

РАСПРОСТРАНЕННЫЕ ФИТОПАТОГЕНЫ ИЗ КОМПЛЕКСА ВИДОВ *FUSARIUM FUJIKUROI*.

Часть 1. ОСНОВНЫЕ ПРОДУЦЕНТЫ ФУМОНИЗИНОВ

Г.Д. Соколова, Н.И. Будынков*

Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Большие Вяземы, Россия

* Эл. почта: oranzar@yandex.ru:

Статья поступила в редакцию 27.06.2024; принята к печати 30.08.2024

Обзор посвящен видам *F. verticillioides*, *F. fujikuroi* и *F. proliferatum*, привлекающим внимание фитопатологов разнообразием таксономических групп поражаемых растений и способностью контаминировать продукты растениеводства фумонизинами, принадлежащими к группе регулируемых микотоксинов. Значительный прогресс в изучении фитопатогенов связан с использованием молекулярно-генетических методов. В работе рассматриваются факторы, влияющие на образование фумонизинов, а также молекулярно-генетические особенности структуры геномов фитопатогенов, которые поддерживают внутривидовую генетическую вариабельность и обеспечивают экологическую адаптивность видов.

Ключевые слова: *F. fujikuroi*, *F. proliferatum*, *F. verticillioides*, фитопатогены, фумонизины.

**COMMON PHYTOPATHOGENS FROM THE *FUSARIUM FUJIKUROI* SPECIES COMPLEX.
PART 1. MAIN PRODUCERS OF FUMONISINS**

G.D. Sokolova, N.I. Budynkov*

All-Russian Institute of Phytopathology, Bolshiye Vyazemy, Russia

* E-mail: oranzar@yandex.ru

The review is devoted to *Fusarium* species *F. verticillioides*, *F. fujikuroi* and *F. proliferatum*, which attract the attention of phytopathologists due to the diversity of taxonomic groups of affected plants and the ability to contaminate crop products with fumonisins, which belong to the group of regulated mycotoxins. Significant progress in the study of plant pathogens is associated with the use of molecular genetic methods. The work considers the factors influencing the formation of fumonisins, as well as the molecular genetic features of the structure of the genomes of phytopathogens, which support intraspecific genetic variability and ensure the ecological adaptability of species.

Key words: *F. fujikuroi*, *F. proliferatum*, *F. verticillioides*, phytopathogens, fumonisins.

Введение

Современная систематика грибов рода *Fusarium* использует филогенетический подход и строится на основе мультислокового молекулярного анализа геномов с учетом морфологических и биологических свойств грибов. Одна из основных ветвей филогенетического дерева рода *Fusarium* представлена комплексом видов *Fusarium fujikuroi* (*F. fujikuroi* species complex, FFS комплекс, FFSC, или, по названию половой стадии, *Gibberella fujikuroi* species complex, GFSC) [45, 77, 78]. В состав комплекса вошло большинство видов *Fusarium*, ранее относимых к секции *Liseola*. Морфологические признаки этой группы грибов очень близки. Макроконидии мало пригодны для дифференциации видов. Использование характеристик микроконидий, их формы, образования в длинных или коротких цепочках или ложных головках, наличие или отсутствие полифиалид позволило разным авторам различить в этой секции несколько видов, таких как *F. moniliforme* Sheldon, *F. proliferatum* (Matsushima) Nirenberg, *F. subglutinans* (Wollenw, Reinking) Nelson, Toussoun, Marasas [69]. Однако из-за внутривидовых популяционных вариаций и зависимости признаков от условий культивирования видовые характеристики могут перекрываться, что приводит к неоднозначной идентификации грибов в разных лабораториях. Во избежание путаницы некоторые микологи предлагали даже оставить одно название этой группы грибов – *F. moniliforme* Sheldon [56].

Привлечение внимания к рассмотрению половой стадии грибов с использованием лабораторных тестов на спаривание позволило идентифицировать несколько спаривающихся популяций (mating population, MP), которые обозначались буквами латинского алфавита A, B, C, D и так далее по мере обнаружения половых стадий. Телеоморфы популяций различались размером перитециев и аскоспор, и было предложено считать их разновидностями *Gibberella fujikuroi* (Sawada) Wollenw.). В публикациях они могли обозначаться как *G. fujikutoi* MP A (или *G. fujikutoi* var. *moniliformis*), *G. fujikutoi* MP B (или *G. fujikutoi* var. *subglutinans*), *G. fujikutoi* MP C (или *G. fujikutoi* var. *fujikuroi*), *G. fujikutoi* MP D (или *G. fujikutoi* var. *intermedia*). Анаморфой всех разновидностей оставалась *F. moniliforme* [54, 56]. Для каждой спаривающейся популяции, по сути являющейся биологическим гетероталличным видом, были подобраны пары тестеров, которые продуцировали фертильные перитеции, когда один член пары использовался как мужской, а другой – как женский партнер. При этом тестерные изоляты одного вида не скрещивались с тестерами другого. Однако со временем выяснилось, что некоторые изоляты в популяциях близкородственных видов способны к межвидовому скрещиванию [58, 105]. Благодаря использованию молекулярно-генетических методов удалось найти локус спаривания в геноме грибов и идентифицировать аллели, отвечающие за мужской и женский типы спаривания. Было предложено стандартизировать обозначения идиоморф как *MAT-1* и *MAT-2* вместо прежней «-/+» терминологии [51]. Разрабатываемые диагностические PCR-

праймеры для идентификации аллелей в локусах спаривания не только упрощали поиск партнеров для спаривания, но позволяли изучать виды, не имеющие половой стадии, а также гомоталлические виды, содержащие в геноме оба аллеля.

По мере расширения молекулярных исследований популяций патогенов, поражающих разные виды растений, список спаривающихся популяций уточнялся и пополнялся. Так, изоляты из пораженных растений сахарного тростника, кукурузы и сосны, первоначально относимые к *G. fujikutoi* MP B, были выделены в отдельные виды – *F. sacchari* (MP B), *F. subglutinans* (MP E) и *F. circinatum* (MP H), соответственно [104]. В комплекс вошло несколько видов, ранее относимых к секции *Dlaminia*, среди них *F. nuygamaï*. В отличие от видов секции *Liseola*, они могли образовывать хламидоспоры [73]. Кроме того в ходе исследований выявлялись виды, у которых половую стадию не удалось обнаружить. Сформированное к началу 2000-х годов филогенетическое древо FFS комплекса подразделялось на три клады, которые были обозначены как американская, азиатская и африканская, по месту происхождения основных растений-хозяев грибов в каждой кладе [75, 76]. С последующим пополнением комплекса новыми видами африканская клада подразделилась на две группы, обозначенные как А и В [96]. Каждый филогенетический вид (phylospesies) получал название конидиальной стадии, а также телеоморфы, если таковая была обнаружена. Поэтому ведущие микологи призвали не использовать далее название *F. moniliforme* [100]. В 2021 году опубликована уточненная структура комплекса FFS, построенная на основе морфологии, биологических свойств и молекулярного филогенетического анализа типовых образцов из нидерландской (Westerdijk Fungal Biodiversity Institute, CBS) и американской (the USDA Agricultural Research Service, NRRL) микологических коллекций. В комплекс вошло около 60 филогенетических видов [130], из них половая стадия обнаружена у 11 видов [65], восемь из которых приведены в табл. 1. Для корректной идентификации видов приходится прибегать к молекулярным методам [27, 78, 113]. Повышение доступности секвенирования приводит к расширению молекулярно-генетических исследований и, как следствие, к росту обнаруживаемых филогенетических видов. Сообщалось, что комплекс насчитывает уже 84 вида [48].

Табл. 1

Гетероталлические представители (спаривающиеся популяции, MP) FFS-комплекса

Анаморфа	Телеоморфа	MP	Литература
<i>F. verticillioides</i> (Sacc.) Nirenberg	<i>G. moniliformis</i> Wineland	A	[72, 124]
<i>F. sacchari</i> (E.J. Butler) W. Gams	<i>G. sacchari</i> Summerell, J.F. Leslie	B	[42, 57]
<i>F. fujikuroi</i> Nirenberg	<i>G. fujikuroi</i> (Sawada) S. Ito	C	[72]
<i>F. proliferatum</i> (Matsush.) Nirenberg	<i>G. intermedia</i> (Kuhlman) Samuels	D	[46, 54, 69, 72, 95]
<i>F. subglutinans</i> (Wollenw. & Reinking) P.E. Nelson, Toussoun & Marasas	<i>G. subglutinans</i> (E. Edwards) P.E. Nelson, Toussoun & Marasas	E	[69]
<i>F. thapsinum</i> Klittich, J.F. Leslie, P.E. Nelson & Marasas	<i>G. thapsina</i> Klittich, J.F. Leslie, P.E. Nelson & Marasas	F	[53]
<i>F. nygamaï</i> L.W. Burgess, Trimboli	<i>G. nygamaï</i> Klaasen, Nelson	G	[20, 52]
<i>F. circinatum</i> Nirenberg & O'Donnell	<i>G. circinata</i> Nirenberg & O'Donnell	H	[16, 17, 73]

