

<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.5.641-660>
УДК 582.28+574.34(470.2)



К вопросу об охране грибов

© 2021. А. А. Широких, И. Г. Широких ✉

ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», г. Киров, Российская Федерация

Статья посвящена актуальной на сегодняшний день проблеме сохранения биологического разнообразия в современном мире. Рассмотрены основные принципы и специфические подходы к вопросам охраны макромицетов, как организмов, трудно поддающихся качественному и количественному учету, в силу особенностей биологии и жизненного цикла. Обсуждаются отечественные и мировые тенденции и практики в сфере охраны видового разнообразия агарикоидных грибов как неотъемлемого компонента любой экосистемы. Представлена информация о специфике выявления регионального грибного разнообразия, редких и находящихся под угрозой исчезновения видов для включения в Красные списки различного уровня, определения границ грибных популяций, в т. ч. с привлечением методов баркодирования. Отмечена необходимость уточнения и обоснования изменения статусов отдельных видов и выделения ключевых участков, несущих специфические и типичные микологические комплексы, для организации особо охраняемых природных территорий. Обосновывается мысль о том, что система охраны грибов должна быть интегрирована в общую систему охраны природы. Наряду с охраной редких и исчезающих видов грибов в типичных для них местообитаниях (заповедниках, природных парках, заказниках и т. д.), дан краткий анализ приоритетных направлений сохранения грибного генофонда в научных коллекциях и банках ex situ. Живые мицелиальные культуры могут быть использованы для создания новых устойчивых популяций при реинтродукции редких и исчезающих видов, а также в биотехнологиях получения полезных для человека грибных метаболитов. В заключение затрагивается тема повышения эффективности охраняемых мероприятий через цифровизацию информационных систем: свободный и открытый доступ к данным о подлежащих охране видах грибов путем создания специализированных компьютерных баз, веб-сайтов и единых информационных банков.

Ключевые слова: видовое разнообразие, коллекции, Красная книга, макромицеты, охрана in situ, редкие виды, сохранение ex situ

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого» (тема № 0767-2019-0090).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку данной работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Широких А. А., Широких И. Г. К вопросу об охране грибов. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2021;22(5):641-660. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.5.641-660>

Поступила: 02.04.2021

Принята к публикации: 04.10.2021

Опубликована онлайн: 27.10.2021

On the conservation of fungi

© 2021. Alexander A. Shirokikh, Irina G. Shirokikh ✉

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

The article is devoted to the actual problem of conservation of biological diversity in the modern world. The basic principles and specific approaches to the protection of macromycetes as organisms that are difficult in qualitative and quantitative accounting due to the peculiarities of biology and life cycle have been studied. Domestic and global trends and practices in the field of protecting the species diversity of agaricoid fungi as a component of any ecosystem are discussed. The information on the features of regional fungal diversity detection, rare and threatened species for inclusion into the Red lists of various levels as well as on determining the boundaries of fungal populations, including using barcoding methods is provided. It is noted that for the organization of specially protected natural areas, it is necessary to specify and substantiate the changes in the status of separate species, to identify key areas with specific and typical mycological complexes. The idea that the system of mushroom protection should be integrated into the general system of nature protection is substantiated. Along with the protection of rare and endangered fungi species in their typical habitats (nature reserves, nature parks, wildlife areas, etc.), priority directions for preserving the gene pool of fungi in scientific collections and ex situ banks are described. Live mycelial cultures of fungi can be used for the development of new resistant populations by the reintroduction of rare and endangered species, as well as for the production of fungal metabolites useful for humans. There has been also discussed the problem of improving the effectiveness of protective measures through the digitalization of information systems: free and open access to the data on the endangered fungi species through the development of specialized computer databases, websites and unified information banks.

Key words: species diversity, collections, Red Data Book, macromycetes, in situ conservation, rare species, ex situ conservation

Acknowledgement: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky (theme No. 0767-2019-0090).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors declared no conflict of interest.

For citation: Shirokikh A. A., Shirokikh I. G. On the conservation of fungi. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2021;22(5):641-660. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.5.641-660>

Received: 02.04.2021

Accepted for publication: 04.10.2021 Published online: 27.10.2021

Сохранение биологического разнообразия в современном мире приобрело особое значение, поскольку оно становится немаловажным фактором экономического и политического развития государств и тесно связано со стабильностью окружающей среды и качеством жизни человека [1]. Для сохранения биологического разнообразия в условиях усиливающейся антропогенной нагрузки на природные экосистемы необходима эффективная организация охраны редких видов биоты. Если принципы охраны редких видов сосудистых растений и многих групп животных в основном разработаны, то для грибов, которые представляют собой неотъемлемый компонент любой экосистемы, вопросы сохранения отдельных популяций и генофонда в целом изучены в гораздо меньшей степени [2, 3]. Однако накопленные в последние десятилетия знания в области их систематики, распространения в природе, экологии, а также формирование представлений о губительных последствиях сокращения численности грибных видов для окружающей среды и человека, придали новый импульс оценке, рассмотрению и включению этого важного компонента биоразнообразия в природоохранные мероприятия.

Результаты оценки грибного разнообразия на Земле сильно различаются, в зависимости от выбранного метода его описания. Предложенная Дэвидом Хоксвордом (1991, 2001) и наиболее широко используемая цифра – 1,5 млн видов основана на наблюдаемом в ряде регионов стабильном соотношении между разнообразием высших растений и грибов [4]. Показатели грибного разнообразия, появившиеся позже в работах М. Блэкуэл – до 5,1 млн [5] и Д. Ли Тейлора с сотр. – 6 млн видов [6], получены с использованием молекулярных подходов – ДНК-метабаркодинга. Хотя в дальнейшем было высказано мнение, что эти цифры завышены, как минимум, в 2,5 раза [7, 8], общее количество видов грибов остаётся, тем не менее, впечатляюще большим. Поскольку количество грибов, опи-

санных в настоящее время, составляет около 120 тыс. видов [7], «более 90 % грибного разнообразия на Земле ещё предстоит обнаружить» [9]. Только в Европе насчитывается не менее 75 тыс. видов, из них более 15 тыс. видов образуют макроскопические плодовые тела [10]. В России общее грибное разнообразие оценивают приблизительно в 20-25 тыс. видов¹, в том числе 10 тыс. видов макромицетов.

В последние десятилетия внимание к проблеме возможного исчезновения отдельных видов грибов усиливается в связи с потерей многими из них привычной среды обитания, локальными климатическими изменениями, усиленной эксплуатацией лесных и других природных фитоценозов, загрязнением окружающей среды, утратой симбиотических хозяев и/или конкуренцией со стороны инвазивных видов [11]. Вполне вероятно, что при современных темпах увеличения антропогенного давления на экосистемы мы можем потерять большое количество грибных видов и уникальных генов, так никогда и не узнав об их существовании. Не менее важными представляются охрана и рациональное использование пока широко распространенных видов, сбор которых в отдельных местах характеризуется чрезмерной интенсивностью, из-за чего при уплотнении почвы уничтожается грибница. Несмотря на расширение в стране промышленного грибоводства, в отдельных регионах России сбор грибов сегодня остаётся довольно значительным. Например, в Кировской области общие запасы съедобных грибов сократились за двадцатилетний период на 60 % [12]. Благоприятные для грибов условия резко изменились в результате многочисленных лесных пожаров, применения пестицидов и иных видов антропогенного воздействия.

Цель обзора – привлечь внимание к необходимости проведения комплекса мер, направленных на сохранение разнообразия макроскопических высших грибов, часто скрытого от наблюдателя в почве и иных природных субстратах.

¹Коваленко А. Е., Коткова В. М., Морозова О. В., Новожилов Ю. К., Змитрович И. В., Попов Е. С. Грибы. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.binran.ru/resources/archive/biodiv/fungi/> (дата обращения 15.01.2021).

Материал и методы. В основу обзорной статьи положены материалы научных исследований в области микологии и охраны природы в странах Европы, Северной и Южной Америки, Китае. Поиск научных источников осуществлялся в библиографических базах, научных электронных библиотеках и поисковых системах: Google Scholar (www.scholar.google.com), Publons (www.publons.com), Scopus (www.scopus.com), eLIBRARY.RU (www.elibrary.ru), Medline (www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/), JSTOR Search (www.jstor.org/). В качестве литературных источников принимались во внимание научные статьи на английском и русском языках. Глубина поиска – 35 лет. Поисковые запросы выполняли по следующим ключевым словам: *macromycetes*, *macrofungi*, *mushrooms*, *fungal diversity*, *fungal conservation and management*, *fungal ecology*, *hidden diversity*, *mycobiome*, *DNA metabarcoding*, *protecting rare forest-associated fungi*, *important fungal areas*, *assessment of IUCN status*, *conservation status*, *IUCN red-listing criteria and categories*, *collections of mushrooms*, *mycological social network*.

Основная часть. *Место грибов в современной системе органического мира.* Современная система органического мира, сложившаяся в биологии к 2005-2008 гг., создана на основе изучения структуры отдельных генов и анализа данных, полученных методами молекулярной биологии. Основные принципы этой системы изложены в работе [13]. Согласно результатам новейших филогенетических построений, грибы отнесены к надцарству *Opisthoconta*, которое включает два царства – животные (*Animalia*) и грибы (*Fungi*). Система грибов представлена группой (кладой) *Holomycota*, в которую входят царство *Fungi* – настоящие грибы в узком смысле, а также сестринская грибам клада *Cristidiscoidea*, включающая три порядка протистов: *Nucleariida*, *Fonticulida* и *Rozellida*. В систему грибов полностью интегрированы лишайники, которые предложено рассматривать не как самостоятельную систематическую группу, а как лихенизированные грибы, находящиеся в мутуалистических взаимоотношениях с водорослями [14, 15].

Наше внимание будет в основном сосредоточено на представителях отделов *Basidiomycota* и *Ascomycota*, формирующих более или менее заметные плодовые тела (агарикоидные, афиллофоровые и сумчатые макро-

мицеты), что определяет их большую уязвимость к действию антропогенных факторов в сравнении с другими грибными группами.

Интеграция охраны грибов в общую систему охраны природы. Охрана редких и находящихся под угрозой исчезновения видов макромицетов подразумевает несколько аспектов: охрану природных популяций, охрану биотопов, в которых они обитают, и сохранение генофонда в коллекциях мицелиальных культур, из которых, при необходимости, может быть осуществлена реинтродукция вида в прежнее местообитание [16]. С природоохранными задачами тесно связано изучение общих вопросов географии грибов и закономерностей их распространения. Особое значение имеют раскрытие ценотических связей, подробный эколого-трофический анализ, выявление типичных ценокомплексов.

