

**УДК 582.28**

## **СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ГРИБОВ ГРУППЫ ПОРЯДКОВ DISCOMYCETES (ОТДЕЛ ASCOMYCOTA)**

*Филимонова Д. А.<sup>1</sup>, Воробьева И. Г.<sup>1,2</sup>*

<sup>1</sup>*Новосибирский государственный педагогический университет, Новосибирск, Россия*

<sup>2</sup>*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия*

*E-mail: darya.filimonova@gmail.com*

В статье изложена история изучения представления о дискомицетах с древних времен до современности, отражены основные методы исследования данной группы грибов, а также дана оценка существующим проблемам в данной области исследований на основании имеющегося фактического материала. Дискомицеты активно участвуют в процессах образования гумуса, разлагая древесину и другие растительные остатки и в круговороте энергии в природе. Несмотря на то, что в последнее время исследователи часто обращаются к этой группе грибов, степень изученности их остается низкой и неравномерной по всему Земному шару. Для большинства регионов данные о видовом составе дискомицетов отсутствуют или носят отрывочный характер и зачастую не подтверждены гербарным материалом, либо в значительной мере устарели и нуждаются в критическом пересмотре. Работы по сохранению и восстановлению биологического разнообразия, а также по внедрению этой группы организмов в биотехнологические процессы невозможны без проведения инвентаризации и детального изучения распространения дискомицетов в природных и антропогенных сообществах.

**Ключевые слова:** дискомицеты, систематика дискомицетов, биологическое разнообразие, история изучения дискомицетов.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Дискомицеты – это полифилетическая группа сумчатых грибов, не имеющая общепризнанного таксономического ранга. Ее представители встречаются почти во всех растительных сообществах. Они являются не только деструкторами растительных остатков, но также усиливают конкурентоспособность высших растений в борьбе за минеральные вещества, утилизируют продукты жизнедеятельности животных, выступают в качестве важного компонента почвообразования, являются непременным условием успешного заселения послепожарных территорий и способствуют выбраковке слабых растений, оказывая патогенное воздействие [1]. Эти грибы широко распространены во всех климатических зонах и составляют важное функциональное звено экосистем [2].

Дискомицеты объединяет строение плодового тела в виде апотеция. Представители данной группы грибов характеризуются морфологическими, биологическими и экологическими особенностями. Они могут значительно отличаться по внешнему виду (размеру, цвету, консистенции, строению края плодового тела, месту обитания, строению аскоспор). По приуроченности к субстрату их разделяют на следующие экологические группы: произрастающие на

лесной подстилке, опаде (гумусово-подстилочные сапротрофы, или эдафотрофы), непосредственно на почве (напочвенные сапротрофы), на остатках травянистых растений (гербофилы, филлофилы), на мертвой древесине (лигнофилы), на почве кострищ и пожарищ (карбофилы), на помете животных (копрофилы). Дискомицеты этих экологических групп развиваются на неживом органическом субстрате, то есть являются сапротрофами. Наряду с другими организмами они активно участвуют в процессе разложения различных растительных остатков и минерализации органики в почве [3, 4]. В настоящее время особенно актуальным становится тщательное изучение региональных микобиот, которое в будущем позволит проводить углубленный анализ функциональной роли дискомицетов в природных экосистемах и закономерностей их распространения в масштабах всей страны.

Цель работы – обобщить имеющиеся сведения по истории изучения грибов группы порядков *Discomycetes* и современному состоянию вопроса на основе анализа отечественной и зарубежной литературы.

### ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГРУППЫ ПОРЯДКОВ DISCOMYCETES

Несмотря на то, что термин «дискомицеты» появился сравнительно недавно, в XIX веке, исследование данных грибов началось еще до нашей эры. Они представляли интерес для натуралистов античного времени, так как сморчки, также относящиеся к этой группе грибов, уже широко употреблялись в пищу. Упоминания об этом встречается у Аристотеля [5] и его ученика Теофраста еще в III веке до нашей эры [6], отнесены они были к растениям, хотя в труде отдельно упоминалось, что они не имеют ни семян, ни корня, ни листьев, а потому являются несовершенными растениями [7].

В I в. до н. э. римский ученый-натуралист Плиний в своем труде «Естественная история» [8] описал порядка тысячи растений, среди которых выделил и те организмы, которые в настоящее время относятся к грибам. Особое внимание было уделено трюфелям, их размножению и распространению, и отдельно были упомянуты «*pezicae*», скорее всего, имелся в виду представитель пецициевых *Morchella esculenta* (L.) Pers. Кроме того, в рамках рассматриваемой им группы *Fungi*, Плиний описал *Fungus ophioglossoides* (дискомицет, относящийся к семейству Геоглоссовых) [5]. Согласно Вильяму Генри Самуэлю Джонсу, переведившему данный труд на английский язык [8], к тем же трюфелям Плиний отнес и гриб, в современной системе имеющий название *Lycoperdon bovista* L., который морфологически схож с трюфелями шарообразной формой, но по современной классификации относится к базидиомицетам.

Античные ученые не проводили научных исследований грибов, а только кратко описывали их, главным образом, как продукты питания. С падением Римской империи пришли в упадок и классические античные науки. Авторы средневековья только переписывали античные имеющиеся сведения о грибах, не привнося ничего нового. Это объясняется тем, что в Средние века изучение живых организмов не носило систематического характера, а исследование грибов и вовсе могло привести ученого к гибели.

На Руси упоминания о представителях дискомицетов встречаются в памятнике литературы – «Домострое», но исключительно с точки зрения их приготовления в пищу или особенностей подачи на стол [9]. Таким образом, до конца Средневековья дискомицеты изучались лишь с прагматической точки зрения, у ученых было мало информации о возникновении, структуре и цикле развития грибов.

С началом эпохи Возрождения европейскими учеными вновь стали исследоваться различные группы живых организмов, в том числе и грибы. С XVI века начинают появляться «травники», содержащие описания и рисунки этих организмов. В 1554 году в «Травнике» (Cruydeboeck-Boeck) нидерландского ученого Ремберта Додонса грибы составляют одну из шести групп растений, и классифицируются по различным признакам: форма, токсичность, сезон появления. Автором были описаны некоторые грибы, ныне относящиеся к дискомицетам. Так, сморчок съедобный (*Morchella esculenta*) был отнесен им к группе Fungi praecoces – «Грибы яйцеподобные»; трюфель летний (*Tuber aestivum* Vittad.) – к группе Tubera – «Картофели» [5].

Практически в то же время, в 1583 году, издается труд итальянского натуралиста Пьера Андреа Чезальпино «16 книг о растениях» (De plantis libri XVI), в котором он указывает на особое положение грибов в царстве растений и дает начало научному изучению данной группы организмов. Им описаны многие представители таксона грибов, и в том числе дискомицетов. Трюфели, как представители дискомицетов, вынесены в отдельный класс подземных грибов (Tuber или Tartufi) [5].