Необходимо отметить, что при уточнении филогенетического древа таксономисты столкнулись с отсутствием необходимых типовых образцов для некоторых видов. Это коснулось, в частности, *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg. Вид, впервые описанный как *Cephalosporium proliferatum* [62], впоследствии был перенесен в род *Fusarium* [46, 69, 72]. Филогенетическое древо FFS-комплекса, опубликованное в 1998 году [75], включало репрезентативные образцы *F. proliferatum* (CBS 217.76 и NRRL 25089), которые кластеризовались вместе с изолятом CBS 258.54 *F. annulatum* Bugnic. [19]. Поскольку название *F. proliferatum* более широко использовалось в литературе, было предложено считать его предпочтительным, а *F. annulatum* синонимом, хотя официально это не было зафиксировано. Название *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg широко использовалось, пока не появилась работа группы авторов, занимающихся уточнением структуры филогенетического древа членов FFSC [130]. Авторы обратили внимание, что первоначальный образец, впервые выделенный и описанный в работе [62], а впоследствии известный как *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg ex Gerlach & Nirenberg, не сохранился. В связи с этим в качестве эпитипа *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg использовался изолят CBS 480.96, депонированный в 1995 году, сходный с описанным [62] по морфологии, субстрату (лесная почва) и месту выделения (Папуа-Новая Гвинея). Эпитип CBS 480.96 и типовой изолят *F. annulatum* CBS 258.54 филогенетически разделены, и было предложено [130] использовать изолят CBS 480.96 в качестве типового для вида *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg, а ранее описанные изоляты этого вида отнести к виду *F. annulatum* Bugnic. В описании *F. annulatum* Bugnic. авторы [130] ссылаются на прежнее описание *F. proliferatum* (Matsushima) Nirenberg. Сведения внесены в базу данных Fusarioid-ID, связанную с MycoBank Database *Fusarium* [27]. Недавно проведенный мультилокусный филогенетический анализ, включающий изоляты CBS 480.96 и CBS 258.54, показал, что взятые для сравнения репрезентативный изолят CBS 217.76 и несколько других изолятов, которые до новой таксономической трактовки [130] относились к *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg,

кластеризовались вместе с CBS 258.54 и отдельно от CBS 480.96, то есть в новой трактовке их надо относить к *F. annulatum* [48]. Публикации, посвященные *F. annulatum*, пока единичны [97].

Относительно образования фумонизинов нами найдена только одна работа, в которой тестируемая культура *F. annulatum* фумонизинов не продуцировала [68]. Основной массив опубликованной информации до появления работы [130] был связан, по сложившейся практике, с видом *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg, и название его синонима – *F. annulatum*, в публикациях не упоминалось. В данном обзоре название *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg используется в сложившемся ранее контексте. В новой трактовке [130] *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg – это филогенетически другой вид.

Целью данного обзора являлось обобщение литературных данных, касающихся фитопатогенных свойств *F. verticillioides* (африканская клада), *F. fujikuroi* и *F. proliferatum* (азиатская клада) как основных продуцентов микотоксинов из группы фумонизинов на зерновых культурах. Обращено внимание на внутривидовое генетическое разнообразие изолятов в популяциях патогенов, влияющее на способность поражать разные виды растений, а также на уровень продуцирования фумонизинов. Информация по другим указанным в таблице видам будет приведена в последующем обзоре: «Распространенные фитопатогены из комплекса видов *Fusarium fujikuroi*. Часть 2. Поражаемые растения, микотоксины, потенциал в качестве возбудителей микозов человека».

F. verticillioides

Фитопатогенный гриб *F. verticillioides* тесно связан с кукурузой (*Zea mays* L.) в качестве растения-хозяина и широко распространен по всему миру в местах выращивания этой культуры [11, 38]. Наличие инфекции в почве или посевном материале может инициировать поражение корней растений, последующее угнетение роста, увядание или гибель всходов, а также загнивание прикорневой части и поражение стебля [79]. В зависимости от уровня инфекционной нагрузки, погодных условий и сортовых особенностей растения-хозяина, *F. verticillioides* может вести себя как эндифит, бессимптомно колонизируя стебель растения и формирующиеся початки кукурузы [28, 112].

В период вегетации растений дополнительным источником инфекции выступают находящиеся в воздухе споры патогена [30, 92]. Воздушное инфицирование выбрасываемых пестичных столбиков с последующим прорастанием гриба внутрь початка нередко является наиболее эффективным путем заражения формирующегося зерна *F. verticillioides* [32]. Повышению инфицированности способствуют растительноядные насекомые, обитающие на кукурузе и выступающие переносчиками инфекционных агентов. К тому же, повреждая ткани растений, они облегчают проникновение грибной инфекции [99]. Отмечалось также, что изоляты *F. verticillioides* выделяют летучие вещества, привлекающие некоторые виды насекомых [9]. Для борьбы с насекомыми помимо традиционно используемых инсектицидов [12] выводятся сорта и гибриды растений, устойчивые к поражению насекомыми. Например, созданы генетически модифицированные сорта кукурузы, которые несут ген, выделенный из бактерии *Bacillus thuringiensis* (Bt кукуруза). Гены разных подвидов *B. thuringiensis* кодируют белки, отличающиеся по степени токсичности для разных видов насекомых [121, 129]. В частности, белок Cgt1A(b) токсичен для таких распространенных и вредоносных вредителей, как европейский кукурузный мотылек (European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn) и азиатский кукурузный мотылек (Asian Corn Borer, *Ostrinia furnacalis*). Снижение численности насекомых позволяет уменьшить не только вред, наносимый насекомыми, но и снизить пораженность растений фитопатогеном и, как следствие, уменьшить уровень загрязнения зерна грибными метаболитами, в том числе опасными для здоровья потребителей [13].

Среди вторичных метаболитов *F. verticillioides* в 1988 году были идентифицированы фумонизины. Патоген продуцирует в основном фумонизины типа В: FB1, FB2, FB3 и реже FB4 [111]. Доминирует наиболее токсичный из них FB1 [44, 122, 131]. Он отнесен к числу основных микотоксинов, предельно допустимые уровни содержания которых регламентируются в кукурузном зерне, поставляемом для использования в пищевых или кормовых целях во многих странах. Биосинтез фумонизинов обеспечивается наличием в геноме гриба кластера из 16 генов (*FUM* кластер). Кластер включает гены, вовлеченные в процесс биосинтеза фумонизинов, а также гены, кодирующие регуляторные и транспортные белки [18, 89]. Кроме генетических особенностей *FUM* кластера (pathway-specific regulators) на продуцирование фумонизинов оказывают влияние общие регуляторные механизмы жизненного цикла гриба (global regulators), включая эпигенетические модификации (epigenetic modification) [116].

Как показывает сравнительный геномный анализ, изоляты в популяциях генетически не однородны [31, 67]. Повышенной вариативности генома *F. verticillioides*, а также других представителей FFSC способствует наличие в геноме дополнительной (accessory, dispensable, supernumerary) двенадцатой хромосомы [50, 126, 127]. Подобные хромосомы относятся к типу В-хромосом. В отличие от основного набора А-хромосом они короче других, менее консервативны по структуре, могут подвергаться перегруппировкам, полной или частичной делеции при мейозе и способны оказывать влияние на адаптивные возможности вида. Количество основных и дополнительных хромосом может варьировать среди изолятов одного вида. Так, в работе [118] кариотип изолята *F. verticillioides* 66290 был представлен как 10+1, изолятов *F. fujikuroi* 66288 и 66292 как 11+1, изолятов *F. proliferatum* 66289 и 36220 как 10+2 и 11+2, а изолятов *F. nygamai* 66291 и 66293 как 12 и 13+2, соответственно.

Вариации в различных участках генома, а также координированная регуляция первичного и вторичного метаболизма под действием внешних факторов приводят к широкому разнообразию свойств изолятов, составляющих популяции, что позволяет патогену занимать разные экологические ниши. Образование фумонизинов может служить одним из примеров влияния окружающей среды на вторичный метаболизм гриба. Так, уровень образования фумонизинов оказывается зависимым от таких факторов, как температура, влажность, компоненты субстрата, освещенность в разных спектральных диапазонах, наличие соседствующих или конкурирующих организмов [23, 98, 101], а также от генетических особенностей колонизируемого растения [83, 84, 87]. Молекулярные механизмы регуляции роста гриба и образования фумонизинов активно изучаются [59, 109, 128, 132, 135].

Экологическая пластичность позволяет *F. verticillioides* паразитировать не только на разных сортах и гибридах кукурузы, но и на других видах растений. Сообщалось, например, о *F. verticillioides* как источнике контаминации зерна пшеницы (*Triticum aestivum*) фумонизинами в Кении в 2016–2017 годах [80], а также об изолятах *F. verticillioides*, выделенных из образцов пшеницы с симптомами гнилей корней и корневой шейки в Сирии в 2017–2018 годах [137]. *F. verticillioides* может быть представлен среди патогенов, поражающих рис [70], просо [93], сорго [28, 36], горох [123], сахарный тростник [60]. Интересно, что при изучении патогенности гриба на сахарном тростнике выяснилось, какие сложные взаимоотношения могут складываться между *F. verticillioides* и паразитирующими на тростнике насекомыми, в частности, огневкой сахарного тростника (Sugar-cane borer, *Diatraea saccharalis*) [37, 40]. Для гусениц *D. saccharalis* пораженные патогеном ткани растений оказываются более привлекательными в сравнении со здоровыми. Поглощенный гриб сохраняется в гусеницах, переходит в куколки, потом в имаго, далее попадает в яйца взрослых особей *D. saccharalis* и вертикально переносится в потомство. При этом особи, яйца которых содержат *F. verticillioides*, делают кладки предпочтительно на здоровых растениях, в то время как особи, яйца которых свободны от *F. verticillioides*, откладывают яйца на зараженных *F. verticillioides* растениях. Такая манипуляция поведением насекомого способствует распространению патогена и увеличению пораженности растений [37].