Макромицеты распространены повсеместно и играют существенную роль в функционировании экосистем [17, 18, 19]. Будучи гетеротрофными организмами, они тесно связаны с автотрофами – низшими и высшими растениями. Наиболее важными функциями грибов являются переработка «мортмассы», разложение и гумификация древесины с возвращением в биотический круговорот основных биогенных элементов (углерода, азота, фосфора), а также образование эктотрофных микориз. Основным фактором, определяющим распространение грибов в сообществах, является субстрат, тогда как другие параметры среды (температура, влажность) оказывают на грибы лишь опосредованное влияние [20]. В соответствии с субстратной приуроченностью выделяют три основные функциональные группы – биотрофы, сапротрофы и симбиотрофы с различными грациями и переходами [21]. На основании трофических и топических предпочтений среди грибов выделяют четыре наиболее крупные по видовой насыщенности группы – ксилотрофы, подстилочные и гумусовые сапротрофы, микоризобразователи [22]. Остальные эколого-трофические группы значительно уступают им по количеству видов.

При продвижении с севера на юг наблюдается общая закономерность в изменении соотношения трофических групп агарикоидных макромицетов. Если в хвойных и хвойно-широколиственных лесах максимально представлены виды-симбиотрофы, образующие микоризу с древесными доминантами, то в лесостепных

микобиотах их доля существенно сокращается. Лидирующая позиция переходит к представителям сапротрофного комплекса – ксилотрофам и гумусовым сапротрофам [23, 24].

С микоризными грибами, предположительно, связано более 80 % видов наземных растений [25, 26]. Значительное количество симбиотрофных грибов в таежных лесах определяется разнообразием микотрофных древесных пород (ель, сосна, пихта, лиственница, береза, осина и др.), а также смещенными к пессимуму условиями их произрастания. Влияние на растение грибного симбионта проявляется в наибольшей степени при недостаточной обеспеченности хозяина водой и/или минеральным питанием. Благодаря формированию грибного чехла вокруг питающих корней, эктомикоризные грибы объединяют растения в общие мицелиальные сети, которые регулируют взаимоотношения растений, способствуют формированию растительных сообществ [27], играют определённую роль в перераспределении питательных веществ между растениями, входящими в состав биоценоза [28, 29, 30]. Плодовые тела микоризообразователей составляют большую часть от биомассы плодовых тел всех групп грибов [22].

Из всех организмов, входящих в состав лесного биогеоценоза, только грибы обладают необходимыми и уникальными ферментными системами, позволяющими осуществлять полную биохимическую деградацию древесины. Взаимосвязанная деятельность растений и дереворазрушающих грибов-ксилотрофов лежит в основе биологического круговорота лесных экосистем [31, 32]. Начальные этапы минерализации древесины осуществляются афиллофоровыми (трутовыми) грибами, а завершают распад с последующей ее трансформацией в компоненты гумуса агариковые грибы. Для многих ксилотрофных грибов характерна субстратная специализация, которая выражается в их приуроченности к древесным остаткам определенных видов деревьев. Такая избирательность ксилотрофов является результатом длительной сопряженной эволюции грибов и растений, и поэтому их распределение в широтном градиенте во многом определено особенностями зонального распределения древесных пород [33]. Подстилочные и гумусовые сапротрофы, которые активно участвуют в разложении растительного опада и превращении его в компоненты гумуса,

в отличие от микоризообразователей и ксилотрофов, проявляют меньшую зависимость от состава древостоя. Трофическая приуроченность видов грибов к определенным древесным эдификаторам позволяет выделить ценоэлементы изучаемой микобиоты, под которыми понимаются группы видов, которые связаны в своем распространении с определенными растительными формациями на исследуемой территории [24]. Наличие тесных связей высших грибов с растениями-эдификаторами определяет целесообразность организации охраны грибов в составе многокомпонентных природных сообществ, в их естественных местообитаниях. Такой подход в наибольшей степени отвечает принципу охраны общего биоразнообразия планеты и её отдельных регионов по биохорологическим функционально-территориальным единицам – сообществам, биотам ландшафтов и более крупным подразделениям биосферы как компонентам природных экосистем соответствующего ранга [34]. Поэтому работа по сохранению редких видов грибов должна основываться, в первую очередь, на выделении достаточных по площади типичных экосистем, несущих специфические и типичные микологические комплексы, для создания особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

Видовой состав и выявление редких видов микобиоты. Одним из первых этапов организации охраны грибов является определение видового состава микобиоты региона с целью выявления доминантных и малочисленных редких видов. Редкость вида в природе принято рассматривать как свидетельство его потенциального исчезновения, связанного с повышенной уязвимостью. Международный союз охраны природы (МСОП) (International Union for Conservation of Nature или IUCN) подразделяет редкие виды на следующие категории²: CR (critically endangered) – находящиеся на грани полного исчезновения; EN (endangered) – находящиеся под угрозой исчезновения; VU (vulnerable) – уязвимые; NT (near endangered) – находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому; LC (least concern) – вызывающие наименьшие опасения; DD (data deficient) – недостаток данных. В Красные книги и списки заносятся, как правило, только виды, попадающие в категории CR, EN и VU. Иногда к ним добавляются виды, отнесенные к категории NT.

²Translations of IUCN Red List guidance documents. [Электронный ресурс].

URL: <https://www.iucnredlist.org/resources/other-translations> (дата обращения 8.02.2021).

В России выделяют шесть категорий видов, подлежащих охране: 0 – вероятно исчезнувшие с данной территории в новейшее время; 1 – находящиеся под угрозой исчезновения; 2 – уязвимые, неуклонно сокращающие свою численность и ареал обитания; 3 – редкие; 4 – неопределённые по статусу недостаточно изученные; 5 – восстанавливающиеся до относительно безопасного уровня [35].

Особо стоит вопрос о критериях «редкости» вида. Понятие редкости обычно соотносят с распространением и численностью популяции вида [36, 37], выделяя при этом четыре группы: 1 – широко распространенные с высокой численностью; 2 – широко распространенные с низкой численностью; 3 – узко распространенные с высокой численностью; 4 – узко распространенные с низкой численностью [38]. Виды грибов, нуждающиеся в охране, обычно относятся ко 2, 3 и 4 группам.

Редкость вида, с одной стороны, является достаточно легко устанавливаемой оценочной характеристикой, с другой, это очень сложное понятие, не поддающееся однозначному экологическому определению. Например, вопрос о причинах редкости: является она неотъемлемым эволюционным атрибутом вида или связана с антропогенным воздействием на экосистему? Поэтому при изучении редких видов рекомендуется обращать внимание на следующие признаки: 1) географическое распространение; 2) специфичность местообитания – частая встречаемость вида в разных местообитаниях или ограниченность немногими или даже одним местообитанием; 3) степень специализации вида и зависимости от других организмов; 4) локальный размер популяции.

Понятие редкости сопряжено с величиной территории. Виды могут иметь локальную, региональную, национальную и международную редкость³. В связи с этим принципы выделения редких и исчезающих видов на территориях разного масштаба будут в определенной степени различаться.

Грибы часто бывают связаны с процессами деградации экосистем, их органического загрязнения и антропогенной трансформации. В этом плане включение в охранные списки ряда рудеральных или несвойственных региону видов, например из числа ксилотрофов, требует определенной осторожности. Не исключена вероятность, что такие виды могут явиться

биозагрязнителями, способными нанести урон местной биоте [39, 40].

Особого рассмотрения требуют заносные, но редкие для местной микобиоты виды, одним из которых, по материалам Красной книги Кировской области [41], является гриб *Mutinus ravenelii* (Berk & Curtis) Fisch (рис. 1).



Рис. 1. Плодовое тело гриба *Mutinus ravenelii* / Fig. 1. The fungal fruit *Mutinus ravenelii*

Согласно документам МСОП, чужеродные, инвазивные виды заведомо не должны включаться в Красные списки. Со временем из редких они могут превратиться в экспансивно распространяющиеся проблемные виды, поэтому региональная редкость не является достаточным условием для их включения в охранный список [42]. *M. ravenelii* исключается из Красных списков некоторых европейских стран, куда он раньше по ошибке был включен. Определенную помощь в принятии того или иного решения может оказать информация об адвентивных видах грибов, представленная в стандартизированной базе Global Alien Macrofungi Database (<https://www.gbif.org/dataset/da3542b4-9a73-4054-b9a3-2d762e172199>). Как правило, видовые списки грибов, подлежащих охране по результатам обследования микобиоты региона, ограничены списками макромицетов, образующими крупные, хорошо дифференцированные плодовые тела. Виды с мелкими плодовыми телами, из-за их малой изученности и меньшей вероятности обнаружения, в настоящее время бывает сложно отнести к той или иной охранный категории. Поэтому вопрос об организации охраны таких видов часто остается открытым.

³IUCN Red List categories and criteria, version 3.1. [Электронный ресурс].

URL: <https://www.iucn.org/content/iucn-red-list-categories-and-criteria-version-31> (дата обращения 10.02.2021).

Использование современного инструментария молекулярной биологии и биоинформатики позволяет решить вопрос, «редкий или исчезающий», путем оценки экологических ниш и глобальных диапазонов таких видов [8].

Определение границ популяций охраняемых видов грибов. Одним из важных этапов в практике охраны редких видов грибов является выявление границ их локализации. Мицелий гриба может находиться в почве или другом субстрате и, в отличие от растений и крупных животных, оставаться невидимым для наблюдателя. Обнаружить присутствие того или иного вида гриба можно лишь в короткий период появления плодовых тел. Поэтому само понятие «объекта охраны» в отношении грибов представляет определенную сложность.

Появление крупных плодовых тел у высших грибов определяется благоприятным сочетанием погодных факторов и биологических ритмов плодообразования [23, 43]. Однако возрастающее антропогенное влияние на природные экосистемы ведёт к нарушению биоритмов у многих базидиомицетов. У одних видов меняется пищевой субстрат, другие предпочитают новые местообитания, изменяются фенологические сроки плодообразования, визуально, особенно у редких видов, исчезают плодовые тела [44]. Ввиду спорадичности находок плодовых тел сложно определить границы популяций редких видов макромицетов. Крайне трудно (а чаще невозможно) оценить также и численность индивидуумов.

Принципиально новым шагом в изучении скрытого видового разнообразия и закономерностей распространения грибов является развитие и применение молекулярно-генетических методов, таких как оценка рестрикционных профилей (RFLP, restriction fragment length polymorphism) и следующее поколение технологий секвенирования (NGS, next generation sequencing) [45]. Молекулярный метод ДНК-метабаркодинга (ДНК-штрихкодирование), основывающийся на технологии NGS, позволяет изучать совокупный геном какого-либо сообщества организмов непосредственно в среде их обитания [46]. С этой целью из образцов окружающей среды выделяют тотальную ДНК, содержащую фрагменты ДНК множества видов, амплифицируют ее с использованием универсальных праймеров,

секвенируют последовательности маркерных генов-баркодов и по полученным нуклеотидным последовательностям реконструируют таксономический состав сообщества.

