека и животных.

Ключевые слова: грибы, *Fusarium*, виды, ареалы, микотоксины.

BIODIVERSITY AND DISTRIBUTION OF THE MAIN TOXIGENIC *FUSARIUM* FUNGI

T.Yu. Gagkaeva, O.P. Gavriloa, M.M. Levitin

All-Russia Institute of Plant Protection (VIZR), St. Petersburg, Russia

E-mail: t.gagkaeva@yahoo.com

Fusarium is a large complex genus of fungi comprising pathogenic biotrophs, saprotrophs and endophytes, some of which produce mycotoxins. Certain *Fusarium* species are more broadly adapted to environmental variability (*Fusarium poae*, *F. sporotrichioides*) than others (*F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. cerealis*). The adaptivity of fungi to variable environments reflects their genetic plasticity and metabolic diversity. Their high genome diversity may be instrumental in speciation. Assessing the diversity of *Fusarium* species reveals different genetic lineages. Some of the new phylogenetic species are associated with geographical region, particularly in Russian Far East and Siberia (*F. ussuriicum*, *F. sibiricum*), but this does not rule out the possibility of their detection in other regions of the world. Data on the biogeography of the most toxigenic *Fusarium* species in Russia are reviewed. Knowing the distribution of toxigenic *Fusarium* species makes it possible to predict and prevent grain crops and products contamination with mycotoxins and, thus, to reduce the risk of human and animal diseases.

Keywords: fungi, *Fusarium*, species, distribution areas, mycotoxins.

Введение

Микроскопические анаморфные грибы рода *Fusarium* (фузариевые грибы) в современной систематике относятся к семейству *Nectriaceae* (порядок Нурокреалес, подкласс Нурокреомицетидеае, класс *Sordariomycetes*, отдел *Ascomycota*). Телеоморфы (половая стадия жизненного цикла), свойственные родам *Gibberella* и *Haematonectria* того же семейства, у многих видов *Fusarium* отсутствуют или неизвестны.

Некоторые представители рода *Fusarium* имеют большое практическое значение вследствие способности вызывать заболевания у растений, получившие название фузариозы, а также у животных, в том числе у человека.

Фузариоз зерна – широко распространенное заболевание злаковых культур, повсеместно снижающее урожай и качество сельскохозяйственной продукции. Уникальной особенностью этого заболевания является специфическая этиология – участие целого ком-

плекса разнообразных видов грибов рода *Fusarium* в инфекционном процессе. Многие виды фузариевых грибов способны в процессе жизнедеятельности образовывать токсичные вторичные метаболиты – микотоксины (от греч. *μύκης* – гриб + *τοξικόν* – яд), в результате чего зерно становится непригодным для использования в пищу и на корм.

Массовые отравления людей и животных микотоксинами известны с давних времен. Письменные упоминания о явлениях, которые с современных позиций можно интерпретировать как проявления микотоксикозов, встречаются в Ветхом Завете, в трактатах Древнего Египта, Греции, Рима. Несмотря на то, что микотоксины являются постоянной серьезной угрозой здоровью людей и домашних животных во всем мире, ученые занялись тщательным изучением этой проблемы только в середине прошлого века. Опасность микотоксинов настолько высока, что решению этой проблемы уделяют внимание

такие организации мирового сообщества, как Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН (ФАО), Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ), Всемирная экологическая организация (ЮНЕП) и многие другие.

Фузариоз зерна и микотоксикозы в России

В Российской империи первые случаи массового отравления людей и животных зерном и хлебом были отмечены на Дальнем Востоке. Первые официальные сведения об этом заболевании относятся к 1882 г. в Южно-Уссурийском крае, хотя отравления при употреблении большого зерна на этой территории наблюдали задолго до этого [24]. Потребление фузариозного зерна у людей и животных вызывало рвоту, поражение центральной нервной системы, приводящее к возбуждению и судорогам, расстройствам зрения. Начальные симптомы часто напоминали отравление алкоголем, поэтому в народе такое зерно и вызываемое им заболевание называли «пьяный хлеб».

Первым исследователем фузариоза в Приморье был сотник казачьего полубатальона Н.А. Пальчевский [25]. За помощью в исследованиях он обратился к профессору в Санкт-Петербурге М.С. Воронину, который, проведя анализ присланного ему растительного материала, предположил, что причиной «пьяного хлеба» является гриб *Fusarium roseum* (современное название *F. graminearum*). Этот патоген вызывает появление видимого розового налёта на колосьях, представляющего спороношение гриба [2]. В дальнейшем изучение фузариоза хлебных злаков на Дальнем Востоке продолжили А.А. Ячевский [34], Н.А. Наумов [24], И.Н. Абрамов [1].

В 1973 г. японские исследователи Т. Йошизава (Т. Yoshizawa) и Н. Мороока (Н. Murooka) выделили и идентифицировали само токсичное вещество дезоксиноленол (ДОН), которое было названо vomitoxin (от английского vomiting – рвота) [54].

Другое массовое заболевание людей, связанное с фузариевыми грибами, – септическая ангина, позже названное алиментарно-токсическая алейкия (АТА), – отмечалось в 30–40-е гг. прошлого века. Заболевания людей и животных в результате употребления зерновых культур, пораженных фузариевыми грибами, отмечались среди сельского населения Алтайского края, Куйбышевской, Чкаловской (ныне Оренбургская), Саратовской, Ульяновской, Тамбовской, Ярославской, Кировской областей, Казахстана, Татарии и Башкирии, на территории современных Финляндии, Карелии, Ленинградской и Новгородской областей, в районах северо-восточной и центральной частей России [11, 29, 32].

Употребление в пищу плесневелого или перезимовавшего на необработанных полях под снегом зерна приводило к заболеванию, а часто и к летальному исходу. Заболевание сопровождалось головной болью, высокой температурой, ознобом, болями в мышцах и суставах, тошнотой и рвотой. Впоследствии начинался геморрагический диатез с образованием кровоточащих некротических язв на слизистых пищеварительного тракта и коже, приводивших к высокой степени летальных исходов. Такие же симптомы наблюдались у домашних животных, поедающих солому, оставленную под снегом до весны.

Усилия многих ученых того времени были направлены на выявление этиологии этого заболевания, были предложены различные версии, включая бактериальную, вирусную инфекционную природу заболевания, авитаминоз. Только в 1944 г. удалось установить, что его причиной является гриб *F. sporotrichioides*, образующий токсичные метаболиты [29]. Длительность поисков причин АТА была связана с тем, что *F. sporotrichioides* не образует видимых симптомов поражения колоса и зерна. Выявить наиболее токсичный метаболит, продуцируемый грибом *F. sporotrichioides*, смогли только в 1968 г. японские ученые, назвавшие его Т-2 токсин [79].

Заболевания «пьяный хлеб» и АТА, связанные с употреблением фузариозного зерна и приведшие к массовым отравлениям людей и животных, являются классическими примерами опасности грибов *Fusarium* и продуцируемых ими микотоксинов для человека.