Большую роль в развитии микологии в XVII веке сыграл ботаник Карл Клузиус, который путешествовал по Европе и изучал растения и грибы. Его перу принадлежит первое фундаментальное исследование грибов региона Паннония (соответствует нынешней территории Венгрии, Австрии, бывших Югославии и Чехословакии) «Fungorum in Pannonis observatorum Historia» [10], в котором он задокументировал 105 видов, организованных в пронумерованные роды. Среди описанных им видов макромицетов встречаются и дискомицеты. По причине их недостаточной изученности, ученый еще не относил последних в отдельную группу и рассматривал дискомицеты вперемешку с представителями других порядков грибов, классифицированных также по принципу съедобности или несъедобности. Следует отметить, что большинство ученых продолжали ошибочно относить грибы к растениям еще долгое время, некоторые ботаники даже пытались описывать «цветы» у грибов. Это объясняется тем, что настоящие цветковые растения были изучены куда шире, чем споровые организмы, и более удобным и закономерным в то время представлялось присоединение новых открываемых видов к уже изученным таксонам, нежели выделение новых.

В 1644 году последователь Карла Клузиуса Франциск Стербек опубликовал труд под названием «Theatrum Fungorum» [11], где были даны точные описания грибов. Книга была написана на фламандском языке, а не на латыни, и с ее помощью он надеялся популяризировать интерес к грибам среди своих соотечественников, описывая их кулинарные и лечебные применения и различая

съедобные и ядовитые грибы. Особый раздел был посвящен трюфелям и клубневым растениям, как съедобным, так и ядовитым.

В 1719 году немецкий ботаник Иоганн Якоб Диллениус в труде «*Catalogus plantarum sponte circa Gissam nascentium*» [12] перечислил несколько представителей пецициевых. Позднее шведский естествоиспытатель Карл Линней в работе «Система природы», опубликованной в 1735 году, отнес грибы к последнему, 24 классу растений – криптогамным («тайнобрачным», не имеющим цветков) [13]. Им были описаны представители гелвелловых, пецициевых грибов, а также множество представителей базидиомицетов и аскомицетов, не относящихся к дискомицетам.

В 1729 году итальянский ботаник и миколог Пьер Антонио Микели издал книгу *Nova plantarum genera* – одну из важнейших работ для микологии, в которой было описано и зарисовано почти две тысячи видов растений и грибов, в том числе дискомицетов, упомянуты сморчки и трюфели [14].

В 1761 году врач Уильям Каллен в своей книге «*Lectures on the materia medica*» при описании целебные свойства трав заострил свое внимание на отдельной группе растений – грибах. «Это, вне всякого сомнения, травы, но лишь постольку, поскольку некоторая их часть находится под землей. Но они отличаются от любых других трав – и даже от овощей – так сильно, и, кроме того, их свойства настолько различны, что их очень трудно классифицировать. Среди грибов разделяют три подкласса: Трюфели, Сморчки и Собственно грибы, куда входят все остальные представители» [15].

В 1770 году итальянским микологом Скополи был впервые описан копротрофный дискомицет *Elvella fimetaria* Scop., позднее отнесенный к пецициевым грибам [16].

К началу XIX века ученым было известно несколько сотен видов грибов, и именно в то время была сделана первая попытка упорядочить классификацию Линнея. Голландский врач Христиан Персон и шведский ботаник Элиас Фриз разработали классификацию грибов настолько точную, что это дало фундамент для последующего развития микологии как самостоятельной науки. Ими были описаны семейства, относящиеся к порядку дискомицетов, а названия некоторых видов грибов, описанных ими, используются и в настоящее время. Именно Фризом в 1836 году дискомицеты впервые были выделены в отдельный класс – *Discomycetes*. Кроме того, именно Фриз предложил включить грибы в отдельное царство, однако, его идею не поддержали, и лишь спустя почти полтора века, в 70-х годах XX века, было выделено царство грибов.

В середине XIX века все большее внимание уделялось изучению структуры грибов и их жизненному циклу. Развитие микроскопии привело к углублению знаний о строении дискомицетов. Появляются работы по микрохимическим реакциям некоторых элементов апотеция. Одним из первых, кто обратил внимание на йодную реакцию в асках, был Вильям Нюландер, первооткрыватель химического метода исследования этих организмов. По мере накопления фактических данных (микроскопических, микрохимических) многие таксоны, особенно такие крупные, как пецициевые, были разбиты на множество субъединиц [17].

Большой вклад в описание новых видов дискомицетов и разработку таксономии внесли французские микологи. Братья Круа были первыми, кто описал

и проиллюстрировал оперкулятные сумки у видов родов *Ascobolus* и *Peziza* в 1857 году. Новый период в исследованиях дискомицетов знаменуется работами миколога Эмиля Будье. Он развил идею братьев Круа о возможном таксономическом значении крышечки у видов рода *Ascolobus* и распространил этот критерий на все дискомицеты, разделив их на оперкулятные, к которым отнес семейства *Morchellaceae*, *Helvellaceae*, *Pezizaceae*, *Humariaceae*, *Ascobolaceae*, *Peronemaceae*, *Eхоascaceae*; и иноперкулятные, в которые вошли семейства *Patellariaceae*, *Dermataceae*, *Stictidaceae*, *Phacidaceae*, *Ascocorticaceae* [18]. Кроме того, он использовал окраску спор как систематический признак [16], уделял внимание масляным каплям в аскоспорах и ряду других признаков [17]. Э. Будье разделил оперкулятные дискомицеты на сложные и простые. К первым он отнес семейство *Morchellaceae*, к последним – все остальные [18].

Большой вклад в изучение дискомицетов на территории нынешней России внес Иван Андреевич Вейнман. В самой крупной своей работе «*Hymeno- et Gasteromycetes hucusque in Imperio Rossico observatos recensuit*», увидевшей свет в 1836 году, Вейнман приводит более 1000 видов грибов, порядка 200 из которых в настоящее время относятся к дискомицетам [19].

Изучением дискомицетов, наряду с другими грибами, занимался основоположник микологии и фитопатологии Михаил Степанович Воронин. Значительная часть его работ посвящена заболеваниям растений, вызванным грибами, поскольку таковы были потребности сельского хозяйства того времени. В частности, в конце XIX века им были описаны представители *Sclerotiniaceae* (склеротиниевых грибов), являющиеся растительными патогенами [19, 20].

Таким образом, ко второй половине XIX века во многих европейских странах были опубликованы крупные работы, обобщающие сведения по видовому разнообразию дискомицетов. На этом этапе микологи исследовали исключительно видовое разнообразие дискомицетов, что соответствовало описательному характеру этого периода в развитии микологии [16].

К концу XIX века изучение дискомицетов проводилось в различных фитогеографических и климатических регионах Земли и привлекало внимание все большего числа микологов со всего мира, разрабатывались и использовались новые методы исследований. Это позволило сделать обобщающие сводки, но потребовало проведения таксономических обработок и ревизий описанных таксонов [16].