В качестве предпочтительного молекулярного маркера для ДНК-штрихкодирования грибов в 2011 г. был официально рекомендован ITS – транскрибируемый спейсерный регион рибосомной РНК: спейсеры ITS1 и ITS2, разделенные геном 5.8S рРНК [47, 48]. Преимущество этой последовательности перед другими возможными маркерами состоит в том, что ее фланкируют консервативные гены 18S и 28S рРНК, которые легко амплифицируются универсальными праймерами, и ITS обеспечивает наибольшее разрешение при идентификации видов. Международным Консорциумом по ДНК-штрихкодированию грибов (International Fungal Barcoding Consortium) эта последовательность признана главным маркером для ДНК-штрихкодирования грибов [48].

Применение молекулярных технологий, ставшее основным методом исследования в систематике грибов, быстрыми темпами становится инструментом интенсификации экологических исследований, связанных с изучением грибов непосредственно в их среде обитания. При отсутствии макроструктур, доступных для изучения, критерием разграничения таксонов служит алгоритм кластеризации полученных нуклеотидных последовательностей, который основан на их сопоставлении с эталонными последовательностями при определенном пороговом значении [45].

Успех метабаркодинга во многом определяется качеством биоинформатического анализа и выбором референтной базы нуклеотидных последовательностей. Для присвоения таксономических имен грибам используются справочные доступные базы данных: GenBank, UNITE, Warcup [45, 49]. Существуют различные алгоритмы коррекции и фильтрации сиквенсов, что дает возможность уменьшить количество ошибок и увеличить количество функциональной информации. Различаются между собой и алгоритмы аннотации: наиболее известны BLAST NSBI и FUNGuild [50]. Сравнивать полученные последовательности одновременно с несколькими справочными базами данных можно, используя онлайн-инструменты идентификации, которые предлагают MycoBank, EUBOLD [51].

Основным достоинством метабаркодинга является возможность сравнивать сообщества целиком: их разнообразие, сложность межвидовых сетей и степень различий между разными сообществами. Данные по составу и относительной численности таксонов в сообществе, полученные с помощью метабаркодинга, могут быть использованы для построения межвидовых сетей. Сложность межвидовых сетей может служить экологическим индикатором устойчивости грибных сообществ, а также при диагностике антропогенных нарушений [52]. Потенциал применения данного метода заключается также в повышении чувствительности обнаружения и эффективности оценок видового состава микобиоты в полевых условиях и труднодоступных местообитаниях [53, 54].

Выделение границ популяций редких видов сапротрофных грибов предполагает учет такой особенности, как расселение посредством базидиоспор, которые разносятся на большие расстояния ветром, насекомыми и/или другими животными. Сапротрофы, в отличие от микоризообразователей, не нуждаются в растениях-хозяевах, поэтому их споры прорастают, образуя плодовые тела практически на любом подходящем субстрате, при совокупности подходящих условий. Постоянно увеличивающемуся расселению таксонов за пределы их исходных ареалов способствует также прямое и косвенное воздействие человека. Поэтому единичные находки плодовых тел или даже двух-трёхлетние наблюдения могут давать совершенно искажённую картину распространения грибов, нуждающихся в охране. При рекомендации таксона к включению в список охраняемых видов необходимо учитывать многолетнюю динамику численности и изменения ареалов видов, проводить оценку влияния на эти показатели биотических, абиотических и антропогенных факторов [55].

Самостоятельный интерес представляет вопрос о площади охраняемой территории, на которой произрастают редкие виды грибов. В 1992 году в лесном биоценозе штата Мичиган (США) были установлены размеры грибницы опенка *Armillaria bulbosa* (Barla) Kile & Watling [56]. Оказалось, грибница этого гриба занимает площадь около 15 га и имеет возраст 1500 лет. В штате Орегон найден ещё более крупный экземпляр грибницы опёнка тёмного *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink, занимаю-

щий площадь в 10 кв. км и имеющий возраст 2500 лет. Несмотря на свой возраст, грибница обладала удивительной генетической стабильностью: на 100 млн нуклеотидов выявлено всего 163 генетических изменения [57]. Основываясь на этих наблюдениях, можно полагать, что площадь для грибов со сходной биологией и экологическими требованиями должна быть не менее 10 кв. км, что сопоставимо с площадями особо охраняемых природных территорий. Например, заповедник «Матсутакэ» (провинция Сычуань, КНР) создан для охраны всего одного вида гриба – *Tricholoma matsutake* (S. Ito et S. Imai) Singer [58]. Этот гриб издавна используется в традиционной китайской медицине и охраняется не только как редкий вид, но и как сырьевой ресурс для фармацевтической промышленности [59].

При выборе территории для охраны редких видов грибов предложена система создания ключевых микологических участков (КМУ), которые представляют собой территории, выделяемые для охраны не только редких видов грибов, но и растений, и животных в их естественных местообитаниях [37]. Размеры КМУ определяются функциональным единством ключевых объектов – популяций отдельных видов, их сообществ, биоты территории в целом. По мнению авторов, КМУ могут выполнять функцию резерватов биотического разнообразия региона, источников пополнения биоты прилегающих территорий за счет расселения из них типичных видов грибов.

Красные книги и Красные списки охраняемых видов. Для объединения усилий микологов по охране редких видов ещё в 1985 г. был создан Европейский совет по сохранению грибов (European Council for the Conservation of Fungi или ECCF). Это старейшее в мире учреждение, деятельность которого полностью посвящена охране грибов [10]. В настоящее время ECCF входит в структуру Европейской микологической ассоциации. Выступив инициаторами работ по охране грибов, европейские микологи [60, 61, 62, 63] вскоре получили поддержку и в других регионах. Вопросы сохранения грибного разнообразия были включены в повестку дня МСОП. Красный список МСОП (IUCN Red List of Threatened Species) во всем мире признан как всеобщий, наиболее полный и объективный подход к оценке статуса сохранения видов животных, грибов и растений, он оказывает большое влияние на расстановку

приоритетов в области охраны природы. IUCN Red List of Threatened Species представляет собой официально утвержденный список таксонов, прошедших соответствующую оценку, и в отношении которых риск исчезновения был установлен с использованием категорий и критериев Красного списка МСОП [55]. Единый перечень категорий и критериев IUCN Red List Categories and Criteria (<https://www.iucn.org/content/iucn-red-list-categories-and-criteria-version-31>) был разработан с целью унификации требований для включения вида в Красную книгу МСОП (приведенная ссылка на актуальную сегодня версию 3.1 этого документа общедоступна, в том числе на русском языке). Красный список МСОП имеет решающее значение не только для оказания помощи в выявлении тех видов, которые нуждаются в целенаправленной охране, но и для сосредоточения усилий по сохранению видов путем определения ключевых участков и мест их обитания, которые необходимо защищать.

В 2001 г. Комиссией по выживанию видов МСОП были созданы первые две группы специалистов по грибам, а в 2003 г. в Красный список МСОП (IUCN Red List of Threatened Species) впервые были добавлены грибы – два лишенизированных вида – *Erioderma pedicellatum* и *Cladonia perforata*. Большинство оценок для включения видов в Красный список МСОП проводятся членами Комиссии по выживанию видов МСОП, партнерами МСОП или специалистами, работающими над проектами оценки под руководством МСОП. Их совместная деятельность позволяет выявлять и устанавливать приоритетность угрожаемых видов и их местообитаний, а далее – внедрять эти знания в национальные или международные стратегии сохранения видов. Формированию Красных списков видов грибов, подлежащих охране, содействует деятельность сообщества Global Fungal Red List Initiative, направленная на оценку состояния и выявление угрожаемых видов грибов [64].

Знаменательной вехой в деле защиты грибов стал 2019 г., в конце которого, благодаря совместным усилиям мирового микологического сообщества, в том числе российских микологов, количество грибов в Красном списке МСОП было существенно (на 211 видов)

расширено. Для сравнения: за период с 2004 по 2018 год в международный Красный список были занесены лишь 63 гриба. Среди грибов, включенных в IUCN Red List of Threatened Species, большинство составляют базидиомицеты и аскомицеты (в основном лишенизированные грибы). По состоянию на август 2021 г., Красный список МСОП включает 425 видов (328 и 97 представителей отделов Basidiomycota и Ascomycota соответственно) из разных географических регионов. Важно отметить, что 111 грибов (96 Basidiomycota и 15 Ascomycota) из списка МСОП произрастают в Российской Федерации⁴. В последние годы во многих странах были созданы национальные и региональные комитеты по сохранению грибов [65]. Наряду с другими охраняемыми объектами биоразнообразия – животными и растениями, редкие виды грибов включены в Красные книги (КК) или, в некоторых странах, Красные листы. Красные списки грибов составлены в настоящее время в большинстве европейских стран (31), и более 5 500 различных видов макромицетов занесены в Красные книги, по крайней мере, в одной стране [10]. Каждая КК государства или региона является более или менее верным отражением видового богатства грибов, степени их уязвимости в разных природных условиях под воздействием современных трансформирующих факторов, а также степени изученности грибов из разных экологических и таксономических групп [55]. По прогнозам, Красные списки грибов будут расширяться по мере того, как на основании данных о консервативных нуклеотидных последовательностях генов будут пересматриваться границы ныне существующих таксонов в рангах родов и семейств, с широким набором распространенных видов, и выделяться новые – более узкие [7, 66].

Количество видов, включённых в КК и Красные листы, в европейских государствах очень разное. Список охраняемых видов грибов в КК Великобритании включает 453 вида, Германии – 888, Дании – 898, Италии – 93, Литвы – 740, Нидерландов – 1655, Норвегии – 763 вида. Анализ национальных Красных списков показывает, что от 10 до 20 % грибных видов Европы могут находиться под угрозой исчезновения [10].

⁴Red list. [Электронный ресурс]. URL: www.iucnredlist.org/search (дата обращения 24.02.2021).

В России список охраняемых видов грибов существенно меньше, чем в странах Европы. Однако КК не является законченным документом, она предусматривает возможность изменения списка видов, подлежащих охране, в зависимости от состояния охраняемого вида в природе [67]. Если в КК СССР [68] список охраняемых грибов включал всего 20 видов, то в КК РФ (2008) он был расширен до 24, но при этом тоже не отражал реального состояния видов в природе. Работа по подготовке нового издания КК РФ начата в 2014 г. по инициативе микологов Е. Ю. Ворониной (МГУ им. М. В. Ломоносова), А. Е. Коваленко (БИН им. В. Л. Комарова) и представителя России в Международном обществе по охране грибов Т. Ю. Светашевой. Организованы сбор и обмен сведениями о состоянии видов грибов, занесенных в существующее издание КК РФ (2008), а также о возможных видах-кандидатах для включения в новое издание [69].