Эпидемия (эпифитотия) фузариоза на территории России впервые отмечена на Северном Кавказе в 1932–1933 гг. [28, 32]. Мощное нарастание фузариоза зерновых на Северном Кавказе произошло в 1980-е гг., когда на обширной территории посевов зерновых внедрялись интенсивные технологии, включающие возделывание высокоурожайных сортов при повышенных дозах азотных удобрений и минимальных обработках почвы. Сложившиеся критические погодные условия, способствовавшие развитию фузариевых грибов, привели к их массовому развитию. Основным возбудителем заболевания в те годы в Северо-Кавказском регионе являлся *F. graminearum*, его доля в комплексе фузариевых грибов составляла 80–90% [22, 8]. В начале 1970-х гг. эпифитотии фузариоза возникли на юге Украины и в Крыму [31].

Произошедшие крупнейшие эпифитотии фузариоза демонстрируют, какой значительный вред здоровью людей и экономике страны могут нанести микроскопические грибы, проводящие в сапротрофной стадии большую часть своей жизни. Даже при отсутствии случаев массовых острых микотоксикозов постоянное поступление низких уровней микотоксинов вместе с загрязненной пищей и кормами может приводить к необратимым изменениям в организме человека и животных.

Биоэкологические особенности грибов рода *Fusarium*

Обладая высокой метаболической активностью и адаптационной способностью, грибы рода *Fusarium* встречаются в различных местообитаниях. Ареал является важнейшей биогеографической характеристикой определенного вида гриба. Широкое или узколокальное распространение определяется биологическими особенностями вида и природно-климатическими особенностями региона. Возникновение эпифитотий или единичное выявление фузариевых грибов в регионе определяется, в первую очередь, условиями среды и зависит от ежегодных метеорологических флуктуаций.

Изучением комплекса патогенов зерна в нашей стране в региональном аспекте занимались многие исследователи [8, 9, 13–15, 18, 20, 21, 23, 26]. В 2004 г. опубликована обобщающая информация о распространении видов грибов рода *Fusarium* в основных

зерносеющих регионах России, в том числе представленная в виде геоинформационных карт [12]. В этой работе показаны ареалы и частота встречаемости видов грибов в партиях зерна, обозначены эпифитотийно опасные зоны возникновения фузариоза. Постоянно находящаяся под влиянием условий окружающей среды картина распространения грибов в растительных сообществах, безусловно, меняется с течением времени. Ряд наблюдений подтверждают, что фиксируемые в последние годы изменения климата приводят к изменению видового состава грибов в некоторых регионах [19, 39, 64].

Оценка существующего разнообразия грибов рода *Fusarium* сталкивается со сложностью дифференциации видового состава. Знание отличий (диагностических границ) конкретных видов грибов и их точная идентификация имеют значение для выявления структуры микоценозов, отслеживания происходящих в них изменений во времени и в пространстве. По словам А. А. Ячевского [35], «...между физиологическими свойствами и строением живого существа имеется самая тесная связь, и всякое биологическое изменение в конце концов неизбежно влечет за собой более или менее явную модификацию морфологических изменений». Перекрывающийся диапазон морфологических признаков, их ограниченность и нестабильность, а также субъективность их восприятия часто приводят к описанию «видов-двойников», представляющих совокупность генетически различных видов, и, как следствие, к невозможности корректно идентифицировать виды [5]. Существующее разнообразие грибов с размытыми границами видов представляет собой следствие постоянно происходящего в природе процесса видообразования. По-видимому, это общее явление: морфологическому эволюционному взрыву предшествует длительный период молекулярной дивергенции [17].

Установление таксономического ранга некоторых видов с недостаточной четкой морфологической дифференциацией – существующая, но решаемая сегодня проблема систематики грибов. Активно используемое в последние годы сочетание традиционных и современных методов микологии, биохимии, молекулярной генетики позволяет уточнять границы спорных видов, выявлять новые виды грибов, имеющие морфологически сходные характеристики с уже известными видами, и устанавливать их филогенетические связи [36, 59, 68]. Возникшие возможности идентификации позволяют на новом уровне решать различные исследовательские задачи в процессе познания биологического разнообразия и его изменения во времени. Например, обычно считают, что *F. oxysporum* и *F. solani* распространены повсеместно в почвах в любом месте на планете. Существующая сегодня концепция вида для этих групп предполагает существование комплекса видов *Fusarium oxysporum* species complex и *F. solani* species complex [40, 52, 59, 89]. Некоторые его представители могут быть распространены повсеместно, однако другие имеют локальное распространение. Биогеографические модели для этих видов должны быть рассмотрены и пересмотрены в свете узкой концепции вида [75].

Детальное изучение видовых комплексов характеризует эколого-биохимические аспекты пластичности грибов *Fusarium* (широта ареалов, приуроченность к определенным климатическим условиям,

трофическая специализация), а также позволяет выявлять процессы видообразования и генетической адаптации. Пространственная изолированность влечет за собой формирование локальных популяций, которые в результате изоляции могут обособиться и приобрести самобытные свойства. Разнообразие эколого-географических условий нашей страны, растительного мира позволяют выявлять уникальное биоразнообразие грибов, в том числе относящихся к роду *Fusarium*.

Ареалы основных токсинообразующих грибов *Fusarium*

Среди грибов рода *Fusarium* известны многочисленные продуценты разнообразных биологически активных веществ, в том числе токсичных для человека и животных. Наиболее широко распространенная и изученная группа метаболитов, продуцируемых грибами рода *Fusarium*, – трихотеценовые микотоксины. По химическому строению они подразделяются на группу А (Т-2 и НТ-2 токсины, ди-ацетоксисцирпенол и их производные) и группу В (дезоксиниваленол (ДОН), ниваленол (НИВ) и их производные) [53, 54, 79]. Трихотеценовые микотоксины представляют значительную угрозу для здоровья при употреблении контаминированного зерна, идущего на пищевые и кормовые цели.

Показано, что филогенетически близкие виды *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. ussurianum*, *F. vorosii* образуют в основном трихотеценовые микотоксины группы В [60]. Для *F. graminearum* характерно образование ДОН и его ацетатных производных 3АсДОН и/или 15АсДОН, однако исследователи из США, Китая и Европы выявили изоляты, образующие НИВ [42, 47, 55]. Особенно часто изоляты НИВ-хемотипа выделяют с кукурузы. До настоящего времени на территории России НИВ-хемотип гриба *F. graminearum* не обнаружен. Для *F. ussurianum* характерно образование ДОН и 3АсДОН метаболитов, для *F. vorosii* – ДОН и 15АсДОН [85]. Метаболитный профиль *F. culmorum* сходен с *F. graminearum* [70], но на территории России выявлены только 3АсДОН-изоляты гриба [84, 85]. Вид *F. cerealis*, морфологически сходный с этой группой видов, образует микотоксин НИВ. Его также образует вид *F. poae*, который, в свою очередь, морфологически и филогенетически близок к группе видов *F. sporotrichioides*, *F. langsethiae*, *F. sibiricum*, образующих Т-2 и НТ-2 токсины [8, 87].