В начале XX века были изданы монографические издания дискомицетов. Одной из самых значительных работ этого периода стала монография Йозефа Веленовского, изданная в 1934 году, в которой была представлена сводка биоразнообразия дискомицетов Чехословакии. Позднее Мирко Сврчек провел ревизию дискомицетов, описанных Веленовским. В 1954 году он напечатал ревизию *Orbilina*, в 1976 году – *Peziza*, в 1979 году – оперкулятных дискомицетов, а в 1985 году – иноперкулятных дискомицетов. В 1981 году Сврчек подготовил «Каталог оперкулятных дискомицетов Чехословакии». Он активно сотрудничал с учеными, занимающимися этой же группой грибов, в частности, с американским микологом Ричардом Корфом, специалистом по систематике дискомицетов, и британским

микологом Ричардом Деннисом, изучавшим дискомицеты Королевских ботанических садов Кью (юго-западная часть Лондона).

На территории бывшего СССР изучением дискомицетов занимались Н. А. Наумов (Ленинградская область), Н. В. Степанова, А. В. Сирко, А. Г. Ратвийр [21, 22] (Урал), А. Г. Райтвийр (Дальний Восток), В. П. Васильков (Арктика) [18, 23]. Советскими учеными дискомицеты изучались на территории Грузии (Т. Т. Анчабадзе), Эстонии, Армении и Азербайджана (А. Г. Ратвийр [21]), Украины (З. К. Гижицкая, М. Ф. Смицкая), Казахстана (К. Е. Мурашкинский, М. К. Зилинг) [18, 24].

В середине 90-х годов были проведены исследования дискомицетов на территории Алтайского государственного заповедника [25, 26]. В настоящее время на территории РФ наиболее хорошо изученными регионами в плане исследованности биоразнообразия данной группы грибов являются только северо-запад Европейской части России [19, 27, 28], север Западной Сибири [29–31], Дальний Восток [Богачева, 2000, 2017, 2018, 2019]. Помимо систематических вопросов, А.В. Богачевой проработаны экологические аспекты распространения дискомицетов дальнего Востока [32–35]. Для большинства же территорий России, в числе которых – юг Западной Сибири, данный вопрос остается пока мало проработанным.

### ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ ДИСКОМИЦЕТОВ

На протяжении всей истории изучения дискомицетов перед учеными стояли проблемы, связанные, в первую очередь, с систематическим положением данной группы организмов. Несмотря на развитие методических подходов к исследованиям, привлечению современной микроскопической техники, морфология дискомицетов остается недостаточно изученной, и поэтому они до сих пор являются одной из сложных в систематическом отношении групп грибов [18].

Одна из первых попыток систематизации грибов была сделана Плинием Старшим. В «Естественной истории» он классифицирует грибы, в том числе несколько родов дискомицетов, среди которых выделяет пецициевые, гелоциевые и ряд других. Классификация Плиния Старшего была утилитарной, основанной на гастрономическом подходе: все грибы были разделены на съедобные и несъедобные [8]. В то же время примечательно, что Плиний попытался объединить грибы внутри вышеперечисленных групп по признакам внешнего сходства, тем самым положив начало известной ныне классификации этих живых организмов.

Несколько веков грибы, и дискомицеты в частности, считались растениями, и подвергались лишь примитивной классификации: делились, как и в античности, по гастрономическому принципу, а также на «пористые» и «пластинчатые». Лишь начале XIX века было положено начало привычной нам классификации грибов, и дискомицетов, в частности.

В 1801 году миколог Христиан Персон написал работу «Synopsis methodica fungorum» [36], призванную упорядочить данные об известных к тому времени грибах и расширить систему классификации Линнея. Исследователь разделил грибы на два класса по признаку местонахождения спороносного слоя: первый класс – грибы закрытые, с внутренним гимением, второй – открытые, с гимением на

внешней поверхности. Классы были разделены на три порядка, порядки далее были разбиты на семейства. Согласно классификации Х. Персона, организмы, которые в настоящее время относятся к дискомицетам (им упомянуты такие таксоны, как *Morchella*, *Peziza*, *Helvella*, *Helotium*, *Ascolobus*), относятся к шестому семейству (*Helvelloidei*) пятого класса *Hymenophecii*.

Наравне с Х. Персоном, одним из основоположников систематики дискомицетов считается Сэмюэл Фредерик Грэй, британский химик и ботаник, предложивший свою классификацию в 1821 году. Основными таксономическими признаками, использованными в этой системе, были особенности строения организма, среда обитания, способ размножения, а также характеристики гименофора и место образования спор [37]. В одну группу с дискомицетами он помещал кортициоидные грибы [38].

Отправной точкой для микологической номенклатуры считается дата публикации «*Systema mycologicum*» («Микологическая система») Элиаса Фриза – 1 января 1821 года, в которой он представил принципиально новую классификацию грибов и упорядочил данные, представленные Х. Персоном. Э. Фриз придавал большое значение анатомическим методам исследований, вслед за Линнеем придерживаясь создания искусственной системы [25]. В своих более поздних работах Э. Фриз разделил класс *Discomycetes* на шесть «порядков»: *Helvellei*, *Bulgari*, *Dermatei*, *Patellari*, *Phacidie* и *Sticti*, основываясь на различиях в форме и консистенции плодовых тел, а также их положении относительно субстрата. С широким внедрением микроскопа в микологическую практику стали учитываться признаки строения гимениального слоя, однако, признаки высшего таксономического единства выявить не удавалось (или им не придавалось должного значения), и во всех основных системах конца XIX века повторялись с большими или меньшими изменениями предложенные еще Э. Фризом порядки [19].

Немецкий ботаник Мордехай Кук в своей работе «Введение в микологию» подчеркивает, что «классификация, принятая Фризом в этой, как и во всех других группах, основывалась главным образом на внешних признаках, различимых с помощью лупы», а «у микроскопических представителей» не было шанса попасть в перечень грибов. М. Кук указывал, что, несмотря на успех классификации Фриза, «все же многое осталось несовершенным и нерешенным», и предложенная им система «недостаточна для небольших объектов». Он подчеркивает, что, по его мнению, наиболее логичной является систематика, предложенная Пьером Андреа Саккардо и изложенная в сборнике *Sylloge fungorum*, где исследователь на основе системы дискомицетов Фриза (1849) построил собственную, в которой большое значение придавал характеристикам аскоспор, подразделяя семейства и объединяя роды в несистематические группы [39].

В конце XIX века дискомицеты были наиболее подробно рассмотрены в труде П. А. Саккардо «*Sylloge Discomycetum et Phymatosphaeriacearum...*» (1889). В основу деления порядка *Discomyceteae* на семейства автор положил такие признаки, как консистенция и форма плодовых тел [37]

Важной вехой в развитии систематики дискомицетов стало упомянутое выше разделение их на оперкулятные и иноперкулятные. Именно это открытие дало

толчок к выявлению в начале XX века среди аскомицетов два принципиально различных типа онтогенеза плодовых тел: аскогимениальный и асколокулярный. Для большинства видов с асколокулярным развитием оказался характерен и особый тип строения сумок, получивших название битуникатных (двуслойных) [19].

Несмотря на то, что некоторые микологи не придерживались разделения дискомицетов на оперкулятные и неоперкулятные (Артур Артурович Ячевский, Йозеф Веленовский), большинство ученых придерживаются этого принципа [18].