F. verticillioides может не только поражать вегетирующие растения, но и представлять угрозу возобновления роста гриба в собранном урожае. Это касается не только зерна, но и другой сельскохозяйственной продукции. Например, *F. verticillioides* может поражать плоды бананов (*Musa spp.*) [66, 94]. Филогенетический анализ, основанный на мультилокусном секвенировании, показал, что изоляты из бананов образуют две клады, одна из которых относится к виду *F. verticillioides*, а другая – к неизвестному ранее филогенетическому виду, который назвали *F. musae* [115]. Обитающий на соцветиях и отживших банановых листьях *F. musae* может при уборке урожая заноситься на место срезки кистей бананов. Признаки поражения не заметны при сборе и упаковке бананов, но могут появиться во время их доставки из тропических регионов в отдаленные страны-потребители, а также в период созревания и хранения. Заболевание начинается с загнивания места перехода в кисть бананов (crown rot) и впоследствии распространяется на плоды, приводя к их размягчению и почернению [114]. Анализ подгнивших бананов, продаваемых в Венгрии, показал, что бананы, импортированные из Африки, были поражены *F. verticillioides*, а импортированные из стран Центральной и Южной Америки – *F. musae* [64].

В отличие от *F. verticillioides* изоляты *F. musae* не продуцируют фумонизины из-за отсутствия основной части генов *FUM*-кластера. Детектируются лишь концевые гены *FUM21* и *FUM19* этого кластера [47]. Структура *FUM* кластера генов (число, порядок расположения, ориентация) единообразна у разных представителей FFSC, однако области, граничащие с *FUM* кластером, могут различаться, указывая на разное местоположение *FUM*-кластера в геноме. Это позволяет предполагать, что кластер в ходе эволюции мог быть утерян отдельными членами FFSC или приобретен в результате горизонтального переноса. Так, например, *FUM* кластер видов *F. verticillioides* и *F. nuyamai*, относящихся к африканской кладе, окружен последовательностями типа GC1. Тогда как у видов *F. proliferatum* и *F. fujikuroi* из азиатской клады эти последовательности другие, они отнесены к типу GC2 [89]. Как было показано, пограничные последовательности остаточной части *FUM* кластера *F. musae* аналогичны *F. verticillioides* [47].

F. fujikuroi

F. fujikuroi наиболее известен как патоген, вызывающий баканаэ (bakanae) риса (*Oryza sativa* L.) – заболевания, впервые описанного в Японии в 1898 году. В настоящее время фитопатоген распространен в странах Америки, Европы, Азии и Африки. Характерным симптомом заболевания является чрезмерно вытянутый тонкий стебель у проростков риса («foolish seedling»). Заболевание может приводить к гибели растений на разных этапах роста в зависимости от инфекционной нагрузки, особенностей изолята гриба, восприимчивости растения-хозяина, а также агротехнических и погодно-климатических условий в период вегетации. Споры патогена с пораженных частей растений разносятся ветром, могут попадать на метелки здоровых растений и инфицировать зерно. Зараженное зерно служит источником распространения гриба на новые посевы, а остатки пораженных растений в поле сохраняют инфекционный потенциал патогена в почве и могут поражать рис при бессменном выращивании его на одном месте [5, 24, 103, 110]. Необычное вытягивание стебля растений риса связано со способностью *F. fujikuroi* продуцировать гибберелловую кислоту (гиббереллин, GA3) и некоторые ее производные. Гиббереллины – одна из групп фитогормонов,

регулирующих разнообразные процессы развития растений, в том числе рост и взаимодействие с фитопатогенами [102]. Сообщалось также о способности *F. fujikuroi* стимулировать выработку растением собственных фитогормонов. При этом менее восприимчивые к заболеванию сорта биосинтезировали меньше гиббереллинов по сравнению с высокочувствительными сортами [85].

При изучении изолятов *F. fujikuroi*, поражающих рис, был выделен еще один патотип фитопатогена, симптомы поражения которым проявлялись в виде угнетения прорастания, задержки или остановки роста растений. Изоляты этого патотипа не продуцировали детектируемых количеств гиббереллинов, но биосинтезировали фумонизины. Филогенетический анализ, основанный на сиквенсах генов фактора элонгации трансляции *TEF-1a* и второй по величине субъединицы РНК-полимеразы II (RPB2), показал, что изоляты *F. fujikuroi*, продуцирующие гиббереллин или фумонизины, образуют отдельные филогенетические подгруппы [71, 106, 107], обозначенные как G (gibberellin) и F (fumonisin) подгруппы [106]. Продуцирование гиббереллинов или фумонизинов обусловлено наличием в геноме грибов кластеров, соответственно, *GA* или *FUM* генов. Частичная делеция генов или мутации в разных частях кластеров могут блокировать образование метаболитов. Так, причиной незначительных количеств или отсутствия образования гиббереллинов среди изученных в Японии изолятов *F. fujikuroi* F-подгруппы являлись нуклеотидные замены в промоторной части кластера *GA* генов, блокирующие экспрессию генов *P450-1* и *P450-4* [7]. В случае изолятов G-подгруппы неспособность продуцировать фумонизины связана с блокирующими мутациями в *FUM* кластере генов [108].

F. fujikuroi является одним из немногих членов FFSC, продуцирующих гиббереллины. Сообщалось лишь об отдельных изолятах таких видов, как *F. proliferatum*, *F. sacchari* и *F. konzumi*, способных биосинтезировать небольшие количества гибберелинов [8]. Отмечено, что изоляты *F. fujikuroi* G-подгруппы обычно обнаруживаются в посевах риса, тогда как F-подгруппа не только на рисе, но и на других культурах [107], например, таких как кукуруза и соя [82, 91]. Авторы работы [14] обнаружили *F. fujikuroi* на плодах винограда, используемого в виноделии. По оценке *in vitro* выделенные изоляты гриба продуцировали фумонизины В₁, В₂ и В₃ на уровне контрольного изолята *F. verticillioides* [14].

К настоящему времени секвенированы геномы нескольких изолятов *F. fujikuroi* из разных регионов [25, 85, 86]. Наблюдаемые вариации в сиквенсах могут определять фенотипические особенности изолятов, такие как морфология, скорость роста и цвет колоний на питательных средах, вирулентность, индуцируемые симптомы на пораженных растениях, образование фумонизинов и гиббереллинов, а также ответные реакции на внешние факторы [85]. Как показал сравнительный анализ сиквенсов разных изолятов *F. fujikuroi*, наиболее изменчивой частью генома являются субтеломерные области хромосом (примерно 350 kb от конца каждой хромосомы) [25]. Субтеломерные области составляют около 18% геномов, однако на них приходится 32% внутривидовых однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) и примерно 42% генетического материала связано с локусами транспозонов. Кроме того, эти области обогащены транскрипционными факторами, а также генами, связанными с продукцией вторичных метаболитов и их транспортерами [25]. Подобная структура может свидетельствовать об активном вовлечении субтеломерных областей в появление вариаций в других частях хромосом и, как следствие, в наблюдаемое разнообразие свойств изолятов и широкие адаптационные возможности популяций *F. fujikuroi*.

F. proliferatum

F. proliferatum, наряду с *F. verticillioides*, принадлежит к основным патогенам кукурузы и потенциальным лидерам по количеству образуемых фумонизинов [15, 39, 61]. Например, виды *F. verticillioides* и *F. proliferatum* составляли 90% среди 234 изолятов рода *Fusarium*, выделенных из пораженных початков и зерна кукурузы в разных провинциях Ирана в 2015–2016 годах. Оба вида продуцировали FB1, при этом изоляты *F. proliferatum* могли продуцировать еще FB2 и FB3 [34]. Соотношение видов может меняться в зависимости от региона выращивания кукурузы и погодных условий. Заражение растения одним из патогенов не предотвращает заражения другим [39]. В азиатских странах к числу распространенных на кукурузе патогенов относится также *F. fujikuroi*. Так, по оценке корейских исследователей в 2011–2015 годах рейтинг по частоте встречаемости в кукурузных образцах распределялся следующим образом: *F. verticillioides* (33,9%), *F. fujikuroi* (25,3%) and *F. proliferatum* (21,1%). При этом по способности продуцировать фумонизины изоляты этих видов были сравнимы [26].