Необходимо заметить, что в связи с огромной территорией РФ общее число видов грибов, включенных в региональные КК, составляет более 1200 видов. Региональные КК содержат очень различное количество охраняемых видов. Например, КК Ленинградской области [70] содержит 107 видов охраняемых грибов, кроме того, в список охраняемых видов включено 18 видов миксомицетов. А в КК Кировской области [41] список охраняемых грибов насчитывает всего 18 видов, и среди них нет ни одного миксомицета. Такой короткий список свидетельствует не о благополучии в сохранности дикорастущих грибов, а скорее – о крайне слабой изученности региональной микобиоты.

В большинстве случаев, в списках Красных книг основной процент видов составляют базидиальные макромицеты. Однако существует немало видов сумчатых макромицетов, имеющих, в основном, небольшие и малозаметные плодовые тела, в связи с чем они, как правило, менее изучены, но им также нужна охрана [55, 71]. В качестве примера нуждающегося в охране аскомицета можно привести бесполоую стадию гриба *Holwaya mucida* (Schulzer) Korf & Abawi, включённого в КК природы Санкт-Петербурга [72]. В Кировской области этот вид был найден на территории заповедника «Нургуш» [73] (рис. 2).

Единичные находки аскомицетов в регионах России пока не могут служить основанием к включению данных видов в охранный

список, но должны привлечь внимание к планомерным исследованиям и мониторингу встречаемости грибов этой группы на территории различных регионов и России в целом. К сожалению, в большинстве регионов нет специалистов, чтобы провести полноценные исследования и зарегистрировать находки нуждающихся в охране видов.



Рис. 2. Бесполоая стадия аскомицета
Holwaya mucida /

Fig. 2. Asexual stage of ascomycetes
Holwaya mucida

Работа по формированию списков охраняемых видов должна основываться на подробном изучении грибного разнообразия, географического распространения и количественного учета отдельных грибных популяций. Однако возможность массового применения в отношении грибов методов исследования популяций и, тем более, их количественного учета для мониторинга КК видов, в настоящее время отсутствует. Учету и описанию подлежат пока только места образования плодовых тел. И хотя для оценки видов, по критериям IUCN, рассматривается общий размер популяции вида, на практике имеет место масса допущений [55]. Очевидно, что результаты такой общей оценки не всегда согласуются с реальными размерами отдельных грибных популяций.

Необходим достаточный массив информации о географии, экологии, обилии отдельных редких или находящихся под угрозой исчезновения видов, а также видов грибов, распространение которых плохо изучено. Документация мест находок тех или иных видов используется для анализа его географического распространения. При анализе многократных находок определяются общие экологические предпочтения видов. Таким же образом можно судить о частоте встречаемости видов.

В настоящее время данные о находках грибов, представленные в разрозненных публикациях предыдущих лет, аккумулируются в оцифрованном виде в стандартизированных компьютерных базах. Примером такой онлайн базы является Fungal records database of the Northern West Siberia (FuNWS), охватывающая весь север Западной Сибири. Она создана в 2016 г. коллективными усилиями работающих в этом регионе специалистов и размещена на сервере Югорского государственного университета. В 2017 году FuNWS загружена в компьютерную сеть Глобального информационного фонда по биоразнообразию (GBIF), что обеспечивает доступность хранящейся в ней информации для международного научного сообщества [74].

Значительный вклад в сбор информации о грибах могут внести не только специалисты в области микологии, но и экологи, натуралисты, не занимающиеся микологией профессионально. Любители природы всегда оказывали помощь в выявлении локального и регионального грибного разнообразия, документируя грибные находки и фиксируя географические координаты мест обнаружения определенных видов грибов. Ожидается, что новые веб- и гис-технологии, будут способствовать еще большему объединению усилий ученых и местного населения для максимально полного выявления нуждающихся в государственной охране видов грибов [65]. Привлечение непрофессионалов через социальные сети к сбору данных о грибах, с одной стороны, способствует повышению осведомленности широкой общественности в области микологических знаний, а с другой – расширению масштабов и эффективности микологических обследований различных территорий. Поэтому дальнейшее развитие этого взаимодействия следует поддерживать и поощрять. Во многих странах задокументировать свои находки и поделиться ими можно с использованием веб-сайтов, таких как Mushroom Observer (<http://mushroomobserver.org/>) или iNaturalist (<http://www.inaturalist.org/>). Существуют отечественные специализированные Интернет-ресурсы «Грибы Калужской области» (<http://mycoweb.narod.ru/fungi/>), сайт Санкт-Петербургского микологического общества (<http://forum.spbmyco.ru/>) и другие. Открытый доступ к этим платформам как для специалистов-микологов, так и для любителей-непрофессионалов значительно расширяет

информацию о распространении отдельных видов грибов и способствует более объективной оценке их природоохранного статуса. Академическая наука и природоохранная деятельность могут только выиграть от взаимодействия с любительским микологическим сообществом в социальных сетях [75].

Охрана редких видов ex situ. Наряду с охраной редких и исчезающих видов грибов в типичных для них местообитаниях (заповедниках, природных парках, заказниках и т. д.) существуют способы сохранения грибного генофонда в научных коллекциях и банках *ex situ*. Рассмотрим основные способы сохранения грибов в научных коллекциях.

Гербарий. Ранее грибы рассматривали в составе царства Plantae, поэтому их коллекции традиционно были представлены разделами в гербариях – коллекциях растений. Однако выделение грибов в самостоятельное царство Fungi и их огромное видовое разнообразие постепенно ведут к обособлению грибных коллекций. По аналогии с гербарием для коллекций грибов предложен специальный термин – фунгарий [76].

Фунгарий, собранный в районе сохранения редких видов грибов, представляет собой коллекцию биологических образцов, являющихся основным материалом для научных исследований. Это первичный документ, отражающий разнообразие видов охраняемой территории. Вид является основной единицей составляющих разнообразие экосистем, а также основным носителем генетического разнообразия [77]. Фунгарий состоит из высушенных плодовых тел макромицетов и миксомицетов, а также пораженных фитопатогенами растений. В коллекциях грибов хранятся не только сами образцы грибов, но также сопряженная с ними информация о географии, экологии, обилии видов и их географическом распространении [78]. Например, в случае редких видов грибов, распространение которых недостаточно изучено или существует угроза их исчезновения, информация о местах находок служит отправной точкой для их последующего поиска [79].

Как правило, грибные коллекции являются хранилищем информации, накапливаемой в течение длительного периода времени и работы нескольких поколений ученых. В нашей стране наиболее представительным является микологический гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН), насчитывающий около 262 тыс. образ-

цов, отражающий разнообразие микобиоты как России, так и практически всех регионов Земного шара⁵.

В Сибири, где сосредоточены наиболее крупные лесные массивы страны, известны Коллекция макромицетов Научно-исследовательского института биологии и биофизики при Томском государственном университете (НИББ) (г. Томск), Коллекция афиллофороидных и агарикоидных грибов Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург), Коллекция агарикоидных и афиллофороидных грибов ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) и некоторые другие⁶.

Банк спор и мицелия. Помимо хранения образцов грибов в сухом виде, существуют способы хранения грибов в жизнеспособном состоянии: в виде мицелиальных культур или в глубокой заморозке. Такие коллекции имеют гораздо более широкий спектр применения, чем фунгарии, однако нуждаются в сложной организации системы хранения и, кроме того, для некоторых групп грибов такое хранение не всегда осуществимо⁷ [80]. Живые мицелиальные культуры могут быть использованы для создания новых устойчивых популяций при реинтродукции редких и исчезающих видов [16, 81], а также в биотехнологиях получения полезных для человека грибных метаболитов.

В качестве примера приведем Коллекцию культур базидиомицетов БИН им. В. Л. Комарова РАН, где представлен и сохраняется генетический материал грибов, составляющий десятую часть природной биоты базидиальных макромицетов России. Хранилище включает около 1,6 тыс. штаммов базидиальных грибов. Стандартная процедура по генетической характеристике культур проводится методом секвенирования последовательностей ITS1-5S-ITS2 участка nrDNA. Информацию о результатах секвенирования заносят в базу данных Коллекции LE BIN, а также депонируют полученные сиквенсы в международной информационной базе NCBI GenBank (<http://www.ncbi.>).

Мицелий и споры некоторых видов редких грибов могут сохраняться в криопробирках с глицерином в морозильных камерах при -80 °C или в резервуарах с жидким азотом. При криосохранении существенным моментом является технология «оживления» образцов, позволяющая максимально снизить процент гибели биоматериала.

Генный банк. Важным генетическим ресурсом является выделенная специальным методом ДНК редкого вида гриба. В генном банке каждый образец ДНК хранится в трех пробирках при -80 °C, качество образцов ДНК регулярно проверяется и, при необходимости, образцы заменяются на свежие.

Банк грибных метаболитов. Грибы служат одним из важных источников физиологически активных натуральных веществ. Метаболиты грибов с противоопухолевым и иммуномодулирующим действием, обладающие противомикробной активностью и т. д., используются для создания лекарственных препаратов и уже во многих странах стали объектом коммерциализации [59]. Банк химических веществ, полученных из макромицетов, включает не только натуральные продукты с чистотой не менее 80 %, но и спектральные данные и/или иную информацию о молекулярном строении этих соединений [58].

Комплексный информационный банк. В целях бережного использования грибных ресурсов, при его сочетании с охраной редких видов, необходимы компьютерные базы данных о подлежащих охране видах грибов. В этом отношении нельзя не отметить важную роль Глобального информационного фонда по биоразнообразию (GBIF), на сайте которого в режиме открытого доступа размещена информация о грибах, равно как и о других типах жизни на Земле. Обратившись к этому ресурсу, можно узнать о том, где и когда были отмечены находки тех или иных видов («Свободный и открытый доступ к данным о биоразнообразии» <https://www.gbif.org/search?q=Fungi>).

⁵Каталог образцов фондовых коллекций БИН РАН. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.binran.ru/collections/> (дата обращения 01.03.2021).

⁶Генетические и биологические коллекции Российской Федерации. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.sevin.ru/collections> (дата обращения 02.03.2021).

⁷Псурцева Н. В., Барина К. В., Яковлева Н. С. Коллекция культур базидиомицетов LE-BIN: Методы сохранения и проблемы сохранения генофонда. Современная микология в России: тез. докл. 3-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2012. Т. 3. С. 135. URL: <http://www.mycology.ru/files/cmr2012.pdf>

Рекомендуется включать в базу данных следующую информацию: номер штамма в коллекции, дату сбора, имя коллектора, фотографические изображения гриба в двух проекциях, латинское название, географическую информацию, соответствующие грибу полинуклеотидные последовательности. Подробная информация в отношении того или иного вида может быть быстро найдена по латинскому названию гриба.