В 1932 году шведский миколог Юхан Аксель Фритьоф Наннфельдт в своей, ставшей классической, работе по систематике дискомицетов доказал основополагающее значение типа развития аскомы и способа освобождения аскоспор для систематики сумчатых грибов. Опираясь на идеи Будье и других своих предшественников, он разделил сумчатые грибы, образующие плодовые тела, на три группы: *Ascohymeniales*, *Plectascales* и *Ascoloculares*. Дискомицеты он отнес к первой из них. Кроме того, Наннфельдт утверждал, что дискомицеты не образуют единого таксона, а разделяются на четыре независимых порядка: *Pezizales*, *Helotiales*, *Ostropales* и *Lecanorales*. Взгляды Наннфельдта оказали большое влияние на дальнейшее развитие систематики дискомицетов и легли в основу большинства классификаций этой группы, получивших распространение во второй половине XX века [19].

Классификации Наннфельдта придерживался и известный отечественный миколог Николай Александрович Наумов при описании дискомицетов Ленинградской области [23]. В то же время, он подчеркивал, что большой объем данной группы грибов и почти полная однотипность ее представителей заставляют считать систематическое изучение ее делом довольно сложным. Н. А. Наумов отмечал, что при распознавании крупных категорий дискомицетов руководящими признаками могут служить следующие: взаимоотношения плодового тела и субстрата (погруженные или свободные апотеции), характер раскрытия апотециев (раскрываются округлым отверстием или щелью), особенности края диска (с ровными краями или лопастными, зубчатыми и т. д.), консистенция ткани плодового тела (плотная – роговидная, кожистая, или мягкая – студенистая, восковатая, мясистая, сочная), характер развития гипотеция и наличие или отсутствие эпитеция, характер ткани перидия и гипотеция: паренхиматический или прозенхиматический) [23]. Автор рассматривал все дискомицеты в пределах 10 порядков, относя к порядку *Pezizales* семейства *Ascobolaceae*, *Helotiaceae*, *Mollisiaceae*, *Pezizaceae*, последнее семейство включает 2 подсемейства: *Leiopezizaceae* и *Chaetopezizaceae*.

С 90-х годов XX века в систематике стали активно применяться молекулярные методы исследований грибов, основанные на анализе белков, РНК и ДНК с последующим сравнением полученной информации с электронными базами данных [40, 41]. Разработанная на этой основе систематика получила название «Геносистематика» или «Молекулярная систематика» (*molecular phylogenetics*) [41]. Геносистематика занимается изучением эволюционной истории организмов по отношению к их общим предкам на основе анализа молекулярных признаков и позволяет на генетическом уровне судить о филогенетических связях таксонов любого уровня [40, 41].

В середине 2000-х гг. был проведен глубокий анализ филогенетических связей среди низших грибов, которые, из-за методических трудностей, ранее не были исследованы столь подробно. Эти открытия нашли отражение в системе грибов, которая была опубликована в «Словаре грибов Эйнсуорта и Бисби» (Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi) [42]. Данный труд содержит статьи о таксонах грибов, в том числе дискомицетов, а также микологические термины, сведения о микотоксинах и других метаболитах грибов, биографические сведения, теоретические и прикладные аспекты микологии. Данная систематика используется в учебных пособиях по микологии, монографиях по группам таксонов и определителях грибов [5, 41].

Однако, несмотря на подобный прорыв в исследовании микобиоты, до настоящего времени не выработан единый научный взгляд на систематическое положение дискомицетов. В большинстве современных научных изданий предпринимаются попытки изложить их систематику с учетом международного уровня решения данного вопроса, однако в них отмечаются значительные разночтения по иерархии и латинскому названию таксонов высокого ранга [41]. В опубликованных электронных базах данных встречается множество неотредактированных последовательностей, включающих ошибки секвенирования, а также отдельные последовательности, которые неправильно определены, например, на видовом уровне, или находятся под устаревшими или уже не используемыми названиями [40].

В настоящее время микологами подчеркивается, что, несмотря на то, что была проделана значительная работа по молекулярной систематике дискомицетов, представляется преждевременным делать какие-либо существенные изменения в существующей классификации, тем более, что молекулярно-генетические исследования касались в основном пецициевых грибов, и для других порядков данные носят отрывочный характер [43].

Таким образом, до конца XX века классификация дискомицетов основывалась на морфологических и анатомических признаках. В настоящее время естественная систематика стала постепенно уступать свое место эволюционной, или филогенетической.

#### **СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ СИСТЕМАТИКИ ДИСКОМИЦЕТОВ**

В настоящее время все известные дискомицеты перечислены в Международном кодексе номенклатуры водорослей, грибов и растений (МКН, International Code of Nomenclature of algae, fungi, and plants) (до 2011 года – Международный кодекс ботанической номенклатуры – МКБН), своде правил и рекомендаций, регламентирующий образование и применение научных названий растений, грибов и некоторых других групп организмов [44]. Однако, не все исследователи согласны с объединением грибов в один кодекс с растениями и водорослями. Так, Ричард Корф считает необходимым создание отдельного кодекса грибов (Mycological code) [45].

В последнее время наряду с более привычными методами определения систематического положения грибов используется относительно новое направление

– машинное зрение (Computer vision). Машинное зрение стало активно использоваться с начала 2000-х годов в науках биологического спектра, в частности ботанике, и помогало решить поставленные задачи там, где возможности человека уступали компьютерным. Подобные программные обеспечения строятся на том, что алгоритм, несмотря на достаточно сильные различия между видами, определяет характерные особенности для каждого из них и, основываясь на этом, делает вывод и позволяет с достаточной степенью точности определить принадлежность организма к таксономической группе вплоть до вида. Использование данного метода применительно к грибам имеет несколько проблем. Постоянное развитие таксономии грибов приводит к непрерывному потоку реклассификаций и введению новых названий, что вызывает трудности при таксономическом разграничении грибов [46]. Обновляющаяся классификация представителей этого царства все больше основывается не на внешних признаках, а на анализе клеточной структуры и молекулярно-генетических исследованиях. Несмотря на то, что существует необходимость постоянного сопоставления информации, полученной молекулярными методами, с данными предыдущих исследований, проведенных традиционными способами с использованием морфологических признаков, новые знания позволяют пролить свет на имеющиеся проблемы классификации грибов. Кроме того, не все виды грибов одинаково хорошо идентифицируются средствами машинного зрения, и если со шляпочными грибами возникает относительно мало проблем, то идентификация дискомицетов все еще ставит перед исследователями трудноразрешимые задачи. В большой степени это связано с тем, что для отдела Аскомикота, к которому относятся и дискомицеты, характерно чередование стадий полового и бесполого размножения (телеоморфа и анаморфа), которые могут быть ошибочно приняты за представителей двух разных видов. В настоящее время связь между телеоморфой и анаморфой у большинства видов до сих пор не выявлена [47]. Следует также принимать во внимание, что нередко виды, обладающие сходными морфологическими характеристиками, в достаточной степени различаются генетически, что позволяет сделать вывод о невозможности идентификации грибов, основываясь лишь на морфологии [48]. Идентификация по морфологическим данным практически невозможна при разделении близкородственных видов, а также затрудняется из-за сходства определенных структур грибов со структурами других организмов, например, водорослей [47, 49].