Распространение грибов рода *Fusarium* спорами или вегетативным мицелием происходит на значительные расстояния с потоками воздуха и воды, в слоях почвы, а также с инфицированными тканями растений. Показано, что некоторые виды *Fusarium*, например *F. graminearum* Schwabe, могут с воздушными массами дрейфовать и между континентами [70]. Перемещение видов *Fusarium*, трофически связанных с растениями, частично или полностью зависит от распространения растения-хозяина [37].

Виды грибов, которые обитают в почве, медленно распространяются из точки происхождения [27]. Тем не менее, в условиях орошаемого земледелия эти виды могут перемещаться в почве на значительные расстояния, двигаясь вместе с водой, например, конидии *F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum* W.C. Snyder et H.N. Hansen найдены в поливной воде [57].

На расселение грибов влияют условия среды [66], которые могут способствовать или препятствовать прорастанию спор грибов и колонизации субстрата, а также половому или бесполому спороношению. Доказано, что виды *Fusarium* различаются по требованиям к условиям окружающей среды. Например, виды *F. longipes* Wollenw. et Reinking и *F. beomiforme* P. E. Nelson, Toussoun et L. W. Burgess (ined.) требуют для своего развития высоких температур и высокого уровня влажности. Неудивительно, что эти виды наиболее часто встречаются в тропиках и субтропиках. Другие виды грибов, например, *F. acuminatum* Ellis et Everh. и *F. culmorum* (W. G. Smith) Sacc., регулярно встречаются в умеренных регионах и замедляют свой рост при температуре выше 25 °C [49].

Приведенный ниже обзор представляет обобщение существующей на сегодняшний день информации по ареалам наиболее опасных токсинопродуцирующих видов грибов рода *Fusarium* на территории России и их внутривидовому разнообразию. Виды грибов, ответственные в прошлом веке за эпифитотии фузариозов и микотоксикозы людей и животных, в настоящее время представляют собой группы из нескольких филогенетически родственных видов. Поскольку речь идет о грибах, имеющих высокую значимость в растениеводстве, животноводстве и медицине, то корректная идентификация видов и их биогеографическая характеристика имеют существенное значение. Примеры колоний грибов *Fusarium* даны на рис. 1.

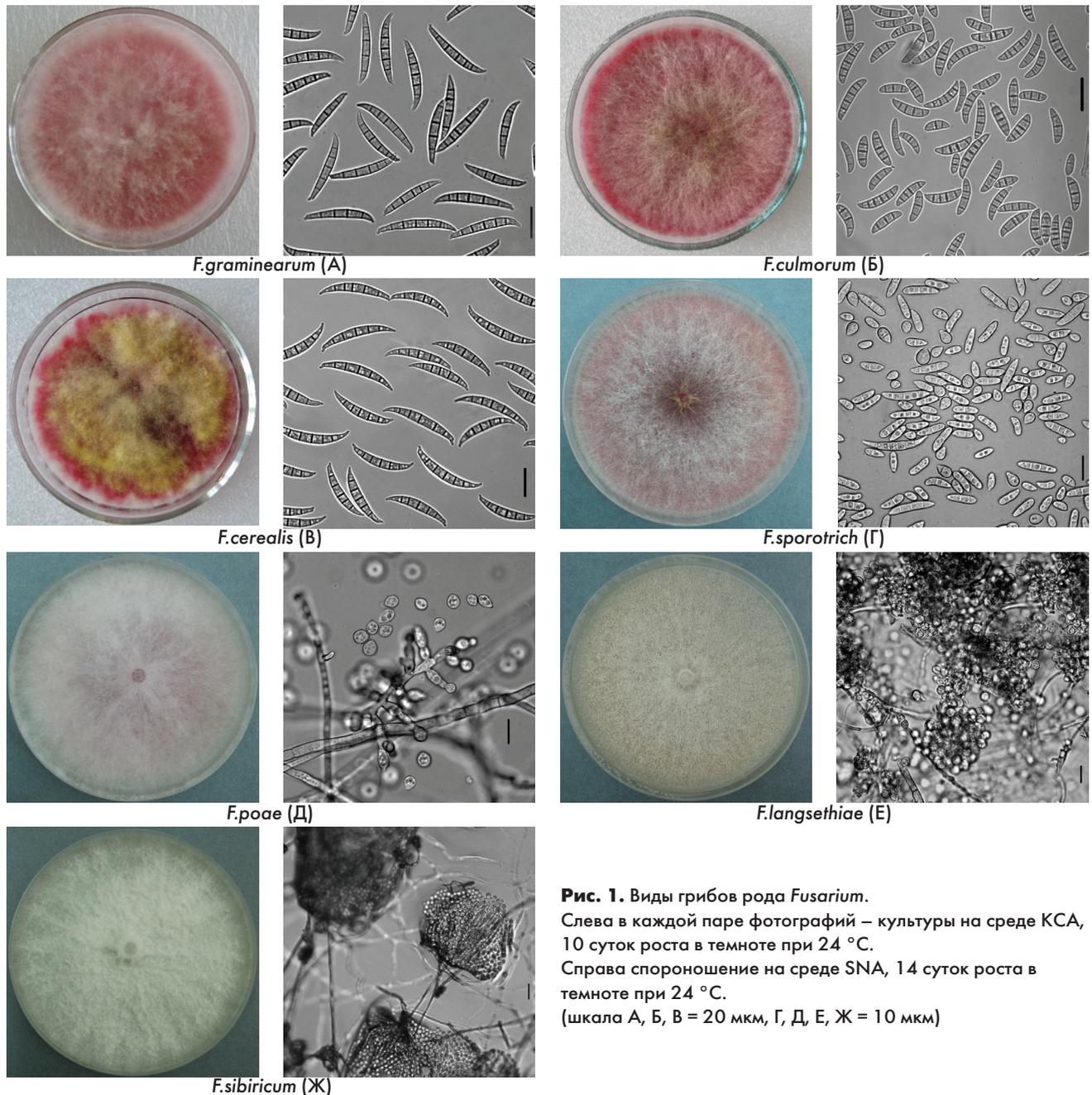


Рис. 1. Виды грибов рода *Fusarium*.

Слева в каждой паре фотографий – культуры на среде КСА, 10 суток роста в темноте при 24 °C.

Справа спороношение на среде SNA, 14 суток роста в темноте при 24 °C.