Заключение. Охрана редких и находящихся под угрозой исчезновения видов грибов основывается на сочетании двух основных подходов – сохранении подлежащих охране грибов в их природных местообитаниях (*in situ*) и консервации генофонда популяций в микологических лабораториях и генетических банках (*ex situ*). Охрана грибов *in situ* заключается, главным образом, в защите их природных местообитаний. Наилучшим образом этому способствует создание ООПТ. Выявлению подлежащих охране местообитаний грибов помогает присутствие в микоченозах видов с узкой экологической пластичностью, исчезающих даже при слабой антропогенной нагрузке. Сохранение генофонда редких грибов *ex situ* предполагает длительную работу по выделению видов в чистую культуру, изучению условий их культивирования, разработку режимов сохранения мицелия и спор в микологической лаборатории, включая криосохранение. Подобные банки и коллекции в некоторой степени являются аналогами зоопарков для сохранения генофонда животных и ботанических садов для сохранения генофонда растений.

Особого внимания в этом плане заслуживает разработанная в Китае система охраны эндемичного для Тибетского нагорья гриба *Ophiocordyceps sinensis* (Berk.) G. H. Sung, J. M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora. Кордицепс высоко ценится в традиционной китайской медицине за уникальные целебные свойства. Современная наука подтвердила его лекарственное значение и сейчас этот вид является ценным сырьем для фармацевтической про-

мышленности [59]. Стоимость одного килограмма сухих грибов *O. sinensis* может составлять 20–40 тыс. долларов [82], поэтому массовый сбор кордицепса на плато Цинхай стал для местного населения источником хорошего сезонного заработка, приводя тем самым, к разрушению местообитания этого вида. Из опасения, что отсутствие контроля за сбором кордицепса очень скоро приведет к исчезновению вида-эндемика, был разработан комплекс мер, направленных одновременно на поддержание эксплуатационных ресурсов *O. sinensis*, его охрану *in situ* и организацию коллекционного хранения биологического и генетического материала данного вида *ex situ* [58]. Реализованный на Тибете комплекс мер, получивший название «Один район, один гербарий и пять банков», с успехом может быть применен и в других регионах, в отношении других грибов, имеющих большое экономическое значение, а также редких видов, находящихся под угрозой исчезновения из-за их чрезмерного сбора населением или разрушения среды их обитания.

Важно, что комплексная система по охране грибных ресурсов Тибета вносит одновременно большой вклад и в сохранение уникальных экосистем Китая в целом. Вопросы охраны грибов должны быть полностью интегрированы в систему охраны природы как на региональном, так национальном и глобальном уровнях. В этом направлении предстоит еще многое сделать. Существующие пробелы в наших знаниях о разнообразии грибов, распространении отдельных видов и популяций, влиянии на них антропогенных факторов предстоит восполнить в обозримом будущем. Привлечение к решению проблемы охраны грибов современных достижений молекулярной биологии, генетики, экологии, создание научных коллекций, развитие методов консервации и изучения генофонда грибов, а также взаимодействие с населением и использование современных веб-технологий повысят эффективность охранных мероприятий.

Список литературы

1. Ryan M. J., McCluskey K., Verkleij G., Robert V., Smith D. Fungal biological resources to support international development: Challenges and opportunities. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2019;35(9):139. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2709-7>
2. Dahlberg A., Genney D. R., Heilmann-Clausen J. Developing a comprehensive strategy for fungal conservation in Europe: current status and future needs. Fungal Ecology. 2010;3(2):50–64. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2009.10.004>

3. Allen J. L., Lendemer J. C. Fungal conservation in the USA//Endangered species research. 2015;28(1):33-42. DOI: <https://doi.org/10.3354/esr00678>
4. Hawksworth D. L. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. Mycological research. 2001;105(12):1422-1432. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0953756201004725>
5. Blackwell M. The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? American Journal of Botany. 2011;98 (3):426-438. DOI: <https://doi.org/10.3732/AJB.1000298>
6. Taylor D. L., Hollingsworth T. N., McFarland J. W., Lennon N. J., Nusbaum C., Ruess R. W. A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. Ecological Monographs. 2014;84(1):3-20. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-1693.1>
7. Hawksworth D. L., Lücking R. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. In: The fungal kingdom. ASM Journals. Microbiology Spectrum. 2017;5(4):79-95. DOI: <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016>
8. Blackwell M., Vega F. E. Lives within lives: Hidden fungal biodiversity and the importance of conservation. Fungal Ecology. 2018;35:127-134. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.05.011>
9. Tripp E., Zhang N., Schneider H., Huang Y., Mueller G. M., Hu Z., Häggblom M., Bhattacharya D. Reshaping Darwin's tree: impact of the symbiome. Trends in ecology & evolution. 2017;32(8):552-555. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.05.002>
10. Senn-Irlet B., Heilmann-Clausen J., Dahlberg A. Guidance for the conservation of mushrooms in Europe. Council of Europe Publishing, Strasbourg. 2007. 34 p. URL: https://www.researchgate.net/publication/259323515_Guidance_for_conservation_of_macrofungi_in_Europe
11. Allen J. L., Lendemer J. C. Fungal conservation in the USA. Endangered species research. 2015;28(1):33-42. DOI: <https://doi.org/10.3354/esr00678>
12. Николаев Г. В., Косицын В. Н. Грибные ресурсы России. Лесное хозяйство. 2000;(3):12. Режим доступа: https://www.booksite.ru/les_hvo/2000.htm
13. Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E., Lukeš J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., McManus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C. L., Smirnow A., Spiegel F. W. The revised classification of eukaryotes. Journal of eukaryotic microbiology. 2012;59(5):429-514. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>
14. Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. Dictionary of the fungi. 10th ed. CABI Europe – UK. 2008. 771 p.
15. Гололобова М. А. Положение «низших растений» в системе органического мира. 50 лет без К. И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: мат-лы Международ. конф. М.: МАКС Пресс, 2015. С. 99-104. Режим доступа: https://istina.msu.ru/media/publications/article/873/c67/9307771/xiii_mosk_sovesch_fillog_rast_2015.pdf
16. Abrego N., Oivanen P., Viner I., Nordén J., Penttilä R., Dahlberg A., Heilmann-Clausen J., Somervuo P., Ovaskainen O., Schigel D. Reintroduction of threatened fungal species via inoculation. Biological Conservation. 2016;203:120-124. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.014>
17. Tedersoo L., Bahram M., Pölme S., Kõljalg U., Yorou N. S., Wijesundera R., Smith M. E., et al. Global diversity and geography of soil fungi. Science. 2017;346(6213):1256688. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1256688>
18. Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. СПб.: Наука, 1998. 391 с. Режим доступа: <https://booksee.org/book/545674>
19. Змитрович И. В. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 3. Семейства Ателиевые и Амилокортициевые. М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 278 с. Режим доступа: <http://www.bookposter.ru/info/booksonbiology/729.html>
20. Змитрович И. В., Малышева Е. Ф., Малышева В. Ф. Некоторые термины и понятия микogeографии: критический обзор. Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2003;(4):173-188.
21. Cooke R. C., Whipps J. M. The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. Biological Reviews. 1980;55(3):341-362.
22. Переведенцева Л. Г. Агариковые грибы. Соросовский образовательный журнал. 1999;5(3):69-76.
23. Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Рипол Классик, 1986. 222 с. Режим доступа: <https://booksee.org/book/545166>
24. Малышева В. Ф., Малышева Е. Ф. Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей. М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 242 с. Режим доступа: <https://booksee.org/book/696242>
25. Van der Heijden M. G., Martin F. M., Selosse M. A., Sanders I. R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past the present and the future. New Phytologist. 2015;205(4):1406-1423. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
26. Watkinson S. C., Boddy L., Money N. The Fungi. San Diego: Academic Press, 2016. 466 p. URL: <https://www.elsevier.com/books/the-fungi/watkinson/978-0-12-382034-1>

27. Смит С. Э., Рид Д. Дж. Микоризный симбиоз. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 776 с.
28. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 118 с.
Режим доступа: https://litgu.ru/knigi/estesstv_nauki/97370-koevoluciya-gribov-i-rasteniy.html
29. Simard S. W., Durall D. M. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany*. 2004;82 (8): 1140-1165. DOI: <https://doi.org/10.1139/b04-116>
30. Simard S. W., Jones M. D., Durall D. M. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. In book: *Mycorrhizal Ecology*. Berlin: Springer-Verlag, 2002. pp. 33-74.
URL: https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-3-540-38364-2_2
31. Мухин В. А., Воронин П. Ю., Сухарева А. В., Кузнецов В. В. Грибное разложение древесины при потеплении климата в бореально-гумидной лесорастительной зоне. Доклады Академии наук. 2010;431(3):423-425. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=13727056>
32. Стороженко В. Г. Микоценоз и микоценология. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К, 2012. 192 с.
33. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 479 с.
34. Юрцев Б. А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учёта и охраны. Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: мат-лы конф. БИН РАН и ЗИН РАН. СПб.: БИН РАН, 1992. С. 7-21.
35. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22689258&selid=29818517>
36. Арефьев С. П. О системном подходе к охране редких видов грибов. Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2008;(8):3-14. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=11730088>
37. Сафонов М. А., Сафонова Т. И. Теоретические и практические аспекты сохранения биоразнообразия микобиоты Южного Приуралья. Вестник Оренбургского государственного университета. 2010;(6(112)):29-33. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=15105505>
38. Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Oxford etc: Blackwell, 1986. 875 p.
39. Колонин Г. В., Герасимов С. М., Морозов В. Н. Биологическое загрязнение. Экология. 1992;(2):8-94.
40. Арефьев С. П. Распространение грибов-биоагентов при антропогенной трансформации западносибирской тайги. Финно-угорский мир: Состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды: тез. докл. Междунар. конф. Под ред. А. И. Таскаев, И. В. Рапота. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 1997. С. 7.
41. Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. Под ред. О. Г. Барановой и др. 2-е изд. Киров: Кировская областная типография, 2014. 336 с.
42. Светашева Т. Ю. О критериях отбора видов грибов для Красной книги России. Современная микология в России: мат-лы III Международ. микологического форума. Т.4. Вып. 2. Биоразнообразие и экология грибов. М.: Национальная академия микологии, 2015. С. 121-123.
Режим доступа: <http://www.mycology.ru/files/cmr2015vol4.pdf>
43. Ильин Д. Ю., Иванов А. И., Морозова М. И., Ильина Г. В., Гарибова Л. В. Проблемы сохранения видов ксилотрофных базидиомицетов, занесенных в Красную книгу Пензенской области. Нива Поволжья. 2012;(4):20-26. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=20145231>
44. Переведенцева Л. Г., Шилкова Т. А. Редкие виды грибов на территории Черняевского леса. Географический вестник. 2014;(1(28)):109-111. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21468175>
45. Новожилов Ю. К., Малышева В. Ф., Малышева Е. Ф., Щепин О. Н., Азаров Д. В., Змитрович И. В., Волобуев С. В., Коваленко А. Е. Скрытое разнообразие грибов и грибообразных протистов в природных экосистемах: проблемы и перспективы. Биосфера. 2016;8(2):202-215.
Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=26620021>
46. Thomsen P. F., Willerslev E. Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biological Conservation*. 2015;183:4-18.
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.019>
47. Bergsten J., Bilton D. T., Fujisawa T., Elliott M., Monaghan M. T., Balke M., Hendrich L., Geijer J., Herrmann J., Foster G. N., Ribera I., Nilsson A. N., Barraclough T. G., Vogler A. P. The effect of geographical scale of sampling on DNA barcoding. *Systematic Biology*. 2012;61 (5):851-869.
DOI: <https://doi.org/10.1093/Sysbio/Sys037>
48. Schoch C. L., Robbertse B., Robert V., Vu D., Cardinali G., Irinyi L., Federhen S. et al. Finding needles in haystacks: linking scientific names, reference specimens and molecular data for Fungi. *J. Biol. Databases Cur*. 2014;2014:1-21. DOI: <https://doi.org/10.1093/database/bau061>
49. Xu J. Fungal DNA barcoding. *Genome*. 2016;59(11):913-932. DOI: <https://doi.org/10.1139/gen-2016-0046>
50. Nguyen N. H., Song Z., Bates S. T., Branco S., Tedersoo L., Menke J., Schilling J. S., Kennedy P. G. FUNGuild: an open annotation database for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecol*. 2016;20:241-248. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.006>