Наиболее современным подходом в классификации грибов в данный момент является молекулярно-генетический, который позволяет достаточно быстро и точно быть отнести виды дискомицетов, в частности, и грибов, в целом к той или иной таксономической группе [40].

Опубликованные данные молекулярных исследований свидетельствуют о полифилетичности дискомицетов. Внутри группы выделяется, по меньшей мере, пять независимых эволюционных линий, рассматриваемых в настоящее время в ранге самостоятельных классов или подклассов: *Neoelectomycetes*, *Orbiliomycetes*, *Pezizomycetes*, *Leotiomycetes* и *Lecanoromycetes* [19].

Несмотря на прогрессивность молекулярно-генетических методов, ряд исследователей настаивает на том, чтобы они обязательно подкреплялись

фенотипическими данными [40]. Именно использование комплексного подхода в инвентаризации микобиоты позволит приблизиться в решении фундаментальных задач, таких как сохранение биоразнообразия живого мира [41].

Таким образом, снять методологические ограничения, разработать единые общепризнанные подходы в изучении одной из сложных в систематическом отношении групп грибов – дискомицетов возможно лишь на основе дальнейших комплексных междисциплинарных исследований.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно данным литературы, история изучения представителей группы порядков Дискомицеты насчитывает более тысячи лет, и упоминания об отдельных организмах и попытках их классификации есть в трудах античных ученых. В XIX веке была предложена микологическая номенклатура, которая послужила отправной точкой для современной классификации дискомицетов. Однако, существовала проблема отсутствия четко определенных диагностических признаков, которые могли бы служить надежными критериями выделения таксонов указанной полифилетической группы грибов. Кроме того, в настоящее время отсутствует единая открытая база верифицированных типовых гербарных образцов видов дискомицетов. С появлением современной микроскопической техники данные о систематике дискомицетов постоянно пополнялись. Существенный вклад в последние десятилетия внесло внедрение молекулярно-генетических исследований дискомицетов. На современном этапе развития микологических исследований наметился определенный прогресс в изучении биоразнообразия дискомицетов. Одной из главных проблем классификации дискомицетов остается синонимика, и современные ученые работают над ее решением.

*Работа выполнена в рамках проекта ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290027-б «Теоретические и прикладные аспекты изучения генофондов природных популяций растений и сохранения растительного разнообразия «вне типичной среды обитания» (ex situ)»*

### Список литературы

1. Богачева А. В. Пецицевые дискомицеты российского Дальнего Востока / Богачева А. В. // Известия Иркутского государственного университета. – 2012. – Т. 5, № 4. – С. 135–143.
2. Богачева А. В. Дискомицеты заповедников Приморского края. автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05, 03.00.24. / Богачева А. В. – Владивосток, 1997. – 22 с.
3. Богачева А. В. Дискомицеты как часть растительных сообществ заповедников Приморского края / Богачева А. В. // Комаровские чтения. – 1998. – № 45. – С. 73–88.
4. Прохоров В. П. Весенние и осенние дискомицеты. / Прохоров В. П., Теплова Л. П. – Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1982. – 32 с.
5. Леонтьев Д. В. Общая микология: Учебник для высших учебных заведений. / Леонтьев Д. В., Акулов О. Ю. – Харьков: «Основа», 2007. – 206 с.
6. Феофраст. Исследование о растениях / Перевод с древнегреческого и примечания М. Е. Сергеевко. – М.: Издательство АН СССР, 1951. – 591 с.
7. Ramsbottom J. Some notes on the history of the classification of the Discomycetes / Ramsbottom J. // Transactions of the British Mycological Society. – 1912–1913. – Volume 4. – P. 382–404.

8. Natural history by Pliny, the Elder in ten volumes. – 1938. – Vol V. – 543 p. Translated by W. H. S. Jones with A. C. Andrews. 1056 p. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://archive.org/details/naturalhistory05plinuoft> (Дата обращения: 20.03.2022)
9. Домострой. По рукописям Императорской публичной библиотеки / В. Яковлев. Санкт-Петербург: Издание Д. Е. Кожанчикова, 1867. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://tvereparhia.ru/biblioteka-2/d/1759-domostroj> (Дата обращения: 20.03.2022)
10. Clusius C. Rariorum plantarum historia. / Clusius C. – 1601. – Vol. 2. [Электронный ресурс] Режим доступа: [http://plantillustrations.org/volume.php?id\\_volume=5371](http://plantillustrations.org/volume.php?id_volume=5371) (Дата обращения 20.03.2022).
11. Sterbeeck F. van. Theatrum fungorum oft het tooneel der campernoelien. / Sterbeeck F. – Belgium, 1675. – 396 p. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/160697#page/470/mode/1up> (Дата обращения 18.03.2022).
12. Dillenius J. J. Catalogus plantarum sponte circa Gissam nascentium. / Dillenius J. J. – 1719. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://bibdigital.rjb.csic.es/idurl/1/10875> (Дата обращения 31.01.2022).
13. Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis (in Latin) (10th ed.). Stockholm: Laurentius Salvius. / Linnaeus C. – 1758. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/10277#page/3/mode/1up> (Дата обращения: 28.03.2021).
14. Micheli P. A. Nova plantarum genera. / Micheli P. A. – 1729. – 234 p. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://bibdigital.rjb.csic.es/viewer/11953/?offset=#page=254&viewer=picture&o=bookmark&n=0&q=> (Дата обращения: 28.03.2021).
15. Cullen W. Lectures on the materia medica. / Cullen W. – 1761 [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://books.google.ru/books?id=GP01AQAAMAAJ> (Дата обращения: 31.03.2021).
16. Прохоров В. П. Определитель грибов России. Дискомицеты. Вып. 1. Копротрофные виды. / Прохоров В. П. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 256 с.
17. Kimbrough J. W. Current Trends in the Classification of Discomycetes / Kimbrough J. W. // Botanical Review. – 1970. – Vol. 36, No. 2. – P. 91–161.
18. Смицкая М. Ф. Флора грибов Украины. Оперкулятные дискомицеты / Смицкая М. Ф. – Киев: Наук. думка, 1980. – 294 с.
19. Попов Е. С. Дискомицеты Северо-Запада европейской части России (Ленинградская, Новгородская, Псковская области, г. Санкт-Петербург): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24. / Попов Е. С. – СПб, 2005. – 22 с.
20. Переведенцева Л. Г. Микология: грибы и грибоподобные организмы: учеб. пособие / Переведенцева Л. Г. / Перм. гос. ун-т. Пермь, 2009. – 199 с.
21. Ратвийр А. Дискомицеты из Армении и Азербайджана / Ратвийр А. // Биологический журнал Армении. – 1968. – Т. XXI, № 8. – С. 3–11.
22. Сирко А. В. Сумчатые грибы Урала и закономерности их распространения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. / Сирко А. В. – Свердловск, 1971. – 27 с.
23. Наумов Н. А. Флора грибов Ленинградской области. Вып. 2. Дискомицеты. / Наумов Н. А. – М.; Л.: Наука, 1964. – 256 с.
24. Флора споровых растений Казахстана. Т.9: Дискомицеты / ред. С. Р. Шварцман. – Алма-Ата: Наука, 1976. – 328 с.
25. Прохоров В. П. Дискомицеты Алтайского государственного заповедника II. Порядок Pezizales / Прохоров В. П. // Микол. и фитопатол. – 1996. – Т. 33. Вып. 6. – С. 376–379.
26. Прохоров В. П. Изучение видового разнообразия дискомицетов центральной России / Прохоров В. П., Анисимова О. В., Барсукова Т. Н. – [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=750733> (дата обращения: 06.09.2021).
27. Попов Е. С. Микобиота Белорусско-Валдайского Поозерья / Попов Е. С., Коваленко А. Е., Гапиенко О. С. и др. // Издательство Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК (Москва), 2013. – 399 с.
28. Попов Е. С. Дискомицеты Ботанического сада Петра Великого / Попов Е. С. // Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук): Труды международной научной конференции / Отв. ред. Д. В. Гельтман. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2014. – С. 166–169.