Филогенетически *F. proliferatum* близок к *F. fujikuroi*, и между некоторыми изолятами возможны межвидовые скрещивания [58, 105]. *F. proliferatum* может поражать рис, вызывая заболевания с разными симптомами, такими как деформация и гнили проростков [10, 33], влажные гнили [88], гнили колосков риса (rice spikelet rot disease, RSRD). Заболевание RSRD распространилось в Китае, что сопровождается потерями урожая и повышает риски загрязнения зерна фумонизинами [55, 119]. Геном одного из изолятов *F. proliferatum* (Fr9), вызывающих колосковую гниль риса, был секвенирован. Размер генома оценивается в 43,9 Mb с предсказанными 14054 протейн-кодирующими генами, 11,32% из которых считаются вовлеченными во взаимодействие с растениями-хозяевами и 9,98% – в трансмембранный транспорт, включая представителей суперсемейства посредников (major facilitator superfamily, MFS). По сравнению с другими грибами наблюдался расширенный состав генов, разрушающих клеточную стенку, а также MFS-транспортеров. Многие видоспецифичные гены располагались в субтеломерных областях [119].

Для оценки внутривидового разнообразия было отобрано и секвенировано 67 изолятов *F. proliferatum* из основных регионов выращивания риса в Китае [120]. При сравнительном анализе сиквенсов геномов было обнаружено 5 908 467 случаев однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) и 833 вставок. Полиморфизмы были представлены в разных частях генома. Чуть более половины SNP (59,45%) располагались в кодирующих доменах. Большинство (81,8%) функционально аннотированных генов с несинонимичными заменами приходилось на семейства, кодирующие ферменты углеводного обмена, цитохромов P450, секретируемых белков, трансмембранных переносчиков, а также вторичных метаболитов. Количество фумонизина (FB1), продуцируемого изолятами *F. proliferatum* на зерне риса, сильно варьировало. Авторам удалось отследить полиморфизмы, ассоциированные с продуцированием фумонизинов, и составить список 35 топ-генов, предположительно влияющих на их образование. Влияние пяти из этих генов было подтверждено путем создания штаммов с делецией каждого из генов, и показано, что разные уровни продуцирования микотоксина могут быть связаны не только с *FUM* кластером.

Большое генетическое разнообразие изолятов, образующих популяции *F. proliferatum*, обеспечивает патогену высокую экологическую адаптивность [120]. Среди представителей FFSC этот фитопатоген выделяется наиболее широким кругом растений-хозяев. Так, в качестве минорного компонента патоконплекса фузариоза колоса пшеницы *F. proliferatum* может выступать источником контаминации зерна пшеницы фумонизинами [3, 21, 22, 81]. *F. proliferatum* может поражать просо и сорго [117], овес [63], сою [134], горох [123], коноплю [90], хлопок [136], сахарный тростник [29, 74], листья и стебель томатов [43], корни и луковицы чеснока [4, 41] и лука [6], плоды бананов [125] и ананаса [49], соцветия и грозди винограда [133], корни финиковой пальмы [2], а также корневую систему сеянцев некоторых хвойных в лесных питомниках Сибири [1].

Заключение

Наличие в структуре генома, кроме основной консервативной части, областей, подверженных более частым изменениям (субтеломерные участки хромосом, В-хромосомы), обеспечивает внутривидовую генетическую вариабельность, необходимую для выживания представителей FFSC в широком диапазоне варьирующих условий окружающей среды и типов субстрата. Адаптивные возможности популяций *F. verticillioides*, *F. fujikuroi* и *F. proliferatum* позволяют колонизировать широкий круг разнообразных видов растений, в частности, зерновые, относящиеся к основным продовольственным культурам. Способность контаминировать сельскохозяйственную продукцию потенциально канцерогенными фумонизинами привлекает повышенное внимание к фитопатогенам этого комплекса. Так, анализ литературных данных за последние 30 лет позволил авторам работы [35] ранжировать продукты питания на основе зерновых по наличию в них фумонизинов. По распространенности фумонизинов получился следующий ряд: другие зерновые продукты > продукты на основе овса > продукты на основе кукурузы > продукты на основе риса > продукты на основе пшеницы > продукты на основе овса > продукты на основе ячменя. По концентрации фумонизинов: продукты на основе кукурузы > продукты на основе пшеницы > другие зерновые продукты > продукты на основе ячменя > продукты на основе риса > продукты на основе овса. Наблюдаемые климатические изменения создают стрессовые условия для сельскохозяйственных растений и сопутствующей микобиоты. Это может сопровождаться расширением ареала распространения и сменой доминирующих токсигенных видов на выращиваемых культурах. Необходимы систематические мониторинговые исследования, а также комплексные усилия специалистов разного профиля по выведению устойчивых сортов, изучению молекулярных механизмов регуляции продуцирования микотоксинов и путей их блокировки, поиску новых средств борьбы с фитопатогенами. Не менее важным является подбор оптимальных условий хранения собранного урожая, предотвращающих дальнейшее токсинообразование, а также способов переработки, минимизирующих содержание микотоксинов в продуктах питания человека и кормах для животных.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Литовка ЮА, Рязанова ТВ. Ареал и представленность микромицетов рода *Fusarium* в лесных питомниках Средней и Южной Сибири. Хвойные бореальной зоны. 2014;32(1–2):18-24.

Общий список литературы/Reference List

1. Litovka YuA, Ryazanova TV. [Areas and representation of micromycetes of the genus *Fusarium* in forest nursery in Central and Southern Siberia]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2014;32(1-2):18-24. (In Russ.)
2. Almiman BF, Shittu TA, Muthumeenakshi S, Baroncelli R, Sreenivasaprasad S. Genome sequence of the mycotoxigenic crop pathogen *Fusarium proliferatum* strain ITEM 2341 from date palm. *Microbiol Resource Announc*. 2018;7(9):e00964-18. doi: 10.1128/MRA.00964-18.
3. Amato B, Pfohl K, Tonti S, Nipoti P, Dastjerdi R, Pisi A, Karlovsky P, Prodi A. *Fusarium proliferatum* and fumonisin B1 co-occur with *Fusarium* species causing *Fusarium* head blight in durum wheat in Italy. *J Appl Bot Food Qual*. 2015;88:228-33. doi: 10.5073/JABFQ.2015.088.033.
4. Anisimova OK, Seredin TM, Danilova OA, Filyushin M. First report of *Fusarium proliferatum* causing garlic clove rot in Russian Federation. *Plant Dis*. 2021;105(10):3308. doi: 10.1094/PDIS-12-20-2743-PDN.