51. Ratnasingham S., Hebert P. D. N. BOLD: the Barcode of Life Data System. *Mol. Ecol. Notes*. 2007;7:355-364. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x>
52. Ding J., Zhang Y., Deng Y., Cong J., Lu H., Sun X., Yuan T., Van Nostrand J. D., Li D., Zhou J., Yang Y. Integrated metagenomics and network analysis of soil microbial community of the forest timberline. *Sci. Rep.* 2015;5:7994. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep07994>
53. Pochon X., Zaiko A., Fletcher L. M., Laroche O., Wood S. A. Wanted dead or alive? Using metabarcoding of environmental DNA and RNA to distinguish living assemblages for biosecurity applications. *PLoS One*. 2017;12(11):1-19. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187636>
54. Wu B., Hussain M., Zhang W., Stadler M., Liu X., Xiang M. Current insights into fungal species diversity and perspective on naming the environmental DNA sequences of fungi. *Mycology*. 2019;10(3):127-140. DOI: <https://doi.org/10.1080/21501203.2019.1614106>
55. Dahlberg A., Mueller G. M. Applying IUCN red-listing criteria for assessing and reporting on the conservation status of fungal species. *Fungal ecology* 2011;4(2):147-162. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.11.001>
56. Smith M. L., Bruhn J. N., Anderson J. B. The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. *Nature*. 1992;356 (6368):428-431. DOI: <https://doi.org/10.1038/356428a0>
57. Anderson J. B., Bruhn J. N., Kasimer D., Wang H., Rodrigue N., Smith M. L. Clonal evolution and genome stability in a 2500-year-old fungal individual. *Proceedings of the Royal Society*. 2018;285 (1893):2018-2233. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2233>
58. Li Yu, Wang Qi. Развитие системы сохранения грибных ресурсов "один район, один гербарий и пять банков" и ее применение на Цинхай-Тибетском плато. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2019;20(1):29-35. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2019.20.1.29-35>
59. Лекарственные грибы в традиционной китайской медицине и современных биотехнологиях. Под ред. В. А. Сысуева. Киров: О-Краткое, 2009. 320 с.
60. Arnolds E., Jansen A. E. Conclusions of the First Meeting of the European Committee on the Protection of fungi. *Conservation of Fungi and other Cryptogams in Europe*. Lodz. 1991. pp. 52-68.
61. Scheidegger C., Wolseley P. A., Thor G. *Conservation Biology of Lichenised Fungi*. Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald Schnee und Landschaft, 1995. 173 p.
62. Arnolds E. The future of fungi in Europe: threats, conservation and management. Edited by D. Moore, M. M. Nauta, S. E. Evans, M. Rotheroe. In book: *Fungal Conservation*. Cambridge: Cambridge University, 2001. pp. 64-80.
63. Moore D. *Fungal conservation: issues and solutions*. Cambridge: Cambridge University, 2001. 131 p.
64. Mueller G. M., Dahlberg A. The global fungal red list initiative. *Inoculum*. 2013;64:1-2.
65. Mueller G. M. Progress in conserving fungi: Engagement and red listing. *BGjournal*. 2017;14(1):30-33. URL: <https://www.jstor.org/stable/e26369164>
66. Hibbett D. S., Donoghue M. J. Implications of phylogenetic studies for conservation of genetic diversity in shiitake mushrooms. *Conservation Biology*. 1996;10(5):1321-1327. URL: <https://www2.clarku.edu/faculty/dhibbett/Reprints%20PDFs/Hibbett%20and%20Donoghue%201996%20Conserv%20Biol.pdf>
67. Вимба Э. К. Грибы в «Красной книге СССР». *Микология и фитопатология*. 1986;20(6):522-524.
68. Красная книга СССР. Изд. 2-е, доп. и перераб. М.: Лесная промышленность, 1984. Т. 1. 392 с.; Т. 2. 480 с.
69. Светашева Т. Ю., Ребриев Ю. А., Воронина Е. Ю., Коваленко А. Е., Булах Е. М., Горбунова И. А., Кияшко А. А., Кудашова Н. Н., Морозова О. В., Перведенцева Л. Г., Саркина И. С., Ширяева О. С. Предложения в новое издание Красной книги РФ: агарикоидные и гастероидные базидиомицеты. *Современная микология в России: мат-лы 4-го Съезда микологов России*. Т. 6. М.: Национальная академия микологии, 2017. С. 156-158.
70. Красная книга Ленинградской области. Объекты растительного мира. Коллектив авторов. СПб.: Марафон, 2018. 848 с.
71. Ceci A., Angelini P., Iotti M., Lalli G., Leonardi M., Pacioni G., Perrone L., Pioli S., Siniscalco C., Spinelli V., Venturella G., Wagensommer R. P., Zotti M., Persiani A. M. Values and challenges in the assessment of coprophilous fungi according to the IUCN red list criteria: the case study of *Poronia punctata* (Xylariales, Ascomycota). *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2020;155(2):1-5. DOI: <https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1813833>
72. Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: АНО НПО «Профессионал», 2004. 416 с.
73. Широких А. А. Новый вид гриба-аскомицета, обнаруженный в заповеднике «Нургуш». *Труды государственного природного заповедника «Нургуш*. Киров: ООО «Типография «Старая Вятка», 2015. Т. 3. С. 167-169. Режим доступа: https://disk.yandex.ru/i/1Hhai_rHpiaCX
74. Filippova N., Arefyev S., Zvyagina E., Kapitonov V., Makarova T., Mukhin V., Sedelnikova N., Stavishenko I., Shiryayev A., Tolpysheva T., Ryabitseva N., Paukov A. Fungal literature records database of the Northern West Siberia (Russia). *Biodiversity data journal*. 2020;8:e52963. DOI: <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e52963>
75. Irga P. J., Dominici L., Torpy F. R. The mycological social network: a way forward for conservation of fungal biodiversity. *Environmental Conservation*. 2020;47(4):243-250. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0376892920000363>

76. Hawksworth D. L. Funga and fungarium. IMA Fungus. 2010;1(1):9-10. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF03449321>
77. Ando A. W., Camm J., Polasky S., Solow A. Species distributions, land values, and efficient conservation. Science. 1998;279 (5359):2126–2128. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.279.5359.2126>
78. Филиппова Н. В., Лапшина Е. Д. Коллекция ваучерных образцов грибов ЮГУ: значение и основы функционирования. Биологические коллекции Югры: сбор, фиксация, хранение, введение в научный оборот: мат-лы научно-метод. семинара в Музее Природы и Человека. Ханты-Мансийск: изд-во ИСБН, 2016. С. 73-85. Режим доступа: <https://www.ugrasu.ru/upload/iblock/3fb/rxtpz3nsirowvewm23q835tfbye4x6y0.pdf>
79. Филиппова Н. В., Бульонкова Т. М., Карпов Д. В., Лапшина Е. Д. Фунгарий Югорского университета и его база данных. Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях: мат-лы Международ. научн.-практ. конф. Апатиты: Кольский НЦ РАН, 2017. С. 137–142.
80. Psurtseva N. V., Kiyashko A. A., Gachkova E. Y., Belova N. V. Basidiomycetes culture collection LE (BIN) catalogue of strains. Moscow&Saint-Petersburg: KMK Scientific Press Ltd, 2007. 115 p.
81. Ильина Г. В., Ильин Д. Ю., Скобанев А. В. Коллекция культур базидиальных макромицетов (*Basidiomycota*) Пензенской ГСХА. Пенза: Пензенская ГСХА, 2009. 59 с.
82. Lo H. C., Hsieh C., Lin F. Y., Hsu T. H. A systematic review of the mysterious caterpillar fungus *Ophiocordyceps sinensis* in Dong-ChongXiaCao and related bioactive ingredients. Journal of traditional and complementary medicine. 2013;3(1):16-32. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24716152/>

References

1. Ryan M. J., McCluskey K., Verkleij G., Robert V., Smith D. Fungal biological resources to support international development: Challenges and opportunities. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2019;35(9):139. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2709-7>
2. Dahlberg A., Genney D. R., Heilmann-Clausen J. Developing a comprehensive strategy for fungal conservation in Europe: current status and future needs. Fungal Ecology. 2010;3(2):50-64. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2009.10.004>
3. Allen J. L., Lendemer J. C. Fungal conservation in the USA/Endangered species research. 2015;28(1):33-42. DOI: <https://doi.org/10.3354/esr00678>
4. Hawksworth D. L. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. Mycological research. 2001;105(12):1422-1432. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0953756201004725>
5. Blackwell M. The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? American Journal of Botany. 2011;98 (3):426-438. DOI: <https://doi.org/10.3732/AJB.1000298>
6. Taylor D. L., Hollingsworth T. N., McFarland J. W., Lennon N. J., Nusbaum C., Ruess R. W. A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. Ecological Monographs. 2014;84(1):3-20. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-1693.1>
7. Hawksworth D. L., Lücking R. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. In: The fungal kingdom. ASM Journals. Microbiology Spectrum. 2017;5(4):79-95. DOI: <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016>
8. Blackwell M., Vega F. E. Lives within lives: Hidden fungal biodiversity and the importance of conservation. Fungal Ecology. 2018;35:127-134. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.05.011>
9. Tripp E., Zhang N., Schneider H., Huang Y., Mueller G. M., Hu Z., Häggblom M., Bhattacharya D. Reshaping Darwin's tree: impact of the symbiome. Trends in ecology & evolution. 2017;32(8):552-555. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.05.002>
10. Senn-Irlet B., Heilmann-Clausen J., Dahlberg A. Guidance for the conservation of mushrooms in Europe. Council of Europe Publishing, Strasbourg. 2007. 34 p. URL: https://www.researchgate.net/publication/259323515_Guidance_for_conservation_of_macrofungi_in_Europe
11. Allen J. L., Lendemer J. C. Fungal conservation in the USA. Endangered species research. 2015;28(1):33-42. DOI: <https://doi.org/10.3354/esr00678>
12. Nikolaev G. V., Kositsyn V. N. *Gribnye resursy Rossii*. [Mushroom resources of Russia]. *Lesnoe khozyaystvo*. 2000;(3):12. (In Russ.). URL: https://www.booksite.ru/les_hvo/2000.htm
13. Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E., Lukeš J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., McManus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C. L., Smirnow A., Spiegel F. W. The revised classification of eukaryotes. Journal of eukaryotic microbiology. 2012;59(5):429-514. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>
14. Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. Dictionary of the fungi. 10th ed. CABI Europe – UK. 2008. 771 p.

