

УДК [374.1+577.21]:582.284(470.5)

РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ НАСТОЯЩЕГО ТРУТОВИКА НА УРАЛЕ

© 2022 г. Е. В. Жуйкова^{а, *}, В. А. Мухин^{а, б}

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бИнститут естественных наук и математики, Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Россия 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

*e-mail: e.zhuykova@list.ru

Поступила в редакцию 10.03.2022 г.

После доработки 05.05.2022 г.

Принята к публикации 07.05.2022 г.

Филогенетический анализ внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) рибосомальной ДНК, выделенной из 51 базидиокарпа настоящего трутовика, показывает, что на Урале и в Северном Казахстане данный вид ксилотрофных грибов – комплексный, состоящий из двух криптических филогенетических линий (А и В), представленных сублиниями А2 и В2. Их ареалы перекрываются и охватывают Южный, Средний и Северный Урал, а также Северный Казахстан, но А2 чаще встречается на Северном и Среднем Урале, а В2 – на Южном Урале и в Северном Казахстане. Их симпатрия основывается на трофической специализации: представители сублинии А2 встречаются на *Alnus*, *Betula*, *Prunus*, *Salix*, *Sorbus*, а В2 – на *Acer*, *Populus*, *Salix*, *Tilia*. Для первых основным субстратом является *Betula*, а для вторых – *Populus*. По ITS региону рДНК сублиния А2 соответствует *Fomes fomentarius* sensu stricto, а В2 – *Fomes inzegae* (Ces. & De Not.) Cooke, двум симпатрическим криптическим видам, описанным в Европе. По уровню нуклеотидной дивергенции *F. fomentarius* s. s. и *F. inzegae* в равной степени удалены от *F. fasciatus* (Sw.) Cooke (6.26 и 7.05% соответственно), но уровень дивергенции между ними (1.48%) не превышает среднего уровня внутривидовой ITS изменчивости базидиальных грибов. Скорее всего, их следует рассматривать как криптические симпатрические инфравидовые филогенетические линии *Fomes fomentarius* sensu lato подвидового ранга.

Ключевые слова: *Fomes fomentarius*, *Fomes inzegae*, ITS, криптические виды, настоящий трутовик, субстратная специализация, Урал, филогенетические линии

DOI: 10.31857/S0367059722050110

Настоящий трутовик – *Fomes fomentarius* sensu lato (Polyporaceae, Agaricomycetes) – один из широко распространенных в Евразии, в том числе и на Урале, видов ксилотрофных грибов [1–6]. Данная группа организмов определяет многие аспекты процессов разложения древесных остатков, в том числе и такой их параметр, как углеродный газообмен, уступающий по объему эмиссии CO₂ только почвенному дыханию [7]. Это объясняет наблюдаемый в настоящее время интерес к изучению экологии древесного дебриса и ксилотрофных грибов [8]. Большой интерес *F. fomentarius* s. l. представляет и для биотехнологии [9–15], но его использование затрудняет неопределенность популяционной структуры и границ как биологического вида [14, 16].

Как и большинство других видов трутовых грибов, *F. fomentarius* s. l. описан по морфологическим и анатомическим признакам базидиокарпов и рассматривается как морфологически гомогенный, или мономорфный вид [1–3, 5, 17, 18]. Од-

нако на генетическом уровне настоящий трутовик не является однородным, и, например, в Европе на основе вариативности последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) рибосомальной ДНК обнаружены два генотипа (А и В), которые рассматривают как два симпатрических криптических вида [19, 20]. J. Garer et al. [14] рассматривают их как филогенетические линии (lineages), из которых одна (А) имеет две сублинии (А1 и А2), встречающиеся в Северной Америке и Европе соответственно. Линия В, как нами было показано ранее [15], также имеет две сублинии: одна в Азии (В1), а вторая – в Европе (В2). U. Peintner et al. [16] идентифицировали две филогенетические линии в Европе как два криптических симпатрических вида: *F. fomentarius* sensu stricto (s. s.) и *F. inzegae* (Ces. & De Not.) Cooke.

Для более полного изучения разнообразия филогенетических линий *F. fomentarius* s. l. и их экологических особенностей необходимо расширение географии исследований, и прежде всего за

счет азиатской части России (Урал, Сибирь, Дальний Восток), где находится один из трех (азиатский, европейский и североамериканский) крупных участков его обширного ареала. Цель настоящей работы – анализ разнообразия, распространения и экологических особенностей филогенетических линий настоящего трутовика на Урале – границе европейского и азиатского субконтинентов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Районы исследования