29. Филиппова Н. В. Дискомицеты растительного опада верховых болот (Западная Сибирь) / Филиппова Н. В. // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. – 2012. – Т. 3. № 1. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.ugrasu.ru/upload/iblock/3a1/afhlhuiy4oxz1w56ixi7kj81dqt4bfof.pdf> (дата обращения: 06.03.2022). <https://doi.org/10.17816/edgcc311-20>
30. Филиппова Н. В. Сообщества верховых болот средней тайги Западной Сибири: дисс. ... канд. биол. наук. / Филиппова Н. В. – Новосибирск, 2016. – 143 с.
31. Filippova N. Fungal literature records database of the Northern West Siberia (Russia). / Filippova N., Arefyev S., Zvyagina E., Kapitonov V., Makarova T., Mukhin V., Sedelnikova N., Stavishenko I., Shiryayev A., Tolpysheva T., Ryabitseva N., Paukov A. // Biodiversity Data Journal. 2020. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e52963> (дата обращения: 06.03.2022).
32. Богачева А. В. Грибы. Дискомицеты / Богачева А. В. // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. – Владивосток, 2000. – С. 67–83.
33. Богачева А. В. Дополнительные сведения о микобиоте дискомицетов Ботчинского государственного природного заповедника (Хабаровский край) / Богачева А. В. // Микология и фитопатология. – 2017. – Т. 51. № 3. – С. 19–25.
34. Богачева А. В. Новые и интересные находки дискомицетов на территории Хабаровского края / Богачева А. В. // Биота и среда заповедных территорий. – 2018. – № 2. – С. 41–53.
35. Богачева А. В. Дополнительные сведения о микобиоте дискомицетов Уссурийского заповедника / Богачева А. В. // Биота и среда заповедных территорий. – 2019. – Т. 3. – С. 65–70.
36. Persoon C. H. *Apud Henricum Dieterich.* / Persoon C. H. // *Synopsis methodica fungorum.* – 1801. – 706 p. [Электронный ресурс] Режим доступа: [https://books.google.ru/books/about/Synopsis\\_methodica\\_fungorum.html](https://books.google.ru/books/about/Synopsis_methodica_fungorum.html) (Дата обращения: 28.03.2021).
37. Федосова А. Г. Семейство Geoglossaceae (Ascomycota) в России: дисс. ... канд. биол. наук. / Федосова А. Г. – Санкт-Петербург, 2019. – 293 с.
38. Змитрович И. В. Определитель грибов России. Семейства ателиевые и амилокортициевые. / Змитрович И. В. – 2008. – 288 с.
39. Cooke M. C. Introduction to the Study of Fungi: their organography, classification, and distribution. For the use of collectors. / Cooke M. C. – Adam & Charles Black, London, 1895. – 360 p.
40. Шнырева А. В. Молекулярно-генетические подходы в систематике грибов: настоящее и будущее / Шнырева А. В., Шнырева А. А. // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы Всероссийской конференции с международным участием, Екатеринбург, 20–24 апреля 2015 г. – Екатеринбург: Издательство Уральского университета, 2015. – С. 290–291.
41. Фитопатогенные грибы (морфология и систематика): учеб. пособие / В. П. Сокирко, В. С. Горьковенко, М. И. Зазимко. – Краснодар: КубГАУ, 2014. – 178 с.
42. Kirk P. M. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th edition. CAB International. / Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. – [Электронный ресурс] Режим доступа: [https://books.google.ru/books/about/Ainsworth\\_Bisby\\_s\\_Dictionary\\_of\\_the\\_Fung.html?id=IFD4\\_VFRDdUC&redir\\_esc=y](https://books.google.ru/books/about/Ainsworth_Bisby_s_Dictionary_of_the_Fung.html?id=IFD4_VFRDdUC&redir_esc=y) (Дата обращения: 20.03.2022).
43. Pfister D. H. Discomycetes / Pfister D. H., Kimbrough J. W. // *Mycota VII (A).* – 2000. – P. 257–281.
44. Guarro J. Developments in Fungal Taxonomy / Guarro J., Gene J., Stchigel A. M. // *Clinical microbiology reviews.* – 1999. – P. 454–500.
45. Korf R. P. Can we really afford an International Code of Mycological Nomenclature / Korf R. P. // *Mycotaxon.* – 2009. – Vol. 110. – P. 505–507.
46. Vu D. Convolutional neural networks improve fungal classification. / Vu D., Groenewald M., Verkley G. // *Sci Rep.* – 2020. – 10. – 12628 [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69245-y> (Дата обращения: 01.09.2021)
47. Маслова Н. Современные исследования коэволюционных связей ископаемых растений и грибов: успехи, проблемы, перспективы / Маслова Н., Тобиас А., Кодрул Т. // Палеонтологический журнал. – 2021. [Электронный ресурс] Режим доступа: 10.31857/S0031031X21010086 (Дата обращения: 01.09.2021)

48. Стахеев А. А. Молекулярно-генетические методы в исследовании таксономии и специфической идентификации токсинпродуцирующих грибов рода *Fusarium*: успехи и проблемы / Стахеев А. А., Самохвалова Л. В., Рязанцев Д. Ю., Завриев С. К. // Сельхозбиология. – 2016. – №3. – С. 275–284.
49. Юрков А. П. Молекулярно-генетическая идентификация грибов арбускулярной микоризы / Юрков А. П., Крюков А. А., Горбунова А. О., Кожемяков А. П., Степанова Г. В., Мачс Э. М., Родионов А. В., Шишова М. Ф. // Экологическая генетика. – 2018. – №2. – С. 11–23. doi: 10.17816/ecogen16211-23

## THE CURRENT STATE OF KNOWLEDGE OF THE GROUP OF ORDERS OF DISCOMYCETES (PHYLUM ASCOMYCOTA)

*Filimonova D. A.<sup>1</sup>, Vorob'eva I. G.<sup>1,2</sup>*

<sup>1</sup>*Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russian Federation*