15. Gololobova M. A. *Polozhenie «nizshikh rasteniy» v sisteme organicheskogo mira*. [The position of "lower plants" on the tree of life]. 50 let bez K. I. Meyera: XIII Moskovskoe soveshchanie po filogenii rasteniy: mat-ly Mezhdunarod. konf. [50 years without K.I. Meyer: XIII Moscow meeting on plant phylogeny: Proceedings of the International Conference]. Moscow: MAKSS Press, 2015. pp. 99-104.
URL: https://istina.msu.ru/media/publications/article/873/c67/9307771/xiii_mosk_sovesch_filolog_rast_2015.pdf
16. Abrego N., Oivanen P., Viner I., Nordén J., Penttilä R., Dahlberg A., Heilmann-Clausen J., Somervuo P., Ovaskainen O., Schigel D. Reintroduction of threatened fungal species via inoculation. *Biological Conservation*. 2016;203:120-124. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.014>
17. Tedersoo L., Bahram M., Pöhlme S., Kõljalg U., Yorou N. S., Wijesundera R., Smith M. E., et al. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*. 2017;346(6213):1256688. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1256688>
18. Bondartseva M. A. *Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok afilloforovye*. [Definitorium fungorum Rossiae. Ordo Aphyllophorales]. Saint-Petersburg: Nauka, 1998. 391 p. URL: <https://booksee.org/book/545674>
19. Zmitrovich I. V. *Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok Afilloforovye. Vyp. 3. Semeystva Atelievye i Amilokortitsievye*. [The determinant of mushrooms of Russia. The order is Aphyllophorous. Issue 3. Atelium and Amylocorticium families]. Moscow-Saint-Petersburg: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. 287 p. URL: <http://www.bookposter.ru/info/booksonbiology/729.html>
20. Zmitrovich I. V., Malysheva E. F., Malysheva V. F. *Nekotorye terminy i ponyatiya mikogeografii: kriticheskiy obzor*. [Some terms and concepts of mycogeography: a critical review]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2003;(4):173-188. (In Russ.).
21. Cooke R. C., Whipps J. M. The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 1980;55(3):341-362.
22. Perevedentseva L. G. *Agarikovye griby*. [Agaricoid fungi]. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*. 1999;5(3):69-76. (In Russ.).
23. Burova L. G. *Ekologiya gribov makromitsetov*. [Ecology of fungi of macromycetes]. Moscow: Ripol Klassik, 1986. 222 p. URL: <https://booksee.org/book/545166>
24. Malysheva V. F., Malysheva E. F. *Vysshie bazidiomitsety lesnykh i lugovykh ekosistem Zhiguley*. [Higher basidiomycetes of forest and meadow ecosystems of Zhiguli]. Moscow-Saint-Petersburg: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. 242 p. URL: <https://booksee.org/book/696242>
25. Van der Heijden M. G., Martin F. M., Selosse M. A., Sanders I. R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past the present and the future. *New Phytologist*. 2015;205(4):1406-1423. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
26. Watkinson S. C., Boddy L., Money N. *The Fungi*. San Diego: Academic Press, 2016. 466 p. URL: <https://www.elsevier.com/books/the-fungi/watkinson/978-0-12-382034-1>
27. Smit S. E., Rid D. Dzh. *Mikoriznyy simbioz*. [Mycorrhizal symbiosis]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012. 776 p.
28. Karatygin I. V. *Koevolutsiya gribov i rasteniy*. [Coevolution of fungi and plants]. Saint-Petersburg: Gidrometeoizdat, 1993. 118 p. URL: https://litgu.ru/knigi/estesstv_nauki/97370-koevolutsiya-gribov-i-rastenyi.html
29. Simard S. W., Durall D. M. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany*. 2004;82 (8): 1140-1165. DOI: <https://doi.org/10.1139/b04-116>
30. Simard S. W., Jones M. D., Durall D. M. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. In book: *Mycorrhizal Ecology*. Berlin: Springer-Verlag, 2002. pp. 33-74.
URL: https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-3-540-38364-2_2
31. Mukhin V. A., Voronin P. Yu., Sukhareva A. V., Kuznetsov V. V. *Gribnoe razlozhenie drevesiny pri poteplenii klimata v boreal'no-gumidnoy lesorastitel'noy zone*. [Wood decomposition by fungi in the boreal-humid forest zone under the conditions of climate warming]. *Doklady Akademii nauk*. 2010;431(3):423-425. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=13727056>
32. Storozhenko V. G. *Mikotsenoz i mikotsenologiya. Teoriya i eksperiment*. [Mycocenosis and mycocenology. Theory and experiment]. Tula: Grif i K, 2012. 192 p.
33. Mukhin V. A. *Biota ksilotrofnykh bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoy ravniny*. [Biota of xylophilic basidiomycetes of the West Siberian Plain]. Ekaterinburg: Nauka, 1993. 479 p.
34. Yurtsev B. A. *Ekologo-geograficheskaya struktura biologicheskogo raznoobraziya i strategiya ego ucheta i okhrany*. [Ecological and geographical structure of biological diversity and the strategy of its accounting and protection]. *Biologicheskoe raznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu: mat-ly konf. BIN RAN i ZIN RAN*. [Biological diversity: approaches to the study and conservation]. Saint-Petersburg: BIN RAN, 1992. pp. 7-21.
35. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)*. [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. 855 p.
URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22689258&selid=29818517>
36. Arefev S. P. *O sistemnom podkhode k okhrane redkikh vidov gribov*. [On system approach to protection of rare plants]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2008;(8):3-14. (In Russ.).
URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=11730088>

37. Safonov M. A., Safonova T. I. *Teoreticheskie i prakticheskie aspekty sokhraneniya bioraznoobraziya mikrobioty Yuzhnogo Priural'ya*. [Theoretical and practical aspects of preservation of biodiversity of the south Preural microbiota]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* = Vestnik of the Orenburg State University. 2010;(6(112)):29-33. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=15105505>
38. Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Oxford etc: Blackwell, 1986. 875 p.
39. Kolonin G. V., Gerasimov S. M., Morozov V. N. *Biologicheskoe zagryaznenie*. [Biological pollution]. *Ekologiya*. 1992;(2):8-94. (In Russ.).
40. Arefev S. P. *Rasprostranenie gribov-biozagryazniteley pri antropogennoy transformatsii zapadnosibirskoy taygi*. [The spread of bio-contaminant fungi during the anthropogenic transformation of the West Siberian taiga]. *Finno-ugorskiy mir: Sostoyanie prirody i regional'naya strategiya zashchity okruzhayushchey sredy: tez. dokl. Mezhdunar. konf.* [Finno-Ugric World: State of Nature and Regional Strategy for Environmental Protection. Proceedings Int. conf.]. *Pod red. A. I. Taskaev, I. V. Rapota*. Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 1997. pp. 7.
41. *Krasnaya kniga Kirovskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby*. [Red Book of the Kirov Region: Animals, Plants, Fungi]. *Pod red. O. G. Baranovoy i dr. 2-e izd.* Kirov: Kirovskaya oblastnaya tipografiya, 2014. 336 p.
42. Svetasheva T. Yu. *O kriteriyakh otbora vidov gribov dlya Krasnoy knigi Rossii*. [On the selection criteria for fungi species for the Red Data Book of Russia]. *Sovremennaya mikologiya v Rossii: mat-ly III Mezhdunarod. mikologicheskogo foruma*. [Current Mycology in Russia: Proceedings of the III International Mycological Forum]. Vol.4. Iss. 2. *Bioraznoobrazie i ekologiya gribov*. [Fungal biodiversity and ecology]. Moscow: *Natsional'naya akademiya mikologii*, 2015. pp. 121-123. URL: <http://www.mycology.ru/files/cmr2015vol4.pdf>
43. Ilyin D. Yu., Ivanov A. I., Morozova M. I., Ilyina G. V., Garibova L. V. *Problemy sokhraneniya vidov ksilotrofnikh bazidiomitsetov, zanesennykh v Krasnuyu knigu Penzenskoy oblasti*. [Problems of conservation of the species of xylophilous basidiomycetes, listed in the red data book of Penza region]. *Niva Povolzh'ya* = Volga Region Farmland. 2012;(4):20-26. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=20145231>
44. Perevedentseva L. G., Shilkova T. A. *Redkie vidy gribov na territorii Chernyaevskogo lesa*. [Rare species of mushrooms on the territory of Chernyaevsky forest]. *Geograficheskiy vestnik* = Geographical Bulletin. 2014;(1(28)):109-111. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21468175>
45. Novozhilov Yu. K., Malysheva V. F., Malysheva E. F., Shchepin O. N., Azarov D. V., Zmitrovich I. V., Volobuev S. V., Kovalenko A. E. *Skrytoe raznoobrazie gribov i griboobraznykh protistov v prirodnnykh ekosistemakh: problemy i perspektivy*. [Hidden diversity of fungi and fungus-like protists in natural ecosystems: problems and prospects]. *Biosfera*. 2016;8(2):202-215. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=26620021>
46. Thomsen P. F., Willerslev E. Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biological Conservation*. 2015;183:4-18. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.019>
47. Bergsten J., Bilton D. T., Fujisawa T., Elliott M., Monaghan M. T., Balke M., Hendrich L., Geijer J., Herrmann J., Foster G. N., Ribera I., Nilsson A. N., Barraclough T. G., Vogler A. P. The effect of geographical scale of sampling on DNA barcoding. *Systematic Biology*. 2012;61 (5):851-869. DOI: <https://doi.org/10.1093/Sysbio/Sys037>
48. Schoch C. L., Robbertse B., Robert V., Vu D., Cardinali G., Irinyi L., Federhen S. et al. Finding needles in haystacks: linking scientific names, reference specimens and molecular data for Fungi. *J. Biol. Databases Cur.* 2014;2014:1-21. DOI: <https://doi.org/10.1093/database/bau061>
49. Xu J. Fungal DNA barcoding. *Genome*. 2016;59(11):913-932. DOI: <https://doi.org/10.1139/gen-2016-0046>
50. Nguyen N. H., Song Z., Bates S. T., Branco S., Tedersoo L., Menke J., Schilling J. S., Kennedy P. G. FUNGuild: an open annotation database for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecol.* 2016;20:241-248. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.006>
51. Ratnasingham S., Hebert P. D. N. BOLD: the Barcode of Life Data System. *Mol. Ecol. Notes*. 2007;7:355-364. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x>
52. Ding J., Zhang Y., Deng Y., Cong J., Lu H., Sun X., Yuan T., Van Nostrand J. D., Li D., Zhou J., Yang Y. Integrated metagenomics and network analysis of soil microbial community of the forest timberline. *Sci. Rep.* 2015;5:7994. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep07994>
53. Pochon X., Zaiko A., Fletcher L. M., Laroche O., Wood S. A. Wanted dead or alive? Using metabarcoding of environmental DNA and RNA to distinguish living assemblages for biosecurity applications. *PLoS One*. 2017;12(11):1-19. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187636>
54. Wu B., Hussain M., Zhang W., Stadler M., Liu X., Xiang M. Current insights into fungal species diversity and perspective on naming the environmental DNA sequences of fungi. *Mycology*. 2019;10(3):127-140. DOI: <https://doi.org/10.1080/21501203.2019.1614106>
55. Dahlberg A., Mueller G. M. Applying IUCN red-listing criteria for assessing and reporting on the conservation status of fungal species. *Fungal ecology* 2011;4(2):147-162. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.11.001>
56. Smith M. L., Bruhn J. N., Anderson J. B. The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. *Nature*. 1992;356 (6368):428-431. DOI: <https://doi.org/10.1038/356428a0>