Биоматериалом для молекулярно-генетического анализа послужили базидиокарпы настоящего трутовика, коллекция которых была собрана в ходе полевых работ с 2001 г. по 2020 г. на Южном, Среднем и Северном Урале, а также в Костанайской области Казахстана. Протяженность эколого-генетического профиля с севера на юг составила около 1000 км. Базидиокарпы собирали случайным образом в ходе маршрутных учетов по одному с каждого субстрата в разных локалитетах, расстояние между субстратами составляло не менее 100 м. В общей сложности для филогенетического анализа был отобран 51 базидиокарп, их видовая диагностика выполнена с использованием традиционных микологических методов [3]. Подробная информация об образцах представлена в базе данных GBIF [21], а их коллекция находится в гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

Выделение ДНК и ПЦР амплификация

Работы по выделению ДНК и ПЦР с визуализацией выполнены в лаборатории молекулярных исследований растений и грибов Института естественных наук и математики Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина (г. Екатеринбург, Россия). Источником ДНК были как непосредственно собранные в полевых условиях базидиокарпы настоящего трутовика (32 шт.), так и полученные из них чистые дикариотические культуры (19 шт.) на сусло-агаре.

Выделение ДНК осуществляли с помощью набора для выделения ДНК из растительной ткани (diaGene, Россия) с разведением ДНК в 100 μ L деионизированной воды. Два праймера: ITS1F и ITS4b [22], были использованы для амплификации внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) рибосомальной ДНК в полимеразной цепной реакции. ПЦР проводили с помощью C1000 Touch Amplifier (Bio-Rad Laboratories, США) в 25 μ L реакционной смеси, содержащей буферный раствор с 2.5 мМ MgCl₂, 0.2 мМ dNTP, 0.1 мкМ каждого праймера, 0.08 ед./мкл Taq ДНК-

полимеразы (ЗАО “Евроген”, Россия) и 5 мкл раствора ДНК.

Программа ПЦР включала предденатурацию 95°C – 5 мин, 35 циклов денатурации при 95°C – 30 с, отжига праймеров при 55°C – 45 с, элонгации при 72°C – 45 с, и финальную элонгацию при 72°C – 10 мин. Результаты ПЦР детектировали визуально в 1.2%-ном агарозном TBE геле с окраской бромистым этидием. Длину фрагментов сверяли относительно маркера длин ДНК 100+ bp DNA Ladder (ЗАО “Евроген”, Россия) с помощью системы гель-документирования Gel Doc XR+ Gel (Bio-Rad Laboratories, США).

Ферментативная очистка или очистка электрофорезом в агарозном геле ПЦР-продуктов, а также секвенирование как в прямом, так и обратном направлениях выполнены ООО “Синтол” (Москва, Россия). Обработка первичных данных секвенирования проведена с использованием программ Sequencing Analysis Software v. 5.3.1 (Applied Biosystems, США), Finch TV v. 1.4.0 (Geopriza, Inc.) и MEGA v. 7.0.18 [23]. Идентификация полученных последовательностей проведена по результатам поиска схожих в базе данных GenBank с помощью алгоритма Blast (blast.ncbi.nlm.nih.gov). Полученные в ходе исследования оригинальные последовательности депонированы в базу данных GenBank (ncbi.nlm.nih.gov/genbank).

Филогенетический анализ

Для филогенетического анализа были подготовлены два набора референсных последовательностей. Первый был сформирован на основе данных U. Peintner et al. [16]. Он включал последовательности *F. fomentarius* s. s. (EF155495, GU062198, HQ189534, KM360127, MK295658), *F. fomentarius* II (HM584810, JX126886, JX183719, JX183720, KC505546), *Fomes* sp. Asia (DQ513402, EU273503, JX290073, KJ668550, MH114657), *Fomes* sp. Iran (MK050587) и *F. inzengae* (AY849306, AM981233, FN539045, GQ184604, MG719676, MK184456, MK184458). Второй набор включал последовательности линии A2 (GQ184603, JF927720, KM360128, KM396269) и B (FN539043, GQ184600, HQ189535, JX910366), описанные J. Gaper et al. [14]. В качестве референсных были использованы и последовательности, описанные нами ранее: сиквенсы сублиний A2 (MF563971, MF563973, MF563977, MF563978) и B2 (MF563981, MF563984, MF563985) [15]. Все последовательности (38) были взяты из базы данных GenBank (ncbi.nlm.nih.gov/genbank) в соответствии с их номерами. Оригинальные последовательности были добавлены к референсным и выравнены с помощью алгоритма Muscle с ручной проверкой результатов. В качестве внешней группы для всех построений использована одна последовательность *Fomes fasciatus* (Sw.) Cooke JX126900.