5. Aragona M, Campos-Soriano L, Piombo E, Romano E, Segundo BS, Spadaro D, Infantino A. Imaging the invasion of rice roots by the bakanae agent *Fusarium fujikuroi* using a GFP-tagged isolate. *Eur J Plant Pathol*. 2021;161(1):25-36. doi: 10.1007/s10658-021-02301-z.
6. Armitage AD, Taylor A, Hulin MT, Jackson AC, Harrison RJ, Clarkson JP. Draft genome sequence of an onion basal rot isolate of *Fusarium proliferatum*. *Microbiol Resource Announc*. 2019;8:e01385-18. doi: 10.1128/MRA.01385-18.
7. Bao WX, Inagaki S, Tatebayashi S, Sultana S, Shimizu M, Kageyama K, Suga H. Expression difference of *P450-1* and *P450-4* between G- and F-groups of *Fusarium fujikuroi*. *Eur J Plant Pathol*. 2021;159:27-36. doi:10.1007/s10658-020-02133-3.
8. Bao WX, Suga H. Genetic background of variable gibberellin production in the *Fusarium fujikuroi* species complex. *Rev Agricult Sc*. 2021;9:32–42. doi: 10.7831/ras.9.0_32.
9. Bartelt RJ, Wicklow DT. Volatiles from *Fusarium verticillioides* (Sacc.) Nirenb. and their attractiveness to nitidulid beetles. *J Agric Food Chem*. 1999;47(6):2447-54. doi: 10.1021/jf9901340.
10. Bashyal BM, Aggarwal R, Sharma S, Gupta S, Singh UB. Single and combined effects of three *Fusarium* species associated with rice seeds on the severity of bakanae disease of rice. *J Plant Pathol*. 2016;98(3):405-12. <http://www.jstor.org/stable/44280482>.
11. Blacutt AA, Gold SE, Voss KA, Gao M, Glenn AE. *Fusarium verticillioides*: Advancements in understanding the toxicity, virulence, and niche adaptations of a model mycotoxigenic pathogen of maize. *Phytopathology*. 2018;108(3):312-326. doi: 10.1094/phyto-06-17-0203-rvw.
12. Blandino M, Reyneri A, Vanara F, Pascale M, Haidukowski M, Campagna C. Management of fumonisin contamination in maize kernels through the timing of insecticide application against the European corn borer *Ostrinia nubilalis* Hübner. *Food Addit Contam. Part A*. 2009;26(11):1501-14. doi: 10.1080/02652030903207243.
13. Blandino M, Scarpino V, Vanara F, Sulyok M, Krska R, Reyneri A. Role of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) on contamination of maize with 13 *Fusarium* mycotoxins. *Food Addit Contam. Part A*. 2015;32(4):533-43. doi: 10.1080/19440049.2014.966158.
14. Bolton SL, Brannen PM, Glenn AE. A novel population of *Fusarium fujikuroi* isolated from Southeastern U.S. winegrapes reveals the need to re-evaluate the species' fumonisin production. *Toxins*. 2016;8(9):254. doi: 10.3390/toxins8090254.
15. Braun MS, Wink M. Exposure, occurrence, and chemistry of fumonisins and their cryptic derivatives. *Compr Rev Food Sci Food Safety*. 2018;17(3):769-91. doi: 10.1111/1541-4337.12334.
16. Britz H, Coutinho TA, Wingfield MJ, Marasas WFO, Gordon TR, Leslie JF. *Fusarium subglutinans* f. sp. pini represents a distinct mating population in the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Appl Environ Microbiol*. 1999;65(3):1198-201. doi: 10.1128/AEM.65.3.1198-1201.1999.
17. Britz H, Coutinho TA, Wingfield MJ, Marasas WFO. Validation of the description of *Gibberella circinata* and morphological differentiation of the anamorph *Fusarium circinatum*. *Sydowia*. 2002;54:9-22.
18. Brown DW, Butchko RAE, Busman M, Proctor RH. The *Fusarium verticillioides* *FUM* gene cluster encodes a Zn(II)2Cys6 protein that affects *FUM* gene expression and fumonisin production. *Eukaryot Cell*. 2007;6(7):1210-18. doi:10.1128/EC.00400-06.
19. Bugnicourt MF. Une espèce fusarienne nouvelle, parasite du riz. *Revue Générale de Botanique*. 1952;59:13-18.
20. Burgess LW, Trimboli D. Characterization and distribution of *Fusarium nygamai*, sp. nov. *Mycologia*. 1986;78(2):223-29. doi: 10.1080/00275514.1986.12025233.
21. Cendoya E, Chiotta ML, Zchetti V, Chulze SN, Ramirez ML. Fumonisins and fumonisin-producing *Fusarium* occurrence in wheat and wheat by products: A review. *J Cereal Sci*. 2018a;80:158-66. doi: 10.1016/j.jcs.2018.02.010.
22. Cendoya E, Monge MDP, Chiacchiera SM, Farnochi MC, Ramirez ML. Influence of water activity and temperature on growth and fumonisin production by *Fusarium proliferatum* strains on irradiated wheat grains. *Int J Food Microbiol*. 2018b;266:158-66. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2017.12.001.
23. Chen X, Abdallah MF, Landschoot S, Audenaert K, De Saeger S, Chen X, Rajkovic A. *Aspergillus flavus* and *Fusarium verticillioides* and their main mycotoxins: Global distribution and scenarios of interactions in maize. *Toxins*. 2023;15(9):577. doi: 10.3390/toxins15090577.
24. Chen C-Y, Chen S-Y, Liu C-W, Wu D-H, Kuo C-C, Lin C-C, Chou H-P, Wang Y-Y, Tsai Y-C, Lai M-H, Chung C-L. Invasion and colonization pattern of *Fusarium fujikuroi* in rice. *Phytopathology*. 2020;110(12):1934-45. doi: 10.1094/PHYTO-03-20-0068-R.
25. Chiara M, Fanelli F, Mulè G, Logrieco AF, Pesole G, Leslie JF, Horner DS, Toomajian C. Genome sequencing of multiple isolates highlights subtelomeric genomic diversity within *Fusarium fujikuroi*. *Genome Biol Evol*. 2015;7(11):3062-9. doi: 10.1093/gbe/evv198.
26. Choi J-H, Lee S, Nah J-Y, Kim H-K, Paek J-S, Lee S, Ham H, Hong SK, Yun S-H, Lee T. Species composition of and fumonisin production by the *Fusarium fujikuroi* species complex isolated from Korean cereals. *Int J Food Microbiol*. 2018;267:62-9. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2017.12.006.
27. Crous PW, Lombard L, Sandoval-Denis M, Seifert KA, Schroers H-J, Chaverri P. et al. *Fusarium*: more than a node or a foot-shaped basal cell. *Stud Mycol*. 2021;98:100116. doi: 10.1016/j.simyco.2021.100116.

28. Dastjerdi R, Karlovsky P. Systemic infection of maize, sorghum, rice, and beet seedlings with fumonisin-producing and nonproducing *Fusarium verticillioides* strains. *Plant Pathol J*. 2015;31(4):334-42. doi: 10.5423/PPJ.OA.05.2015.0088.
29. De Torres R, Dela Cueva F, Balendres MA. First report on the detection of fumonisin biosynthetic (FUM1) gene in *Fusarium verticillioides* and *F. proliferatum* associated with sugarcane diseases. *Indian Phytopathol*. 2020;73:555-59. doi: 10.1007/s42360-020-00215-0.
30. Donát M, Csaba S, Zsuzsanna K, János B. Identification of airborne propagules of the *Gibberella fujikuroi* species complex during maize production. *Aerobiologia*. 2012;28:263-71. doi: 10.1007/s10453-011-9213-3.
31. Dong S, Jiang K, Huai B, Ye L, You J, Ma Y, Tan G. Genetic variability and pathogenicity of *Fusarium verticillioides* isolates from the summer-sown maize regions in China. *Plant Pathol*. 2023;72(3):582-92. doi: 10.1111/ppa.13673.
32. Duncan KE, Howard RJ. Biology of maize kernel infection by *Fusarium verticillioides*. *Mol Plant Microbe Interact*. 2010;23:6-16. doi: 10.1094/MPMI-23-1-0006.
33. Eğerci Y, Kımay-Teksür P, Uysal-Morca A. First report of bakanae disease caused by *Fusarium proliferatum* on rice in Turkey. *J Plant Dis Prot*. 2021;128(2):577-82. doi: 10.1007/s41348-020-00369-z.
34. Fallahi M, Saremi H, Javan-Nikkhah M, Somma S, Haidukowski M, Logrieco AF, Moretti A. Isolation, molecular identification and mycotoxin profile of *Fusarium* species isolated from maize kernels in Iran. *Toxins*. 2019;11(5):297. doi: 10.3390/toxins11050297.
35. Farhadi A, Fakhri Y, Kachuei R, Vasseghian Y, Huseyn E, Khaneghah AM. Prevalence and concentration of fumonisins in cereal-based foods: a global systematic review and meta-analysis study. *Environ Sci Pollut Res*. 2021;28(17):20998-1008. doi: 10.1007/s11356-021-12671-w.
36. Ferrigo D., Mondin M., Raiola A. Pathogenic and genetic characterization of *Fusarium verticillioides* strains collected from maize and sorghum kernels. *Agriculture*. 2023;13(1):105. doi: 10.3390/agriculture13010105.
37. Franco FP, Túler AC, Gallan DZ, Gonçalves FG, Favaris AP, Peñaflo MFGV, Leal WS, Moura DS, Bento JMS, Silva-Filho MC. Fungal phytopathogen modulates plant and insect responses to promote its dissemination. *ISME J: Multidiscip J Microbial Ecol*. 2021;15(12):3522-33. doi: 10.1038/s41396-021-01010-z.
38. Gai X, Dong H, Wang S, Liu B, Zhang Z, Li X, Gao Z. Infection cycle of maize stalk rot and ear rot caused by *Fusarium verticillioides*. *PLoS ONE*. 2018;13(7):e0201588. doi: 10.1371/journal.pone.0201588.
39. Gaige A, Todd T, Stack JP. Interspecific competition for colonization of maize plants between *Fusarium proliferatum* and *Fusarium verticillioides*. *Plant Dis*. 2020;104(8):2102-10. doi: 10.1094/PDIS-09-19-1964-RE.
40. Gallan DZ, Henrique MO, Silva-Filho MC. The phytopathogen *Fusarium verticillioides* modifies the intestinal morphology of the sugarcane borer. *Pathogens*. 2023;12(3):433. doi: 10.3390/pathogens12030443.
41. Gálvez L, Palmero D. *Fusarium* dry rot of garlic bulbs caused by *Fusarium proliferatum*: A review. *Horticulturae*. 2022;8(7):628. doi: 10.3390/horticulturae8070628.
42. Gams W. *Cephalosporium*artige Schimmelpilze (Hyphomycetes). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany. 1971.
43. Gao M-L, Luan Y-S, Yu H-N, Bao Y-M. First report of tomato leaf spot caused by *Fusarium proliferatum* in China. *Can J Plant Pathol*. 2016;38(3):400-4. doi: 10.1080/07060661.2016.1217277.
44. Gao Z, Luo K, Zhu Q, Peng J, Liu C, Wang X, Li S, Zhang H. The natural occurrence, toxicity mechanisms and management strategies of fumonisin B1: A review. *Environ Pollut*. 2023;320:121065. doi: 10.1016/j.envpol.2023.121065.
45. Geiser DM, Al-Hatmi AMS, Aoki T, Arie T, Balmas V, Barnes J. et al. Phylogenomic analysis of a 55.1-kb 19-gene dataset resolves a monophyletic *Fusarium* that includes the *Fusarium solani* species complex. *Phytopathology*. 2021;111(7):1064-79. doi: 10.1094/PHYTO-08-20-0330-LE.
46. Gerlach W, Nirenberg H. The genus *Fusarium* – a pictorial atlas. *Mitt. Biol. Bundesanst. Land- Forstw*. 1982. V. 209. P. 1-406.
47. Glenn AE, Zitomer NC, Zimeri AM, Williams LD, Riley RT, Proctor RH. Transformation-mediated complementation of a *FUM* gene cluster deletion in *Fusarium verticillioides* restores both fumonisin production and pathogenicity on maize seedlings. *Mol Plant Microbe Interact*. 2008;21:87–97. doi: 10.1094/MPMI-21-1-0087.
48. Han SL, Wang MM, Ma ZY, Raza M, Zhao P, Liang JM, Gao M, Li YJ, Wang JW, Hu DM, Cai L. *Fusarium* diversity associated with diseased cereals in China, with an updated phylogenomic assessment of the genus. *Stud Mycol*. 2023;104(1):87–148. doi: 10.3114/sim.2022.104.02.
49. Ibrahim NF, Mohd MH, Nor NMIM, Zakaria L. Mycotoxigenic potential of *Fusarium* species associated with pineapple diseases. *Arch Phytopathol Plant Prot*. 2020;53(5-6):217-29. doi: 10.1080/03235408.2020.1736971.
50. Jurgenson JE, Zeller KA, Leslie JF. An expanded genetic map of *Gibberella moniliformis* (*Fusarium verticillioides*). *Appl Environ Microbiol*. 2002;68:1972-79. doi: 10.1128/AEM.68.4.1972-1979.2002.
51. Kerenyi Z, Zeller K, Hornok L, Leslie JF. Molecular standardization of mating type terminology in the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Appl Environ Microbiol*. 1999;65(9): 4071-76. doi: 10.1128/AEM.65.9.4071-4076.1999.