57. Anderson J. B., Bruhn J. N., Kasimer D., Wang H., Rodrigue N., Smith M. L. Clonal evolution and genome stability in a 2500-year-old fungal individual. *Proceedings of the Royal Society*. 2018;285 (1893):2018-2233. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2233>
58. Li Yu, Wang Qi. The development of the fungal resources conservation system «One District, One Herbarium and Five Banks» and its application on Qinghai-Tibet plateau. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka = Agricultural Science Euro-North-East*. 2019;20(1):29-35. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2019.20.1.29-35>
59. *Lekarstvennyye griby v traditsionnoy kitayskoy meditsine i sovremennykh biotekhnologiyakh*. [Medicinal mushrooms in traditional Chinese medicine and modern biotechnology]. Pod red. V. A. Sysueva. Kirov: O-Kratkoe, 2009. 320 p.
60. Arnolds E., Jansen A. E. Conclusions of the First Meeting of the European Committee on the Protection of fungi. Conservation of Fungi and other Cryptogams in Europe. Lodz. 1991. pp. 52-68.
61. Scheidegger C., Wolseley P. A., Thor G. Conservation Biology of Lichenised Fungi. Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald Schnee und Landschaft, 1995. 173 p.
62. Arnolds E. The future of fungi in Europe: threats, conservation and management. Edited by D. Moore, M. M. Nauta, S. E. Evans, M. Rotheroe. In book: Fungal Conservation. Cambridge: Cambridge University, 2001. pp. 64-80.
63. Moore D. Fungal conservation: issues and solutions. Cambridge: Cambridge University, 2001. 131 p.
64. Mueller G. M., Dahlberg A. The global fungal red list initiative. *Inoculum*. 2013;64:1-2.
65. Mueller G. M. Progress in conserving fungi: Engagement and red listing. *BGjournal*. 2017;14(1):30-33. URL: <https://www.jstor.org/stable/e26369164>
66. Hibbett D. S., Donoghue M. J. Implications of phylogenetic studies for conservation of genetic diversity in shiitake mushrooms. *Conservation Biology*. 1996;10(5):1321-1327. URL: <https://www2.clarku.edu/faculty/dhibbett/Reprints%20PDFs/Hibbett%20and%20Donoghue%201996%20Conserv%20Biol.pdf>
67. Vimba E. K. *Griby v «Krasnoy knige SSSR»*. [Mushrooms in the "Red Book of the USSR"]. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 1986;20(6):522-524. (In Russ.).
68. *Krasnaya kniga SSSR*. [Red Data Book of the USSR]. Izd. 2-e, dop. i pererab. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1984. Vol. 1. 392 p.; Vol. 2. 480 p.
69. Svetasheva T. Yu., Rebriev Yu. A., Voronina E. Yu., Kovalenko A. E., Bulakh E. M., Gorbunova I. A., Kiyashko A. A., Kudashova N. N., Morozova O. V., Pervedentseva L. G., Sarkina I. S., Shiryayeva O. S. *Predlozheniya v novoe izdanie Krasnoy knigi RF: agarikoidnye i gasteroidnye bazidiomitsety*. [Proposals for a new edition of the Red Book of the Russian Federation: agaricoid and gastrooid basidiomycetes]. *Sovremennaya mikologiya v Rossii: mat-ly 4-go S"ezda mikologov Rossii*. [Modern Mycology in Russia: materials of the 4th Congress of mycologists of Russia]. Moscow: Natsional'naya akademiya mikologii, 2017. Vol. 6. pp. 156-158.
70. *Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti. Ob"ekty rastitel'nogo mira*. [The Red Book of the Leningrad region. Objects of the plant world]. *Kollektiv avtorov*. Saint-Petersburg: Marafon, 2018. 848 p.
71. Ceci A., Angelini P., Iotti M., Lalli G., Leonardi M., Pacioni G., Perrone L., Pioli S., Siniscalco C., Spinelli V., Venturella G., Wagensommer R. P., Zotti M., Persiani A. M. Values and challenges in the assessment of coprophilous fungi according to the IUCN red list criteria: the case study of *Poronia punctata* (Xylariales, Ascomycota). *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2020;155(2):1-5. DOI: <https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1813833>
72. *Krasnaya kniga prirody Sankt-Peterburga*. [Red data book of nature of Saint-Petersburg]. Saint-Petersburg: ANO NPO «Professional», 2004. 416 p.
73. Shirokikh A. A. *Novyy vid griba-askomitseta, obnaruzhennyy v zapovednike «Nurgush»*. [A new species of ascomycete fungus found in the Nurgush reserve]. *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Nurgush»*. [Proceedings of the state natural reserve "Nurgush"]. Kirov: OOO «Tipografiya «Staraya Vyatka», 2015. Vol. 3. pp. 167-169. URL: https://disk.yandex.ru/i/1Hhai_rHpiaCX
74. Filippova N., Arefyev S., Zvyagina E., Kapitonov V., Makarova T., Mukhin V., Sedelnikova N., Stavishenko I., Shiryayev A., Tolpysheva T., Ryabitseva N., Paukov A. Fungal literature records database of the Northern West Siberia (Russia). *Biodiversity data journal*. 2020;8:e52963. DOI: <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e52963>
75. Irga P. J., Dominici L., Torpy F. R. The mycological social network: a way forward for conservation of fungal biodiversity. *Environmental Conservation*. 2020;47(4):243-250. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0376892920000363>
76. Hawksworth D. L. Funga and fungarium. *IMA Fungus*. 2010;1(1):9-10. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF03449321>
77. Ando A. W., Camm J., Polasky S., Solow A. Species distributions, land values, and efficient conservation. *Science*. 1998;279 (5359):2126-2128. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.279.5359.2126>

78. Filippova N. V., Lapshina E. D. *Kollektsiya vauchernykh obraztsov gribov YuGU: znachenie i osnovy funktsionirovaniya*. [Voucher collection of fungi in YSU: value and the basic principles of functioning]. *Biologicheskie kollektsii Yugry: sbor, fiksatsiya, khranenie, vvedenie v nauchnyy oborot: mat-ly nauchno-metod. seminar v Muzei Prirody i Cheloveka*. [Biological collections of Yugra: organization and scientific activity. Materials of scientific-methodological workshop]. Khanty-Mansiysk: izd-vo ISBN, 2016. pp. 73-85.

URL: <https://www.ugrasu.ru/upload/iblock/3fb/rxtpz3nsirowvewm23q835tfbye4x6y0.pdf>

79. Filippova N. V., Bul'onkova T. M., Karpov D. V., Lapshina E. D. *Fungariy Yugorskogo universiteta i ego baza dannykh*. [Fungarium of Yugra state university and its database]. *Ispol'zovanie sovremennykh informatsionnykh tekhnologiy v botanicheskikh issledovaniyakh: mat-ly Mezhdunarod. nauchn.-prakt. konf.* [Proceedings of the International scientific and practical conference]. Apatity: Kol'skiy NTs RAN, 2017. pp. 137-142.

80. Psurtseva N. V., Kiyashko A. A., Gachkova E. Y., Belova N. V. Basidiomycetes culture collection LE (BIN) catalogue of strains. Moscow&Saint-Petersburg: KMK Scientific Press Ltd, 2007. 115 p.

81. Ilyina G. V., Ilyin D. Yu., Skobanev A. V. *Kollektsiya kul'tur bazidial'nykh makromitsetov (Basidiomycota) Penzenskoy GSKhA*. [Collection of cultures of basidial macromycetes (*Basidiomycota*) of the Penza State Agricultural Academy]. Penza: Penzenskaya GSKhA, 2009. 59 p.

82. Lo H. C., Hsieh C., Lin F. Y., Hsu T. H. A systematic review of the mysterious caterpillar fungus *Ophiocordyceps sinensis* in Dong-ChongXiaCao and related bioactive ingredients. *Journal of traditional and complementary medicine*. 2013;3(1):16-32. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24716152/>

Сведения об авторах

Широких Александр Анатольевич, доктор биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биотехнологии растений и микроорганизмов, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-7808-0376>

✉ **Широких Ирина Геннадьевна**, доктор биол. наук, профессор, ведущий научный сотрудник, зав. лабораторией биотехнологии растений и микроорганизмов, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3319-2729>, e-mail: irgenal@mail.ru

Information about the authors

Alexander A. Shirokikh, DSc in Biological Science, leading researcher, the Laboratory of Biotechnology of Plants and Microorganisms, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-7808-0376>

✉ **Irina G. Shirokikh**, DSc in Biological Science, professor, leading researcher, Head of the Laboratory of Biotechnology of Plants and Microorganisms, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3319-2729>, e-mail: irgenal@mail.ru

✉ – Для контактов / Corresponding author