<sup>2</sup>*Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

*E-mail: darya.filimonova@gmail.com*

This paper presents the change of ideas about discomycetes from ancient times to the present, reflects the main research methods of this group of fungi, changing over time, and also assesses the existing problems in this field of research based on the available material. Discomycetes is a polyphyletic group of marsupial fungi that does not have a generally recognized taxonomic rank. Its representatives are found in almost all plant communities. They are not only destructors of plant residues, but also enhance the competitiveness of higher plants in the fight for minerals, dispose of animal waste products, act as an important component of soil formation, are an indispensable condition for the successful settlement of post-fire territories and contribute to the culling of weak plants, having a pathogenic effect. These fungi are widespread in all climatic zones and constitute an important functional link of ecosystems. Discomycetes are united by the structure of the fruit body in the form of apothecia. Representatives of this group of fungi are characterized by morphological, biological and ecological features. They can differ significantly in appearance (size, color, consistency, structure of the edge of the fruit body, habitat, structure of ascospores). According to their proximity to the substrate, they are divided into the following ecological groups: growing on forest litter, litter (humus-litter saprotrophs, or edaphophiles), directly on the soil (ground saprotrophs), on the remains of herbaceous plants (herbophiles, phyllophiles), on dead wood (lignophiles), on the soil of bonfires and fires (carbophiles), on animal droppings (coprophiles). Discomycetes of these ecological groups develop on an inanimate organic substrate, that is, they are saprotrophs. Along with other organisms, they actively participate in the process of decomposition of various plant residues and mineralization of organic matter in the soil. Despite the fact that in the recent times scientists are interested this group of fungi, the study of this group remains in a low level and is uneven around the globe. For most regions, data on the species composition of discomycetes are absent or are fragmentary and often not confirmed by herbarium material, or are largely outdated and in need of critical revision. Work on the conservation and restoration of

biological diversity, as well as on the introduction of this group of organisms into biotechnological processes, is impossible without an inventory and a detailed study of the spread of discomycetes in natural and anthropogenic communities. Currently, a thorough study of regional mycobiotes is becoming particularly relevant, which will allow an in-depth analysis of the functional role of discomycetes in natural ecosystems and the patterns of their distribution throughout the country in the future. The purpose of the work is to summarize the available information on the history of the study of fungi of the group of orders of Discomycetes and the current state of the issue based on the analysis of national and foreign literature. According to the literature, the history of studying representatives of the Discomycete group of orders has more than a thousand years, and there are references to individual organisms and attempts to classify them in the works of ancient scientists. In the XIX century, a mycological nomenclature was proposed, which served as a starting point for the modern classification of discomycetes. However, there was a problem of the lack of clearly defined diagnostic features that could serve as reliable criteria for the allocation of taxa of the specified polyphyletic group of fungi. In addition, there is currently no single open database of verified standard herbarium specimens of discomycetes species. With the advent of modern microscopic technology, data on the systematics of discomycetes were constantly updated. A significant contribution in recent decades has been made by the introduction of molecular genetic studies of discomycetes. At the present stage of development of mycological research, there has been some progress in the study of the biodiversity of discomycetes. Synonymy remains one of the main problems of classification of discomycetes, and modern scientists are working on its solution.

**Keywords:** discomycetes, systematics of discomycetes, biological diversity, history of the study of discomycetes.

#### References

1. Bogacheva A. V. Pezizales discomycetes of the Russian Far East, *The Bulletin of Irkutsk State University*, **5**, **4**, 135 (2012) (in Russian).
2. Bogacheva A. V. *Discomycetes of nature reserves of Primorsky Krai*, PhD thesis, 22 p. (Vladivostok, 1997) (in Russian).
3. Bogacheva A. V. Discomycetes as part of the plant communities of the reserves of Primorsky Krai, *Komarovsky readings*, **45**, 73 (1998) (in Russian).
4. Prokhorov V. P., Teplova L. P. *Spring and autumn discomycetes*, 32 (Cheboksary: Chuvash. publishing house, 1982) (in Russian).
5. Leontiev D. V., Akulov O. Yu. *General mycology: Textbook for higher educational institutions*, 206 (Kharkiv: "Osnova", 2007) (in Ukrainian).
6. *Research about plants*, Translation from Ancient Greek and notes by M. E. Sergeenko, 591 (M.: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1951) (In Russian)
7. Ramsbottom J. Some notes on the history of the classification of the Discomycetes, *Transactions of the British Mycological Society*, **4**, 382 (1912–1913).
8. *Natural history by Pliny, the Elder in ten volumes*, **V**, 543 (1938). Translated by W. H. S. Jones with A. C. Andrews. 1056 p. [Electronic resource] Access mode: <https://archive.org/details/naturalhistory05plinuoft> (Date of access: 20.03.2022)
9. Yakovlev V. *Domostroy. According to the manuscripts of the Imperial Public Library* (St. Petersburg: Edition of D. E. Kozhenchikov, 1867) [Electronic resource] Access mode <http://tvereparhia.ru/biblioteka-2/d/1759-domostroj> (Date of access: 20.03.2022)
10. Clusius C. *Rariorum plantarum historia*, **2**, (1601) [Electronic resource] Access mode: [http://plantillustrations.org/volume.php?id\\_volume=5371](http://plantillustrations.org/volume.php?id_volume=5371) (Date of access: 20.03.2022).