52. Klaasen JA, Nelson PE. Identification of a mating population, *Gibberella nygamai* sp. nov., within the *Fusarium nygamai* anamorph. *Mycologia*. 1996;88(6):965-69. doi: 10.1080/00275514.1996.12026737.
53. Klittich CJR, Leslie JF, Nelson PE, Marasas WFO. *Fusarium thapsinum* (*Gibberella thapsina*): A new species in section *Liseola* from sorghum. *Mycologia*. 1997;89(4):643-52. doi: 10.1080/00275514.1997.12026829.
54. Kuhlman EG. Varieties of *Gibberella fujikuroi* with anamorph in *Fusarium* section *Liseola*. *Mycologia*. 1982;74(5):759-68. doi: 10.1080/00275514.1982.12021583.
55. Lei S, Wan L, Liu L, Hou Y, Xu Y, Liang M, Gao J, Li Q, Huang S. Infection and colonization of pathogenic fungus *Fusarium proliferatum* in rice spikelet rot disease. *Rice Sci*. 2019;26:60-8. doi: 10.1016/j.rsci.2018.08.005.
56. Leslie JF. Mating populations in *Gibberella fujikuroi* (*Fusarium* section *Liseola*). *Phytopathology*. 1991;81(9):1058-60.
57. Leslie JF, Summerell BA, Bullock S, Doe FJ. Description of *Gibberella sacchari* and neotypification of its anamorph *Fusarium sacchari*. *Mycologia*. 2005;97(3):718-24. doi: 10.1080/15572536.2006.11832801.
58. Leslie JF, Zeller KA, Wohler M, Summerell BA. Interfertility of two mating populations in the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Eur J Plant Pathol*. 2004;110(5-6):611-18. doi: 10.1023/B:EJPP.0000032400.55446.d8.
59. Lin M, Abubakar YS, Wei L, Wang J, Lu X, Lu G, Wang Z, Zhou J, Yu W. *Fusarium verticillioides* Pex7/20 mediates peroxisomal PTS2 pathway import, pathogenicity, and fumonisin B1 biosynthesis. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2022;106(19-20):6595-6609. doi: 10.1007/s00253-022-12167-8.
60. Lin Z, Zhang Y, Que Y, Chen R, Chen B, Zhang M. Characterization of *Fusarium verticillioides* isolates from Pokkah Boeng on sugarcane and the disease incidence in field. *J Microbiol Exp*. 2015;2(5):151-7. doi: 10.15406/jmen.2015.02.00061.
61. Marin P, Magan N, Vazquez C, González-Jaén MT. Differential effect of environmental conditions on the growth and regulation of the fumonisin biosynthetic gene *FUM1* in the maize pathogens and fumonisin producers *Fusarium verticillioides* and *Fusarium proliferatum*. *FEMS Microbiol Ecol*. 2010;73(2):303-11. doi: 10.1111/j.1574-6941.2010.00894.x.
62. Matsushima T. Microfungi of the Solomon Islands and Papua-New Guinea. Nippon Printing Publ. Co., Kobe. 1971.
63. Molnár O. *Fusarium proliferatum* causing head blight on oat in Hungary. *Eur J Plant Pathol*. 2016;146(3):699-703. doi: 10.1007/s10658-016-0940-8.
64. Molnár O, Bartók T, Szécsi A. Occurrence of *Fusarium verticillioides* and *Fusarium musae* on banana fruits marketed in Hungary. *Acta Microbiol Immunol Hung*. 2015;62(2):109-19. doi: 10.1556/030.62.2015.2.2.
65. Moretti AN. Taxonomy of *Fusarium* genus: a continuous fight between lumpers and splitters. *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke*. 2009;117:7-13. doi: 10.2298/ZMSPN0917007M.
66. Moretti A, Mulè G, Susca A, González-Jaén MT, Logrieco A. Toxin profile, fertility and AFLP analysis of *Fusarium verticillioides* from banana fruits. *Eur J Plant Pathol*. 2004;110(5-6):601-9. doi: 10.1023/B:EJPP.0000032399.83330.d7.
67. Navale VD, Sawant AM, Vamkudoth KR. Genetic diversity of toxigenic *Fusarium verticillioides* associated with maize grains, India. *Genet Mol Biol*. 2023;46(1):e20220073. doi: 10.1590/1678-4685-GMB-2022-0073.
68. Nelson PE, Plattner RD, Shackelford DD, Desjardins AE. Fumonisin B1 production by *Fusarium* species other than *F. moniliforme* in section *Liseola* and by some related species. *Appl Environ Microbiol*. 1992;58(3):984-9. doi: 10.1128/aem.58.3.984-989.1992.
69. Nelson PE, Toussoun TA, Marasas WFO. *Fusarium* Species: An Illustrated Manual for Identification. Pennsylvania State University Press, University Park. 1983.
70. Nicoll CP, Haidukowski M, Susca A, Gomes LB, Logrieco A, Stea G, Del Ponte EM, Moretti A, Pfenning LH. *Fusarium fujikuroi* species complex in Brazilian rice: Unveiling increased phylogenetic diversity and toxigenic potential. *Int J Food Microbiol*. 2020;330:108667. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2020.108667.
71. Niehaus E-M, Kim H-K, Munsterkötter M, Janevska S, Arndt B. et al. Comparative genomics of geographically distant *Fusarium fujikuroi* isolates revealed two distinct pathotypes correlating with secondary metabolite profiles. *PLoS Pathog*. 2017;13(10):e1006670. doi: 10.1371/journal.ppat.1006670.
72. Nirenberg H. Untersuchungen über die morphologische und biologische Differenzierung in der *Fusarium* Sektion *Liseola*. *Mitt Biol Bundesanst Land-Forstw*. Berlin-Dahem. 1976;169:1-117.
73. Nirenberg HI, O'Donnell K. New *Fusarium* species and combinations within the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycologia*. 1998;90(3):434-58. doi: 10.2307/3761403.
74. Noorbadi MT, Masiello M, Taherkhani K, Zare R, Torbati M, Haidukowski M, Somma S, Logrieco AF, Moretti A, Susca A. Phylogeny and mycotoxin profile of *Fusarium* species isolated from sugarcane in Southern Iran. *Microbiol Res*. 2021;252:126855. doi: 10.1016/j.micres.2021.126855.
75. O'Donnell K, Cigelnik E, Nirenberg HI. Molecular systematics and phylogeography of the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycologia*. 1998;90(3):465-493. doi: 10.1080/00275514.1998.12026933.
76. O'Donnell K, Nirenberg HI, Aoki T, Cigelnik E. A multigene phylogeny of the *Gibberella fujikuroi* species complex: detection of additional phylogenetically distinct species. *Mycoscience*. 2000;41:61-78. doi: 10.1007/BF02464387.