(шкала А, Б, В = 20 мкм, Г, Д, Е, Ж = 10 мкм)

F. graminearum sensu lato (рис. 1А) – высокоагрессивный патоген, распространенный в виде локальных популяций. Несмотря на широкое внутривидовое разнообразие штаммов, до недавнего времени *F. graminearum* рассматривали как единый полиморфный вид. Однако мультилокусный молекулярный анализ штаммов различного географического происхождения выявил филогенетически различающиеся линии, группирующиеся в кластеры в соответствии с их географическим происхождением: южно-американский, центрально-американский, азиатский, европейский [61]. Исследование большого количества изолятов позволило более точно установить глобальное распространение выявленных филогенетических линий морфологически сходных видов комплекса *F. graminearum*, которые произошли независимо в различных географически изолированных популяциях патогена как результат аллопатрической дивергенции [61, 72]. В настоящее время 15 филогенетических линий получили ранг видов, вместе составляющих комплекс видов *F. graminearum* (*F. graminearum* species complex): *F. austroamericanum* T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell, *F. meridionale* T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell, *F. boothii* O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser, *F. mesoamericanum* T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell, *F. acaciae-mearnsii* O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser, *F. asiaticum* O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser, *F. graminearum* sensu stricto, *F. cortaderiae* O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser, *F. brasiliicum* T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell [60, 62], *F. vorosii* B. Tóth, Varga, Starkey, O'Donnell, H. Suga et T. Aoki, *F. gerlachii* T. Aoki, Starkey, L. R. Gale, Kistler et O'Donnell [72], *F. ussurianum* T. Aoki, Gagkaeva, Yli-Mattila, Kistler

et O'Donnell [85], *F. aethiopicum* O'Donnell, Aberra, Kistler et T. Aoki [60]; *F. nepalense* T. Aoki, Carter, Nicholson, Kistler et O'Donnell, *F. louisianense* Gale, Kistler, O'Donnell et T. Aoki [67].

Согласно нашим исследованиям, на территории России встречается в основном *F. graminearum* sensu stricto (рис. 2). Вместе с тем, мультилокусный анализ ДНК штаммов грибов дальневосточного происхождения позволил выявить еще два других вида из комплекса *F. graminearum*, филогенетически близких к азиатской группе видов – новый для территории России вид *F. vorosii* и новый для науки вид *F. ussurianum* [85]. Известно, что первый изолят гриба *F. vorosii* был выделен из зерна пшеницы в 2002 г. в Венгрии, впоследствии сравнительный анализ этого изолята с изолятами из Японии привел к описанию нового филогенетического вида – *F. vorosii*. По всей видимости, занос одного изолята данного гриба в Венгрию из ареала его постоянного обитания на азиатской территории является результатом антропогенной деятельности.

Но в основном изменения ареалов связаны с изменением климатических и других природных условий. В последние годы исследователями отмечена общая тенденция расширения ареала гриба *F. graminearum* sensu stricto на новые территории – более северные, по сравнению с ранее существующими границами обитания, характерными для этого гриба. Достоверно установлено появление *F. graminearum* на севере американского континента [81] и в Северной Европе [56, 80]. Наши исследования показывают, что стойкие популяции вида *F. graminearum* существуют в Приморском крае и на Северном Кавказе, откуда в период локальных погодных изменений происходит пери-

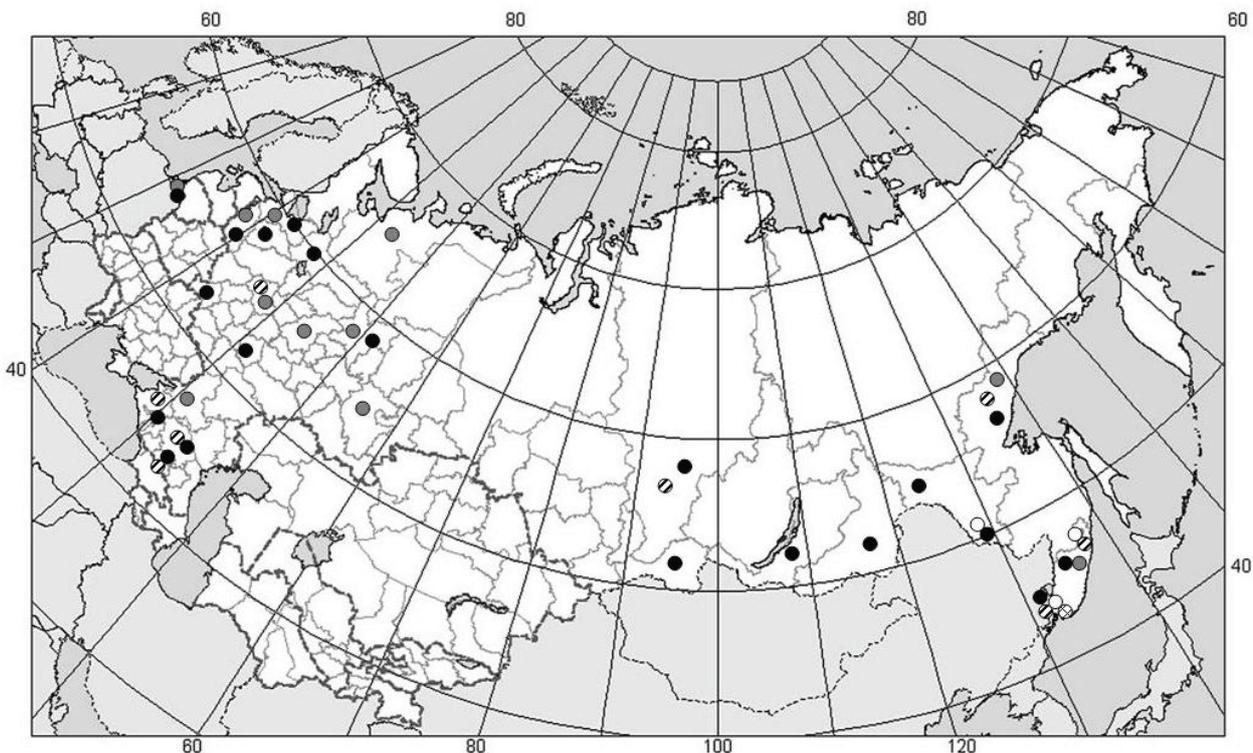


Рис. 2. Распространение грибов рода *Fusarium* на территории России :
 ● — *F. cerealis*; ● — *F. culmorum*; ● — *F. graminearum*;
 ○ — *F. ussurianum* и ⊗ — *F. vorosii*.

одическое расселение патогена на новые участки, где складываются благоприятные для них климатические условия [8]. Так, например, на северо-западе России *F. graminearum* начал фиксироваться с 2003 г. [3, 4, 9]. Возможно, отмечаемое потепление климата, особенно в зимние месяцы, способствует выживанию *F. graminearum* на новых территориях, или же происходит адаптация гриба к более холодным условиям обитания.

F. culmorum (рис. 1Б) – агрессивный патоген многих видов растений с высокой частотой встречается в регионах с умеренным климатом. Повсеместно гриб отмечается в центральных и северных странах Европы [38, 63], на территории России – в Центральном, Центрально-Черноземном и Северо-Западном регионах [10, 18, 21, 30, 33]. Однако в последние десятилетия частота встречаемости этого патогена во многих регионах значительно снизилась, и первенство перешло к грибу *F. graminearum* [9, 62, 73, 80, 83]. О существовании межвидовых конкурентных отношений у грибов рода *Fusarium* информации недостаточно, но вполне вероятно, что ограничение ареала вида *F. culmorum* произошло вследствие конкуренции с более агрессивным видом *F. graminearum*.