11. Sterbeeck F. van. *Theatrum fungorum oft het tooneel der campernoelien*, 396 (Belgium, 1675) [Electronic resource] Access mode: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/160697#page/470/mode/1up> (Date of access: 18.03.2022).
12. Dillenius J. J. *Catalogus plantarum sponte circa Gissam nascentium* (1719) [Electronic resource] Access mode: <https://bibdigital.rjb.csic.es/idurl/1/10875> (Date of access: 31.01.2022).
13. Linnaeus C. *Systema naturae per regna tria naturae:secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* (in Latin) (10th ed.). (Stockholm: Laurentius Salvius, 1758). [Electronic resource] Access mode: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/10277#page/3/mode/1up> (Date of access: 28.03.2021).
14. Micheli P. A. *Nova plantarum genera*, 234 (1729) [Electronic resource] Access mode: <https://bibdigital.rjb.csic.es/viewer/11953/?offset=#page=254&viewer=picture&o=bookmark&n=0&q=> (Дата обращения: 28.03.2021).
15. Cullen W. *Lectures on the materia medica* (1761) [Electronic resource] Access mode: <https://books.google.ru/books?id=GP01AQAAMAAJ> (Date of access: 31.03.2021).
16. Prokhorov V. P. *Identifier of mushrooms of Russia. Discomycetes, 1*, Coprotrophic species, 256 (Moscow: Association of Scientific Publications of the CMC, 2004). (in Russian)
17. Kimbrough J. W. Current Trends in the Classification of Discomycetes, *Botanical Review*, **36**, **2**, 91 (1970).
18. Smitskaya M. F. *Flora of mushrooms of Ukraine. Operculate discomycetes*, 294 (Kiev: Nauk. dumka, 1980) (in Russian)
19. Popov E. S. *Discomycetes of the North-West of the European part of Russia* (Leningrad, Novgorod, Pskov regions, St. Petersburg): PhD thesis, 22 (SPb, 2005). (in Russian).
20. Perevedentseva L. G. *Mycology: fungi and mushroom-like organisms: textbook*, 199 (Perm state university. Perm, 2009) (in Russian).
21. Ratviyr A. Discomycetes from Armenia and Azerbaijan, *Biological Journal of Armenia*, **XXI**, **8**, 3 (1968). (in Russian)
22. Sirko A. V. *Ascomycetes of the Urals and the patterns of their distribution*: PhD thesis, 27 (Sverdlovsk, 1971) (in Russian).
23. Naumov N. A. *Flora of mushrooms of the Leningrad region*, **2**, Discomycetes, 256 (M.; L.: Nauka, 1964) (in Russian).
24. *Flora of spore plants of Kazakhstan*, **9**, Discomycetes, ed. by S. R. Shvartsman, 328 (Alma-Ata: Nauka, 1976) (in Russian).
25. Prokhorov V. P. Discomycetes of the Altai State Reserve II. The order of Pezizales, *Mycology and phytopathology*, **33**, **6**, 376 (1996) (in Russian).
26. Prokhorov V. P., Anisimova O. V., Barsukova T. N. *Study of the species diversity of discomycetes of central Russia*, [Electronic resource] Access mode: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=750733> (Date of access: 06.09.2021). (in Russian)
27. Popov E. S., Kovalenko A. E., Gapienko O. S., etc. *Mycobiota of Belarusian-Valdai Lakeland*, 399 (Publishing House Limited Liability Company Partnership of Scientific Publications KMK (Moscow): 2013) (in Russian).
28. Popov E. S. *Discomycetes of the Peter the Great Botanical Garden*, Botany: history, theory, practice (to the 300th anniversary of the founding of the V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences): Proceedings of the International Scientific Conference, Ed. by D. V. Geltman, 166 (SPb.: Publishing House of ETU "LETI", 2014) (in Russian).
29. Filippova N. V. *Discomycetes from plant, leave and sphagnum litter in ombrotrophic bog (West Siberia)*, Environmental Dynamics and Global Climate Change, **3** (**1**), (2012) [Electronic resource] Access mode: <https://www.ugrasu.ru/upload/iblock/3a1/afhlhuy4oxz1w56ixi7kj81dqt4bfof.pdf> (Date of access: 06.03.2022). <https://doi.org/10.17816/edgcc311-20> (in Russian).
30. Filippova N. V. *Communities of the upper marshes of the middle taiga of Western Siberia*. PhD thesis. 143 (Novosibirsk, 2016) (in Russian).
31. Filippova N., Arefyev S., Zvyagina E., Kapitonov V., Makarova T., Mukhin V., Sedelnikova N., Stavishenko I., Shiryaev A., Tolpysheva T., Ryabitseva N., Paukov A. *Fungal literature records database of the Northern West Siberia* (Russia), Biodiversity Data Journal (2020). [Electronic resource] Access mode: <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e52963> (Date of access: 06.03.2022).

32. Bogacheva A. V. *Mushrooms. Discomycetes*, Flora of the Sikhote-Alinsky Biosphere Reserve: diversity, dynamics, monitoring, 67 (Vladivostok, 2000) (in Russian).
33. Bogacheva A. V. Additional information about mycobiota of discomycetes of Botchinsky State Nature Reserve (Khabarovsk Krai), *Mycology and Phytopathology*, **51**, **3**, 19 (2017) (in Russian).
34. Bogacheva A. V. New and interesting finds of discomycetes on the territory of the Khabarovsk Territory, *Biota and environment of protected areas*, **2**, 41 (2018) (in Russian).
35. Bogacheva A. V. Additional information about the mycobiota of discomycetes of the Ussuri Reserve, *Biota and environment of protected areas*, **3**, 65 (2019) (in Russian).
36. Persoon C. H. *Apud Henricum Dieterich. Synopsis methodica fungorum*, 706 (1801). [Electronic resource] Access mode: [https://books.google.ru/books/about/Synopsis\\_methodica\\_fungorum.html](https://books.google.ru/books/about/Synopsis_methodica_fungorum.html) (Date of access: 28.03.2021).
37. Fedosova A. G. *Family Geoglossaceae (Ascomycota) in Russia*: PhD thesis, 293 (St. Petersburg, 2019) (in Russian).
38. Zmitrovich I. V. *Identification of mushrooms of Russia. The Atelium and Amylocorticium families*, 288 (2008) (in Russian)
39. Cooke M. C. *Introduction to the Study of Fungi: their organography, classification, and distribution. For the use of collectors*, 360 (Adam & Charles Black, London, 1895).
40. Shnyreva A. V., Shnyreva A. A. *Molecular genetic approaches in the systematics of fungi: present and future*, Biodiversity and ecology of fungi and mushroom-like organisms of Northern Eurasia: proceedings of the All-Russian Conference with international participation, 290 (Yekaterinburg: Ural University Publishing House, 2015) (in Russian).
41. Sokirko V. P., Gorkovenko V. S., Zazimko M. I. *Phytopathogenic fungi (morphology and systematics): textbook*, 178 (Krasnodar: KubGAU, 2014) (in Russian).
42. Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th editon. CAB International*. [Electronic resource] Access mode: [https://books.google.ru/books/about/Ainsworth\\_Bisby\\_s\\_Dictionary\\_of\\_the\\_Fung.html?id=IFD4\\_VFRDdUC&redir\\_esc=y](https://books.google.ru/books/about/Ainsworth_Bisby_s_Dictionary_of_the_Fung.html?id=IFD4_VFRDdUC&redir_esc=y) (Date of access: 20.03.2022).
43. Pfister D. H., Kimbrough J. W. *Discomycetes*, Mycota VII (A), 257 (2000).
44. Guarro J., Gene' J., Stchigel A. M. Developments in Fungal Taxonomy, *Clinical microbiology reviews*, 454 (1999).
45. Korf R. P. Can we really afford an International Code of Mycological Nomenclature, *Mycotaxon*, **110**, 505 (2009).
46. Vu D., Groenewald M., Verkley G. Convolutional neural networks improve fungal classification, *Sci Rep.*, **10**, 12628 (2020) [Electronic resource] Access mode: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69245-y> (Date of access: 01.09.2021).
47. Maslova N., Tobias A., Kodrul T. Recent Studies of Co-Evolutionary Relationships of Fossil Plants and Fungi: Success, Problems, Prospects, *Paleontological Journal* (2021). [Electronic resource] Access mode: 10.1134/s0031030121010081 (Date of access: 01.09.2021) DOI: 10.1134/s0031030121010081
48. Staheev A. A., Samokhvalova L. V., Ryazantsev D. Yu., Zavriev S. K. Molecular genetic approaches for investigation of taxonomy and specific identification of toxin-producing *Fusarium* species: Achievements and problems (review), *Agricultural biology*, **3**, 275 (2016) (in Russian).
49. Yurkov A. P., Kryukov A. A., Gorbunova A. O., Kozhemyakov A. P., Stepanova G. V., Machs E. M., Rodionov A. V., Shishova M. F. Molecular genetic identification of arbuscular mycorrhizal fungi, *Ecological genetics*, **2**, 11 (2018) doi: 10.17816/ecogen16211-23 (in Russian).