77. O'Donnell K, Ward TJ, Robert VARG, Crous PW, Geiser DM, Kang S. DNA sequence-based identification of *Fusarium*: current status and future directions. *Phytoparasitica*. 2015;43:583-95. doi: 10.1007/s12600-015-0484-z.
78. O'Donnell K, Whitaker BK, Laraba I, Proctor RH, Brown DW, Broders K, Kim HS, McCormick SP, Busman M, Aoki T, Torres-Cruz TJ, Geiser DM. DNA sequence-based identification of *Fusarium*: A work in progress. *Plant Dis*. 2022;106(6):1597-609. doi: 10.1094/PDIS-09-21-2035-SR.
79. Oren L, Ezrati S, Cohen D, Sharon A. Early events in the *Fusarium verticillioides*-maize interaction characterized by using a green fluorescent protein-expressing transgenic isolate. *Appl Environ Microbiol*. 2003;69(3):1695-701. doi:10.1128/AEM.69.3.1695-1701.2003.
80. Otieno PK, Imbahale SS, Wekesa VW, Otipa M, Okoth S. Molecular determination of toxigenic potential of *Fusarium* spp. isolated from seeds of wheat (*Triticum aestivum*) genotypes and evaluation of levels of fumonisins in the grains at harvest in three major wheat producing counties in Kenya. *Int J Agronomy*. 2022;2022:ID 1428312. doi: 10.1155/2022/1428312.
81. Palacios SA, Susca A, Haidukowski M, Stea G, Cendoya E, Ramirez ML, Chulze SN, Moretti A, Torres AM. Genetic variability and fumonisin production by *Fusarium proliferatum* isolated from durum wheat grains in Argentina. *Int J Food Microbiol*. 2015;201:35-41. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2015.02.011.
82. Pedrozo R, Fenoglio JJ, Little CR. First report of seedborne *Fusarium fujikuroi* and its potential to cause pre- and postemergent damping-off on soybean (*Glycine max*) in the United States. *Plant Dis*. 2015;99:1865. doi: 10.1094/PDIS-03-15-0321-PDN.
83. Picot A, Barreau C, Caron D, Lannou C, Richard-Forget F. The dent stage of maize kernels is the most conducive for fumonisin biosynthesis under field conditions. *Appl Environ Microbiol*. 2011;77(23):8382-90. doi: 10.1128/AEM.05216-11.
84. Picot A, Barreau C, Pinson-Gadais L, Caron D, Lannou C, Richard-Forget F. Factors of the *Fusarium verticillioides*-maize environment modulating fumonisin production. *Crit Rev Microbiol*. 2010;36(3):221-31. doi: 10.3109/10408411003720209.
85. Piombo E, Bosio P, Acquadro A, Abbruscato P, Spadaro D. Different phenotypes, similar genomes: three newly sequenced *Fusarium fujikuroi* strains induce different symptoms in rice depending on temperature. *Phytopathology*. 2020;110(3):656-65. doi: 10.1094/PHTO-09-19-0359-R.
86. Piombo E, Rosati M, Sanna M, Mezzalama M, Gullino ML, Spadaro D. Sequencing of non-virulent strains of *Fusarium fujikuroi* reveals genes putatively involved in bakanae disease of rice. *Fungal Genet Biol*. 2021;156:103622. doi: 10.1016/j.fgb.2021.103622.
87. Ponce-García N, Ortíz-Islas S, García-Lara S, Serna-Saldívar SO. Physical and chemical parameters, *Fusarium verticillioides* growth and fumonisin production in kernels of nine maize genotypes. *J Cereal Sci*. 2020;96:103128. doi: 10.1016/j.jcs.2020.103128.
88. Pramunadipita S, Widiastuti A, Wibowo A, Priyatmojo A. Rep-PCR analysis of *Fusarium proliferatum* causing sheath rot disease and its relationship to light, pH, temperature and rice varieties. *Arch Phytopathol Plant Protect*. 2022;55(8):973-90. doi: 10.1080/03235408.2022.2081484.
89. Proctor RH, Van Hove F, Susca A, Stea G, Busman M, van der Lee T, Waalwijk C, Morett A, Todd J, Ward TJ. Birth, death and horizontal transfer of the fumonisin biosynthetic gene cluster during the evolutionary diversification of *Fusarium*. *Mol Microbiol*. 2013;90(2):290-306. doi: 10.1111/mmi.12362.
90. Punja ZK. First report of *Fusarium proliferatum* causing crown and stem rot, and pith necrosis, in cannabis (*Cannabis sativa* L., marijuana) plants. *Can J Plant Pathol*. 2021;43:236-55. doi: 10.1080/07060661.2020.1793222.
91. Qiu J, Lu Y, He D, Lee Y-W, Ji F, Xu J, Shi J. *Fusarium fujikuroi* species complex associated with rice, maize, and soybean from Jiangsu province, China: Phylogenetic, pathogenic, and toxigenic analysis. *Plant Dis*. 2020;104(8):2193-201. doi: 10.1094/PDIS-09-19-1909-RE.
92. Rossi V, Scandolaro A, Battilani P. Effect of environmental conditions on spore production by *Fusarium verticillioides*, the causal agent of maize ear rot. *Eur J Plant Pathol*. 2009;123(2):159-69. doi: 10.1007/s10658-008-9351-9.
93. Saleh AA, Esole JP, Logrieco A, Ritieni A, Leslie JF. *Fusarium verticillioides* from finger millet in Uganda. *Food Addit Contam Part A*. 2012;29(11):1762-69. doi: 10.1080/19440049.2012.712062.
94. Salem NM, AlMomany AM, Tahat MM, Aldakil H. First report of *Fusarium verticillioides* causing banana fruit rot in Jordan. *Plant Dis*. 2020;104(12):3255. doi: 10.1094/PDIS-05-20-1116-PDN.
95. Samuels GJ, Nirenberg HI, Seifert KA. Perithecial species of *Fusarium*. In: Summerell BA, Leslie JF, Backhouse D. et al. (eds.). *Fusarium*: Paul E. Nelson Memorial symposium. American Phytopathological Society. St. Paul MN. 2001. P. 1-11.
96. Sandoval-Denis M, Swart WJ, Crous PW. New *Fusarium* species from the Kruger National Park, South Africa. *MycKeys*. 2018;34:63-92. doi: 10.3897/yckeys.34.25974.
97. Sanna M, Martino I, Guarnaccia V, Mezzalama M. Diversity and pathogenicity of *Fusarium* species associated with stalk and crown rot in maize in Northern Italy. *Plants*. 2023;12(22):3857. doi: 10.3390/plants12223857.