F. cerealis (Cooke) Sacc. (= *F. crookwellense* L. W. Burgess, P. E. Nelson et Toussoun) (рис. 1В) – встречается на многих видах растений в регионах с умеренным климатом: в Северной Америке, Канаде, во многих странах Европы, а также в Южной Африке, Австралии, Новой Зеландии, Японии и Китае [41, 46, 48, 50, 71, 74, 76]. До недавнего времени этот вид на территории России не был описан [6]. По всей види-

мости, изоляты *F. cerealis* часто ошибочно идентифицируют как *F. culmorum* или как *F. graminearum*, поскольку их морфологические характеристики имеют значительное сходство. *F. cerealis* выделен из различных органов злаковых растений, листьев двудольных растений с признаками некротической пятнистости, собранных на территории Дальневосточного, Сибирского, Южного и Центрального регионов [6]. Границы ареала *F. cerealis* на территории евразийского континента требуют уточнения.

F. sporotrichioides Sherb. (рис. 1Г) и *F. poae* (Peck.) Wollenw. (рис. 1Д) характеризуются широкой экологической валентностью, позволяющей им адаптироваться в различных экологических условиях [38, 63]. На территории России эти виды грибов выделяются из всех зон возделывания зерновых культур. Большое морфологическое разнообразие характерно для культур этих видов, значительная часть которых обладают сходными внешними признаками, и при их идентификации требуется обязательное тщательное изучение микроструктур. Однако гриб *F. sporotrichioides* способен поражать обширный круг растений, тогда как *F. poae* достоверно выделен только из злаковых культур и подсолнечника [7, 16].

Изучение внутривидового разнообразия гриба *F. poae* привело к описанию нового для науки вида *F. langsethiae* [77, 78] (рис. 1Е). Впервые *F. langsethiae* был изолирован из зерна овса в Норвегии [77], затем в Великобритании [82]. В последующие годы *F. langsethiae* был обнаружен на территории Дании, Австрии, Германии, Чехии, Финляндии, Польши [51, 78, 86]. Еще несколько лет назад исследователи пола-

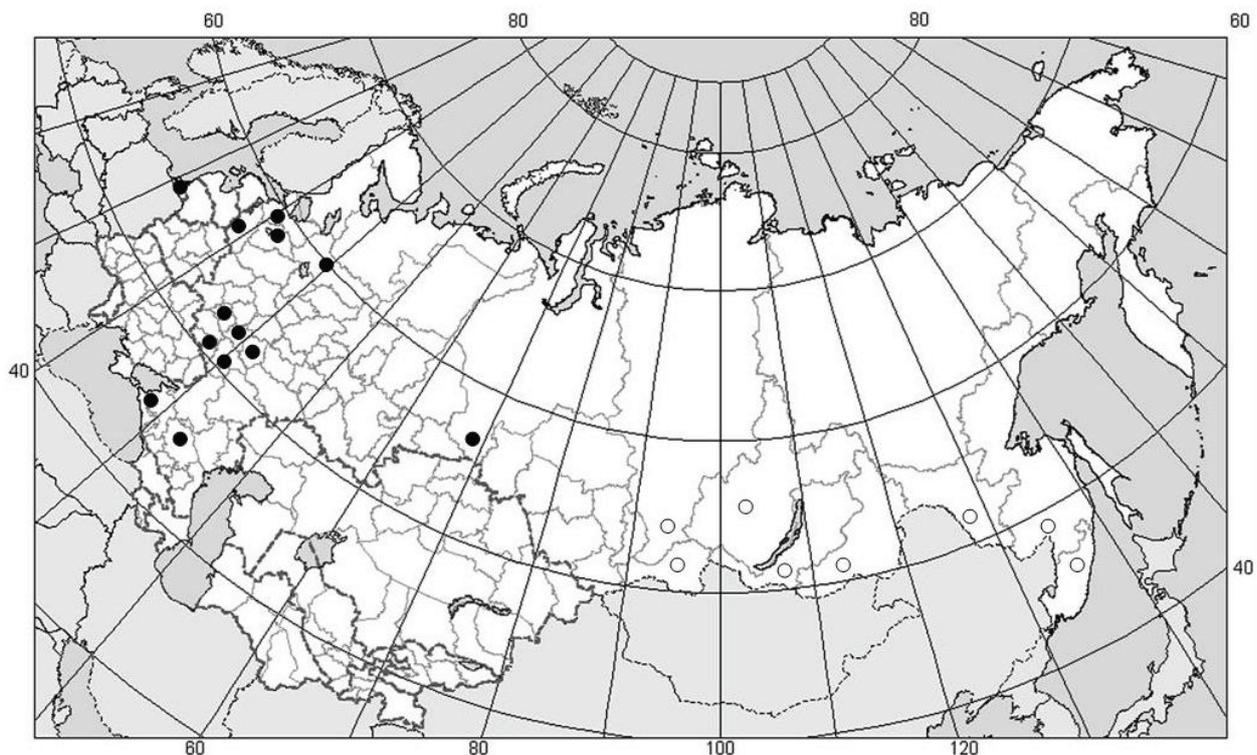


Рис. 3. Распространение грибов *F. langsethiae* и *F. sibiricum* на территории России:

● – *F. langsethiae* и ○ – *F. sibiricum*.

гали, что распространение *F. langsethiae* ограничено странами Европы с умеренным климатом. В 2007 г. появилось сообщение об обнаружении этого гриба на территории Италии в зерне твердой пшеницы [44], а затем в зерне из Греции [43]. В конце 2009 г. появилось первое сообщение об обнаружении *F. langsethiae* в Иране [45]. В России *F. langsethiae* впервые обнаружен в 2003 г. в Ленинградской области, а в последующие годы выявлен с различной частотой встречаемости на всей европейской территории России (рис. 3), а также единственный изолят гриба идентифицирован в Тюменской области [8].

На дальневосточной территории России и в Сибири недавно описан новый для науки вид – *F. sibiricum* Gagkaeva, Burkin, Kononenko, Gavrilova, O'Donnell, Aoki et Yli-Mattila (рис. 1Ж), филогенетически близкий к группе грибов *F. sporotrichioides*, *F. poae* и *F. langsethiae* (87). Установлено, что единичные изоляты *F. sibiricum* встречаются также в Иране в комплексе грибов, вызывающих фузариоз зерна [46]. Вне азиатского ареала выявлен единичный изолят *F. sibiricum* (ИВТ 9959) – в Норвегии [87]. Дальнейшее уточнение ареалов *F. langsethiae* и *F. sibiricum* представляет значительный научный и практический интерес.

Заключение

В XXI веке проблема зараженности зерна фузариевыми грибами и загрязнения его микотоксинами остается чрезвычайно важной. Данные о распространении грибов рода *Fusarium* характеризуют их как организмы, обладающие высокой приспособляемостью к условиям окружающей среды. Появившаяся возможность точной идентификации вида на основе исследований ДНК позволяет четко выявлять их ареалы, что может менять ранее предполагаемую схему их территориального распределения. Наблюдаемые в последнее время факты расширения границ ареалов известных патогенов, появление нехарактерных для России видов грибов, вызывающих фузариоз растений, приводит к усилению опасности возникновения эпифитотий и усиления загрязнения возделываемых зерновых культур на территории России. Учитывая, что распространение фузариоза способно нанести значительный ущерб сельскохозяйственному производству и экономике страны, необходимо уточнять ареалы токсинопродуцирующих грибов и выполнять мероприятия по снижению их вредоносности.

Работа частично поддержана средствами гранта РФФИ 12-04-00927-а.

Литература

1. Абрамов И.Н. Болезни сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. – Хабаровск, 1938. – 292 с.
2. Воронин Н.С. О «пьяном» хлебе в Южно-Уссурийском крае // Ботанические записки, издаваемые при Ботаническом саде С-Пб. – 1890–1892. – № 3. – С. 13–21.
3. Гаврилова О.П., Гагкаева Т.Ю., Буркин А.А., Кононенко Г.П. Зараженность грибами рода *Fusarium* и контаминация микотоксинами зерна овса и ячменя на севере Нечерноземья // Сельскохозяйственная биология. – 2009. – № 6. – С. 89–93.
4. Гаврилова О.П., Гагкаева Т.Ю. Фузариоз зерна на севере Нечерноземья и в Калининградской области в 2007–2008 годах // Защита и карантин растений. – 2010. – № 2. – С. 23–25.
5. Гагкаева Т.Ю. Классификация грибов рода *Fusarium* – дискуссия длиной в двести лет // Микология сегодня. Т. 2. – М.: Национальная академия микологии, 2011. – С. 14–29.
6. Гагкаева Т.Ю. Фитопатогенный гриб *Fusarium cerealis* на территории России // Микология и фитопатология. – 2009. – Т. 43. – Вып. 4. – С. 331–342.
7. Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М. Современное состояние таксономии грибов рода *Fusarium* секции *Sporotrichiella* // Микология и фитопатология. – 2008. – Т. 42. – Вып. 3. – С. 201–214.
8. Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М., Новожилов К.В. Фузариоз зерновых культур // Защита растений и карантин. – 2011. – № 5. – С. 63–120.
9. Гагкаева Т.Ю., Левитин М.М., Санин С.С., Назарова Л.Н. Зараженность зерна и видовой состав грибов рода *Fusarium* на территории РФ в 2004–2006 годах // Агро XXI. – 2009. – № 4–6. – С. 4–6.
10. Григорьев М.Ф., Леонович И.А., Жилкин В.М. Вредоносность фузариоза колоса пшеницы и проблема выделения устойчивых сортов // Сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1990. – Т. 132. – С. 35–44.
11. Дунин М.С. Пьяный хлеб. – М., 1926. – 42 с.
12. Иващенко В. Г., Шупилова Н.П. Грибы рода *Fusarium* на семенах хлебных злаков в основных зерновых регионах России (ареалы, частота встречаемости, соотношение). – СПб.: РАСХН, 2004. – 20 с.
13. Иващенко В.Г., Шупилова Н.П., Левитин М.М. Видовой состав грибов рода *Fusarium* на злаках в азиатской части России // Микология и фитопатология. – 2000. – Т. 34, Вып. 4. – С. 54–68.
14. Иващенко В.Г., Шупилова Н.П., Назаровская Л.А. Фузариоз колоса хлебных злаков. – СПб.: РАСХН, 2004. – 164 с.
15. Иващенко В.Г., Шупилова Н.П., Нефедова Л.И. и др. Биоэкологические и фитосанитарные аспекты исследования фузариоза колоса // Микология и фитопатология. – 1997. – Т. 31, Вып. 2. – С. 58–63.
16. Квашина Е.С. Морфолого-культуральные свойства видов рода *Fusarium* секции *Sporotrichiella* и их ареал в СССР // Микология и фитопатология. – 1979. – Т. 13, Вып. 1. – С. 3–10.
17. Колчанов Н.А., Суслов В.В., Шумный В.К. Молекулярная эволюция генетических систем // Палеонтологический журнал. – 2003. – № 6. – С. 58–71.
18. Кононенко Г.П., Малиновская Л.С., Соболева Н.А. и др. Распространенность и токсинообразующие свойства грибов хлебных злаков в Московской области // Микология и фитопатология. – 1999. – Т. 33, Вып. 2. – С. 118–123.