98. Scarpino V, Sulyok M, Krska R, Reyneri A, Blandino M. The role of nitrogen fertilization on the occurrence of regulated, modified and emerging mycotoxins and fungal metabolites in maize kernels. *Toxins*. 2022;14(7):448. doi: 10.3390/toxins14070448.
99. Schulthess F, Cardwell KF, Gounou S. The effects of endophytic *Fusarium verticillioides* on infestation of two maize varieties by lepidopterous stemborers and coleopteran grain feeders. *Phytopathology*. 2002;92(2):120–128. doi: 10.1094/PHYTO.2002.92.2.120.
100. Seifert KA, Aoki T, Baayen RP, Brayford D, Burgess LW, Chulze S, Gams W, Geiser D, de Gruyter J, Leslie JF, Logrieco A, Marasas WFO, Nirenberg HI, O'Donnell K, Rheeder J, Samuels GJ, Summerell BA, Thrane U, Waalwijk C. The name *Fusarium moniliforme* should no longer be used. *Mycol Res*. 2003;107:643–644. doi: 10.1017/S095375620323820X.
101. Sherif M, Kirsch N, Splivallo R, Pfohl K, Karlovsky P. The role of mycotoxins in interactions between *Fusarium graminearum* and *F. verticillioides* growing in saprophytic cultures and co-infecting maize plants. *Toxins*. 2023;15(9):575. doi: 10.3390/toxins15090575.
102. Siciliano I, Amaral Carneiro A, Spadaro D, Garibaldi A, Gullino ML. Jasmonic acid, abscisic acid and salicylic acid are involved in the phytoalexin responses of rice to *Fusarium fujikuroi*, a high gibberellin producer pathogen. *J Agr Food Chem*. 2015;63(37):8134–42. doi: 10.1021/acs.jafc.5b03018.
103. Singh R, Kumar P, Laha GS. Present status of bakanae of rice caused by *Fusarium fujikuroi* Nirenb. *Ind Phytopathol*. 2019;72:587–97. doi: 10.1007/s42360-019-00125-w.
104. Steenkamp ET, Coutinho TA, Desjardins AE, Wingfield BD, Marasas WFO, Wingfield MJ. *Gibberella fujikuroi* mating population E is associated with maize and teosinte. *Mol Plant Pathol*. 2001;2(4):215–21. doi: 10.1046/j.1464-6722.2001.00072.x.
105. Studt L, Troncoso C, Gong F, Hedden P, Toomajian C, Leslie JF, Humpf H-U, Rojas MC, Tudzynski B. Segregation of secondary metabolite biosynthesis in hybrids of *Fusarium fujikuroi* and *Fusarium proliferatum*. *Fungal Genet Biol*. 2012;49(7):567–77. doi: 10.1016/j.fgb.2012.05.005.
106. Suga H, Arai M, Fukasawa E, Motohashi K, Nakagawa H, Tateishi H, Fuji S, Shimizu M, Hyakumachi M. Genetic differentiation associated with fumonisin and gibberellin production in Japanese *Fusarium fujikuroi*. *Appl Environ Microbiol*. 2019;85(1):e02414–18. doi: 10.1128/AEM.02414-18.
107. Suga H, Kitajima M, Nagumo R, Tsukiboshi T, Uegaki R, Nakajima T, Kushihiro M, Nakagawa H, Shimizu M, Kageyama K, Hyakumachi M. A single nucleotide polymorphism in the translation elongation factor 1 α gene correlates with the ability to produce fumonisin in Japanese *Fusarium fujikuroi*. *Fungal Biol*. 2014;118(4):402–12. doi: 10.1016/j.funbio.2014.02.005.
108. Sultana S, Bao W, Shimizu M, Kageyama K, Suga H. Frequency of three mutations in the fumonisin biosynthetic gene cluster of *Fusarium fujikuroi* that are predicted to block fumonisin production. *World Mycotoxin J*. 2021;14:49–59. doi: 10.3920/WMJ2020.2572.
109. Sultana S, Suga H. Genetic background of variable fumonisin production in the *Fusarium fujikuroi* species complex. *Rev Agricult Sci*. 2021;9:43–55. doi: 10.7831/ras.9.0 43.
110. Sunani SK, BASHYAL BM, Kharayat BS, Prakash G, Krishnan SG, Aggarwal R. Identification of rice seed infection routes of *Fusarium fujikuroi* inciting bakanae disease of rice. *J Plant Pathol*. 2020;102(1):113–21. doi: 10.1007/s42161-019-00390-8.
111. Szécsi Á, Szekeres Á, Bartók T, Oros G, Mesterházy Á. Fumonisin B1-4-producing capacity of Hungarian *Fusarium verticillioides* isolates. *World Mycotoxin J*. 2010;3:67–76. doi: 10.3920/WMJ2009.1152.
112. Terna TP, Mohamed Nor NMI, Zakaria L. Histopathology of corn plants infected by endophytic fungi. *Biology*. 2022;11(5):641. doi: 10.3390/biology11050641.
113. Torres-Cruz TJ, Whitaker BK, Proctor RH, Broders K, Laraba I, Kim HS, Brown DW, O'Donnell K, Estrada-Rodríguez TL, Lee YH, Cheong K., Wallace EC, McGee CT, Kang S, Geiser DM. FUSARIUM-ID v.3.0: An updated, downloadable resource for *Fusarium* species identification. *Plant Dis*. 2022;106(6):1610–16. doi: 10.1094/PDIS-09-21-2105-SR.
114. Triest D, Hendrickx M. Postharvest disease of banana caused by *Fusarium musae*: a public health concern? *PLoS Pathog*. 2016;12(11):e1005940. doi: 10.1371/journal.ppat.1005940.
115. Van Hove F, Waalwijk C, Logrieco A, Munaut F, Moretti A. *Gibberella musae* (*Fusarium musae*) sp. nov., a recently discovered species from banana is sister to *F. verticillioides*. *Mycologia*. 2011;103(3):570–85. doi: 10.3852/10-038.
116. Visentin I, Montis V, Döll K, Alabouvette C, Tamietti G, Karlovsky P, Cardinale F. Transcription of genes in the biosynthetic pathway for fumonisin mycotoxins is epigenetically and differentially regulated in the fungal maize pathogen *Fusarium verticillioides*. *Eukar Cell*. 2012;11:252–59. doi: 10.1128/EC.05159-11.
117. Vismar HF, Shephard GS, van der Westhuizen L, Mngqawa P, Bushula-Njah V, Leslie JF. Mycotoxins produced by *Fusarium proliferatum* and *F. pseudonygamai* on maize, sorghum and pearl millet grains in vitro. *Int J Food Microbiol*. 2019;296:31–6. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2019.02.016.
118. Waalwijk C, Taga M, Zheng S-L, Proctor RH, Vaughan MM, O'Donnell K. Karyotype evolution in *Fusarium*. *IMA Fungus* 2018;9:13–26. doi: 10.5598/imafungus.2018.09.01.02.
119. Wang L, Ge S, Liang W, Liao W, Li W, Jiao G, Wei X, Shao G, Xie L, Sheng Z, Hu S, Tang S, Hu P. Genome-wide characterization reveals variation potentially involved in pathogenicity and mycotoxins

- biosynthesis of *Fusarium proliferatum* causing spikelet rot disease in rice. *Toxins*. 2022a;14(8):568. doi: 10.3390/toxins14080568.
120. Wang L, Liu Q, Ge S, Liang W, Liao W, Li W, Jiao G, Wei X, Shao G, Xie L, Sheng Z, Hu S, Tang S, Hu P. Genomic footprints related with adaptation and fumonisins production in *Fusarium proliferatum*. *Front Microbiol*. 2022b;13:1004454. doi: 10.3389/fmicb.2022.1004454.
 121. Wang Y, Zhao W, Han S, Wang L, Chang X, Liu K, Quan Y, He K. Seven years of monitoring susceptibility to Cry1Ab and Cry1F in Asian corn borer. *Toxins*. 2023;15(2):137. doi: 10.3390/toxins15020137.
 122. Wangia-Dixon RN, Nishimwe K. Molecular toxicology and carcinogenesis of fumonisins: a review. *J Environ Sci Health Pt C*. 2021;39(1):44–67. doi: 10.1080/26896583.2020.1867449.
 123. Waśkiewicz A, Stepień Ł, Wilman K, Kachlicki P. Diversity of pea-associated *F. proliferatum* and *F. verticillioides* populations revealed by *FUM1* sequence analysis and fumonisin biosynthesis. *Toxins*. 2013;5(3):488-503. doi: 10.3390/toxins5030488.
 124. Wineland GO. An ascigerous stage and synonymy for *Fusarium moniliforme*. *J Agric Res*. 1924;28(9):909-22. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/280950>.
 125. Xie L, Wu Y, Wang Y, Jiang Y, Yang B, Duan X, Li T. Fumonisin B1 induced aggressiveness and infection mechanism of *Fusarium proliferatum* on banana fruit. *Environ Pollut*. 2021;288:117793. doi: 10.1016/j.envpol.2021.117793.
 126. Xu JR, Leslie JF. A genetic map of *Gibberella fujikuroi* mating population A (*Fusarium moniliforme*). *Genetics*. 1996;143(1):175-189.
 127. Xu J-R, Yan K, Dickman MB, Leslie JF. Electrophoretic karyotypes distinguish the biological species of *Gibberella fujikuroi* (*Fusarium* section *Liseola*). *Mol Plant-Microbe Interact*. 1995;8:74-84. doi: 10.1094/MPMI-8-0074.
 128. Yan H, Zhou Z, Shim WB. Two regulators of G-protein signaling (RGS) proteins FlbA1 and FlbA2 differentially regulate fumonisin B1 biosynthesis in *Fusarium verticillioides*. *Curr Genet*. 2021;67(2):305-15. doi: 10.1007/s00294-020-01140-5.
 129. Yang X, Zhao S, Liu B, Gao Y, Hu C, Li W, Yang Y, Li G, Wang L, et al. Bt maize can provide non-chemical pest control and enhance food safety in China. *Plant Biotechnol J*. 2022; 21(2):391-404. doi: 10.1111/pbi.13960.
 130. Yilmaz N, Sandoval-Denis M, Lombard L, Visagie CM, Wingfield BD, Crous PW. Redefining species limits in the *Fusarium fujikuroi* species complex. *Persoonia*. 2021;46:129-62. doi: 10.3767/persoonia.2021.46.05.
 131. Yu S, Jia B, Liu N, Yu D, Zhang S, Wu A. Fumonisin B1 triggers carcinogenesis via HDAC/PI3K/Akt signalling pathway in human esophageal epithelial cells. *Sci Total Environ*. 2021;787:147405. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.147405.
 132. Yu W-Y, LIN M, Yan H-J, Wang J, Zhang S, Lu G, Wang Z, Shim W-B. The peroxisomal matrix shuttling receptor Pex5 plays a role in FB1 production and virulence in *Fusarium verticillioides*. *J Integrat Agricult*. 2022;21(10):2957-72. doi: 10.1016/j.jia.2022.07.044.
 133. Yurchenko EG, Savchuk NV, Porotikova EV, Vinogradova SV. First report of grapevine (*Vitis* sp.) cluster blight caused by *Fusarium proliferatum* in Russia. *Plant Dis*. 2020;104:991 doi: 10.1094/PDIS-05-19-0938-PDN.
 134. Zhao L, Wei X, Zheng T, Gou Y-N, Wang J, Deng J-X, Li M-J. Evaluation of pathogenic *Fusarium* spp. associated with soybean seed (*Glycine max*) in Hubei Province, China. *Plant Dis*. 2022;106(12):3178-86. doi: 10.1094/pdis-12-21-2793-re.
 135. Zhou Z, Yan H, Kim MS, Shim WB. Distinct function of mediator subunits in fungal development, stress response, and secondary metabolism in maize pathogen *Fusarium verticillioides*. *Phytopathology*. 2022;112(8):1730-38. doi: 10.1094/PHYTO-12-21-0495-R.
 136. Zhu Y, Abdelraheem A, Sanogo S, Wedegaertner T, Nichols R, Zhang JF. First report of cotton (*Gossypium*) wilt caused by *Fusarium proliferatum* in New Mexico, U.S.A. *Plant Dis*. 2019;103(10):2679. doi: 10.1094/PDIS-04-19-0713-PDN.
 137. Zidan L, Jawdat D, Naffaa W. Morphology, pathogenicity, and molecular identification of some *Fusarium* species within the *Gibberella fujikuroi* species complex from wheat in Syria. *Curr Res Environ Appl Mycol (J Fungal Biol)*. 2020;10(1):156-66. doi: 10.5943/cream/10/1/16.