19. Левитин М.М. Изменение климата и прогноз развития болезней // Микология и фитопатология. – 2012. – Т. 46, Вып. 1. – С. 14–19.
20. Левитин М.М., Иващенко В.Г., Шупилова Н.П., Гагкаева Т.Ю. О видовом и внутривидовом разнообразии грибов рода *Fusarium* на зерновых культурах // Сб. трудов междунар. конференции «Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии». – М., 1998. – С. 64–66.
21. Левитин М.М., Иващенко В.Г., Шупилова Н.П. и др. Возбудители фузариоза колоса зерновых культур и форм проявления болезни на северо-западе России // Микология и фитопатология. – 1994. – Т. 28, Вып. 3. – С. 58–64.
22. Леонов А.Г., Малиновская Л.С., Соболева Н.А., Кононенко Т.П. Токсигенность изолятов *Fusarium graminearum* Schwabe из зерна фузариозной пшеницы в Краснодарском крае // Доклады ВАСХНИЛ. – 1990. – № 11. – С. 40–45.
23. Малиновская Л.С., Пирязева Е.А., Кислякова О.С. Выявление доминантных видов рода *Fusarium* в зерне из различных регионов РФ // Успехи медицинской микологии. Материалы Второго Всероссийского Конгресса по медицинской микологии. – М., 2004. – № 3. – С. 278–280.
24. Наумов Н.А. Пьяный хлеб. Наблюдения над несколькими видами рода *Fusarium* / Труды бюро по микологии и фитопатологии учебного комитета. – Петроград, 1916. – 216 с.
25. Пальчевский А. Болезни культурных злаков Южно-Уссурийского края. – СПб., 1891. – 40 с.
26. Пирязева Е.А., Малиновская Л.С. Распространенность грибов рода *Fusarium* Link, поражающих зерно хлебных злаков в различных регионах Восточной Сибири // Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. – 2009. – № 2. – С. 14–19.
27. Портянкин Д.Е., Терехова В.А., Левитин М.М. Изучение популяционной изменчивости возбудителя фузариозного увядания льна в Белоруссии // Микология и фитопатология. – 1988. – Т. 22, Вып. 4. – С. 362–368.
28. Пронищева Л.Л. Фузариоз пшеницы в Азово-Черноморском крае в 1934 г. и оценка его вредоносности // Защита растений. – 1935. – № 9. – С. 129–137.
29. Саркисов А.Х. Перезимовавшие под снегом зерновые культуры. – М.: Изд-во Мин. сел.-хоз. СССР, 1948. – 108 с.
30. Семенов А.Я., Мухина М.Ю., Горденко В.И. Видовой состав микроскопических грибов на семенах озимой ржи в Горьковской области // Бюллетень ВИЗР. – 1988. – № 70. – С. 84–87.
31. Семенов А.Я., Потлайчук В.И. Болезни семян полевых культур. – Л.: Колос, 1982. – 128 с.
32. Тупеневич С.М. Фузариоз пшеницы и результаты его изучения // Труды Воронежской станции защиты растений. – 1936. – Т. 1, № 12. – С. 130.
33. Шупилова Н.П., Гагкаева Т.Ю. Фузариоз колоса и зерна в северо-западном регионе России // Защита растений. – 1992. – № 11. – С. 7–8.
34. Ячевский А.А. О пьяном хлебе. // Бюллетень о заболевании. – 1904. – № 11. – С. 89–92.
35. Ячевский А.А. К филогенетике грибов // Юбилейный сборник, посвященный И.П. Бородину / Под ред. А.А. Ячевского. – Л., 1927. – С. 143–179.
36. Aoki T., O'Donnell K., Homma Y., Lattanzi A.R. Sudden-death syndrome of soybean is caused by two morphologically and phylogenetically distinct species within the *Fusarium solani* species complex – *F. virguliforme* in North America and *F. tucumaniae* in South America // Mycologia. – 2003. – Vol. 95, N 4. – P. 660–684.
37. Backhouse D., Burgess L.W., Summerell B. Biogeography of *Fusarium* // *Fusarium*. Paul E. Nelson Memorial Symposium. St. Paul: APS Press, 2001. – P. 122–137.
38. Bottalico A., Perrone G. Toxigenic *Fusarium* species and mycotoxins associated with head blight in small-grain cereals in Europe // *Eur. J. Plant Pathol.* – 2002. – Vol. 108. – P. 611–624.
39. Chakraborty S., Newton A.C. Climate change, plant diseases and food security: an overview // *Plant Pathology*. – 2011. – Vol. 60, N 1. – P. 2–14.
40. Coleman J.J., Rounsley S.D., Rodriguez-Carres M. et al. The genome of *Nectria haematococca*: contribution of supernumerary chromosomes to gene expansion // *PLoS Genet.* – 2009. – Vol. 5(8). – e1000618. doi:10.1371/journal.pgen.
41. De Nijs M., Stentor P., Delfgou-Van Asch E. et al. Fungal infection and presence of DON and zearalenone in cereals grown in the Netherlands // *J. Food Protection*. – 1996. – Vol. 59. – P. 772–777.
42. Gale L. R., Harrison S.A., Ward T.J. et al. Nivalenol-type populations of *Fusarium graminearum* and *F. asiaticum* are prevalent on wheat in southern Louisiana // *Phytopathol.* – 2011. – Vol. 101 – P. 124–134.
43. Gavriloва O., Gagkaeva T., Burkin A., Kononenko G. Characterization of *Fusarium langsethiae* isolates originated from different regions of Russia and North Europe. Book of Abstracts 11th European *Fusarium* Seminar «*Fusarium*-Mycotoxins, Taxonomy, Pathogenicity and Host Resistance», 20–23 September 2010. Radzikow, 2010. – P. 129–130.
44. Infantino A., Pucco N., Conca G., Santori A. First Report of *Fusarium langsethiae* on durum wheat kernels in Italy // *Plant Dis.* – 2007. – Vol. 91. – P. 1362.
45. Kachuei R., Yadegari M.H., Rezaie S. et al. Investigation of stored mycoflora, reporting the *Fusarium cf. langsethiae* in three provinces of Iran during 2007 // *Ann. Microbiol.* – 2009. – Vol. 59. – P. 383–390.
46. Kriel W.M., Pretorius Z.A. *Fusarium* head blight: a summary of the South African situation // *Proc. of National Fusarium Head Blight (NFHB) Forum 11–13 December 2005. USA, 2005.* – P. 243–245.
47. Kuppler A.L. de, Steiner U., Sulyok M. et al. Genotyping and phenotyping of *Fusarium graminearum* isolates from Germany related to their mycotoxin biosynthesis // *Int. J. Food Microbiol.* – 2011. – Vol. 151 – P. 78–86.

48. Kwaona H., Chelkowski J. Occurrence of *Fusarium crookwellense* in Poland // Acta Mycologica. – 1988. – Vol. 24. – P. 173–177.
49. Leslie J.F., Summerell B.A. The *Fusarium* laboratory manual. – Blackwell, 2006. – 388 p.
50. Logrieco A., Bottalico A., Mule G. et al. Epidemiology of toxigenic fungi and their associated mycotoxins for some Mediterranean crops // Eur. J. Plant Pathol. – 2003. – Vol. 109. – P. 645–667.
51. Lukanowski A., Lenc L., Sadowski C. First report on the occurrence of *Fusarium langsethiae* isolated from wheat kernels in Poland // Plant Dis. – 2008. – Vol. 92. – P. 488.
52. Michielse C. B., Rep M. Pathogen profile update: *Fusarium oxysporum* // Mol. Plant Pathol. – 2009. – Vol. 10. – P. 311–324.
53. Miller J.D., Apsimon J.W., Blackwell B.A. et al. Deoxynivalenol: A 25 year perspective on a trichothecene of agricultural importance // *Fusarium*. Paul E. Nelson Memorial Symposium. – St. Paul: APS PRESS, 2001. – P. 310–320.
54. Mirocha Ch.J., Xie W., Filho E.R. Chemistry and detection of *Fusarium* mycotoxins // *Fusarium* head blight of wheat and barley. – St. Paul: APS PRESS, 2003. – P. 144–164.
55. Ndoye M., Zhang J.-B., Wang J.-H. et al. Nivalenol and 15-acetyldeoxynivalenol chemotypes of *Fusarium graminearum* clade species are prevalent on maize throughout China // J. Phytopat. – 2012. – Vol. 160. – P. 519–524.
56. Nicholson P., Chandler E., Draeger R.C. et al. Molecular tools to study epidemiology and toxicology of *Fusarium* head blight of cereals // Eur. J. Plant Pathol. – 2003. – Vol. 109. – P. 691–703.
57. Nyvall R.F., Percich J.A., Mirocha C.J. *Fusarium* head blight of cultivated and natural wild rice (*Zizania palustris*) in Minnesota caused by *Fusarium graminearum* and associated *Fusarium* spp. // Plant Dis. – 1999. – Vol. 83. – P. 159–164.
58. O'Donnell K. Molecular phylogeny of the *Nectria haematococca*–*Fusarium solani* species complex // Mycologia. – 2000. – Vol. 92. – P. 919–938.
59. O'Donnell K., Kistler H. C., Tacke B.K., Casper H.H. Gene genealogies reveal global phylogeographic structure and reproductive isolation among lineages of *Fusarium graminearum*, the fungus causing wheat scab // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2000. – Vol. 97. – P. 7905–7910.
60. O'Donnell K., Ward T. J., Aberra D. et al. Multilocus genotyping and molecular phylogenetics resolve a novel head blight pathogen within the *Fusarium graminearum* species complex from Ethiopia // Fungal Genet. Biol. – 2008. – Vol. 45. – P. 1514–1522.
61. O'Donnell K., Ward T. J., Geiser D. M. et al. Genealogical concordance between mating type locus and seven other nuclear genes supports formal recognition of nine phylogenetically distinct species within the *Fusarium graminearum* clade // Fungal Genet. Biol. – 2004. – Vol. 41. – P. 600–623.
62. Obst A., Günther B., Beck R. et al. Weather conditions conducive to *Gibberella zeae* and *Fusarium graminearum* head blight of wheat // J. Appl. Genet. – 2002. – Vol. 43A. – P. 185–192.
63. Parry D. W., Jenkins P., McLeod L. *Fusarium* ear blight (scab) in small grain cereals – a review // Plant Pathol. – 1995. – Vol. 44. – P. 207–238.
64. Roos J., Hopkins R., Kvarnheden A., Dixelius Ch. The impact of global warming on plant diseases and insect vectors in Sweden // Eur. J. Plant Pathol. – 2011. – Vol. 129. – P. 9–19.
65. Rosen G. Suomalaisina Itä-Karjalassa: sotilashallinnon ja Suomen Punaisen Ristin yhteistoiminta 1941–1944. – Helsinki, 1998. – 274 s.
66. Sangalang A.E., Burgess L.W., Backhouse D. et al. Mycogeography of *Fusarium* species in soils from tropical, arid and Mediterranean regions of Australia. Mycol. Res. – 1995. – Vol. 60. – P. 1233–1235.
67. Sarver B.A.J., Ward T.J., Gale L.R. et al. Novel *Fusarium* head blight pathogens from Nepal and Louisiana revealed by multilocus genealogical concordance // Fungal Genet. Biol. – 2011. – Vol. 48. – P. 1096–1107.
68. Scauflaire J., Gourgue M., Munaut F. *Fusarium temperatum* sp. nov. from maize, an emergent species closely related to *Fusarium subglutinans* // Mycologia. – 2011. – Vol. 103. – P. 586–597.
69. Scherm B., Balmas V., Spanu F. et al. *Fusarium culmorum*: causal agent of foot and root rot and head blight on wheat // Mol. Plant Pathol. – 2012. – P. 1–19.
70. Schmale D.G., Ross S.D., Fetters T.L. et al. Isolates of *Fusarium graminearum* collected 40–320 meters above ground level cause *Fusarium* head blight in wheat and produce trichothecene mycotoxins // Aerobiologia. – 2012. – Vol. 28. – P. 1–11.
71. Šrobárová A., Šliková S., Šudyová V. Diversity of the *Fusarium* species associated with head and seedling blight on wheat in Slovakia // Biologia. – 2008. – Vol. 63. – P. 332–337.
72. Starkey D.E., Ward T.J., Aoki T. et al. Global molecular surveillance reveals novel *Fusarium* head blight species and trichothecene toxin diversity // Fungal Genet. Biol. – 2007. – Vol. 44. – P. 1191–1204.
73. Stepien L., Popiel D., Koczyk G., Cehlkowsky J. Wheat-infecting *Fusarium* species in Poland – their chemotypes and frequencies revealed by PCR assay // J. Appl. Gen. – 2008. – Vol. 49. – P. 433–441.
74. Sugiura Y., Saito H., Tanaka T. et al. *Fusarium crookwellense*, a newly isolated fungus from wheat in Japan: its mycotoxin production and pathogenicity to wheat and barley // Mycoscience. – 1994. – Vol. 35. – P. 77–82.
75. Summerell B.A., Laurence M.H., Liew E.C. Y., Leslie J.F. Biogeography and phylogeography of *Fusarium*: a review // Fungal Diversity. – 2010. – Vol. 44. – P. 3–13.
76. Tan M.K., Simpfendorfer S., Backhouse D., Murray G.M. Occurrence of *Fusarium* head blight (FHB) in southern NSW in 2000: identification of causal fungi and determination of putative chemotype of *Fusarium graminearum* isolates by PCR // Austral. Plant Pathol. – 2004. – Vol. 33. – P. 385–392.
77. Torp M., Langseth W. Production of T-2 toxin by a *Fusarium* resembling *Fusarium poae* // Mycopathologia. – 1999. – Vol. 147. – P. 89–96.

78. Torp M., Nirenberg H.I. *Fusarium langsethiae* sp. nov. on cereals in Europe // Intern. J. Food Microbiol. – 2004. – Vol. 95. – P. 247–256.
79. Ueno Y. Ceneral toxicity // Trichothecenes: chemical, biological and toxicological aspects. – Amsterdam, 1983. – P. 135–146.
80. Waalwijk C., Kastelein P., de Vries I. et al. Major changes in *Fusarium* spp. in the Netherlands // Eur. J. Plant Pathol. – 2003. – Vol. 109. – P. 743–754.
81. Ward T.J., Clear R., Rooney A. et al. An adaptive evolutionary shift in *Fusarium* head blight pathogen populations is driving the rapid spread of more toxicogenic *Fusarium graminearum* in North America // Fungal Genet. Biol. – 2008. – Vol. 45. – P. 473–484.
82. Wilson A., Simpson D., Chandler E. et al. Development of PCR assays for the detection and differentiation of *Fusarium sporotrichioides* and *Fusarium langsethiae* // FEMS Microbiol. Lett. – 2004. – Vol. 233. – P. 69–76.
83. Xu X. M., Parry D.W., Nicholson P. et al. Predominance and association of pathogenic fungi causing *Fusarium* ear blight in wheat in four European countries // Eur. J. Plant Pathol. – 2005. – Vol. 112. – P. 143–154.
84. Yli-Mattila T., Gagkaeva T. Molecular chemotyping of *Fusarium graminearum*, *F. culmorum*, and *F. cerealis* isolates from Finland and Russia // Molecular Identification of Fungi / Y. Gherbawy and K. Voigt (Eds). – Berlin-Heidelberg : Springer, 2010. – P. 159–177.
85. Yli-Mattila T., Gagkaeva T., Ward T.J. et al. A novel Asian clade within the *Fusarium graminearum* species complex includes a newly discovered cereal head blight pathogen from the Far East of Russia // Mycologia. – 2009. – Vol. 101, N 6. – P. 841–852.
86. Yli-Mattila T., Paavananen-Huhtala S., Parikka P. et al. Molecular and morphological diversity of *Fusarium* species in Finland and northwestern Russia // Eur. J. Plant Pathol. – 2004. – Vol. 110. – P. 573–585.
87. Yli-Mattila T., Ward T.J., O'Donnell K. et al. *Fusarium sibiricum* sp. nov., a novel type A trichothecene-producing *Fusarium* from northern Asia closely related to *F. sporotrichioides* and *F. langsethiae* // Int. J. Food Microbiology. – 2011. – Vol. 147. – P. 58–68.
88. Zeller K.A., Summerell B.A., Bullock S., Leslie J.F. *Gibberella konza* (*Fusarium konzum*) sp. nov. from prairie grasses, a new species in the *Gibberella fujikuroi* species complex // Mycologia. – 2003. – Vol. 96, N 5. – P. 943–954.
89. Zhang N., O'Donnell K., Sutton D.A., Nalim F.A. et al. Members of the *Fusarium solani* species complex that cause infections in both humans and plants are common in the environment // J. Clinical Microbiol. – 2006. – Vol. 44. – P. 2186–2190.