Филогенетические деревья были построены методом максимального правдоподобия, основанного на модели Hasegawa-Kishino-Yano [24]. Все позиции с охватом сайта менее 90% были исключены, в окончательном наборе было 520 нуклеотидов. Бутстрэп анализ (500 повторений) проводился с помощью алгоритма Subtree-Pruning-Regrafting уровня 5, исходное дерево было получено автоматически методом максимальной экономии. Деревья нарисованы в масштабе с длинами ветвей, измеряющимися количеством нуклеотидных замен на сайт; значения бутстрэп больше 60 указаны рядом с узлами. Описание каждой последовательности содержит GenBank accession number, страну или физико-географический район происхождения образца, а также субстрат. Эволюционный анализ проводился в MEGA7 [23].

База данных для расчета полиморфизма ДНК включала 51 последовательность, полученную в настоящем исследовании, и 5 последовательностей *F. fasciatus* (JX126900, JX126901, JX126906, JX126907, JX126908) [16]. Выравнивание было проведено алгоритмом Muscle с ручной проверкой результатов. Полиморфные позиции в невариабельных во всей выборке сайтах трактовались в пользу сохранения гомогенности. При наличии в выборке однозначных замен в рассматриваемой позиции хотя бы у одной последовательности полиморфизм не учитывался. Расчет количества однонуклеотидных замен в попарных сравнениях последовательностей отдельных линий и нуклеотидной дивергенции (D_{xy}) проводился при помощи программы DnaSP v. 6.12 [25].

Статистический анализ

Оценка географического распространения филогенетических линий была проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа с использованием широты в качестве фактора. Статистический анализ субстратной приуроченности проведен с использованием критерия χ^2 с поправкой Йейтса. Все расчеты выполнены в статистическом пакете Statistica 8.0 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как показывает филогенетический анализ последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК, базидиокарпы *F. fomentarius* s. l. с Северного, Среднего и Южного Урала, а также из Северного Казахстана относятся к филогенетическим сублиниям A2 и B2. Большая часть изолятов (34) образует гомогенный кластер с референсными изолятами сублинии A2, меньшая (17) — сублинии B2 (рис. 1, 2). Данные кластеры включают не только референсные для сублиний A2 и B2, но и для *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* последовательности соответственно.

Поэтому сублинию A2 можно соотнести с *F. fomentarius* s. s., а B2 — с *F. inzengae*.

Однозначные нуклеотидные замены между последовательностями в пределах каждой из филогенетических сублиний отсутствуют, но между собой сублинии отличаются нуклеотидными заменами в 8 позициях, и соответственно их нуклеотидная дивергенция составляет 8 пар оснований ($D_{xy} = 0.01486$, или 1.49%). Между сублиниями и *F. fasciatus* нуклеотидная дивергенция в 4–5 раз выше: *F. fomentarius* s. s. — в среднем 33 п. о. ($D_{xy} = 0.06255$, или 6.26%), а *F. inzengae* — в среднем 38 п. о. ($D_{xy} = 0.07046$, или 7.05%).

Грибы обоих филогенетических сублиний встречаются одновременно на Среднем, Южном Урале и в Северном Казахстане (см. рис. 1, 2). Большая часть образцов, идентифицируемых как *F. fomentarius* s. s., были собраны на Северном и Среднем Урале (30 находок из 34), а идентифицируемых как *F. inzengae* — на Южном Урале и в Северном Казахстане (12 находок из 17). Значимость указанных различий географического распределения филогенетических линий подтверждают результаты однофакторного дисперсионного анализа: $F_{(2, 48)} = 13.163$, $p = 0.00003$.

Грибы сублинии *F. fomentarius* s. s. обнаружены на древесных остатках *Alnus*, *Betula*, *Prunus*, *Salix*, *Sorbus*, а *F. inzengae* — *Acer*, *Populus*, *Salix*, *Tilia*. Общим для них субстратом является лишь *Salix*. Основная часть образцов базидиокарпов сублинии *F. fomentarius* s. s. (29 из 34) были собраны на древесных остатках *Betula*, тогда как сублинии *F. inzengae* — на древесных остатках *Populus* (12 из 17). Более того, грибы сублинии *F. fomentarius* s. s. не были найдены на *Populus*, а *F. inzengae* — на *Betula*. Указанные особенности субстратного распределения грибов филогенетических линий статистически значимы: $\chi^2 = 36.31$, $p = 0.0000$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На Урале *F. fomentarius* s. l. — комплексный вид, состоящий из двух описанных для Европы филогенетических линий A и B, представленных в регионе сублиниями A2 и B2. Первая из них как широко распространенный вариант линии A встречается в Европе, Азии, Северной Америке [14, 19, 20]. Сублиния B2, ассоциируемая с европейским субконтинентом, по имеющимся на настоящий момент времени данным прослеживается до Урала [15].

На уровне ITS последовательностей рибосомальной ДНК сублиния A2 соответствует *F. fomentarius* s. s., а B2 — *F. inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke, являющимися, по мнению U. Peintner et al. [16], двумя криптическими симпатрическими видами. По морфологическим признакам базидиокарпы *F. inzengae* отличаются лишь более мелки-

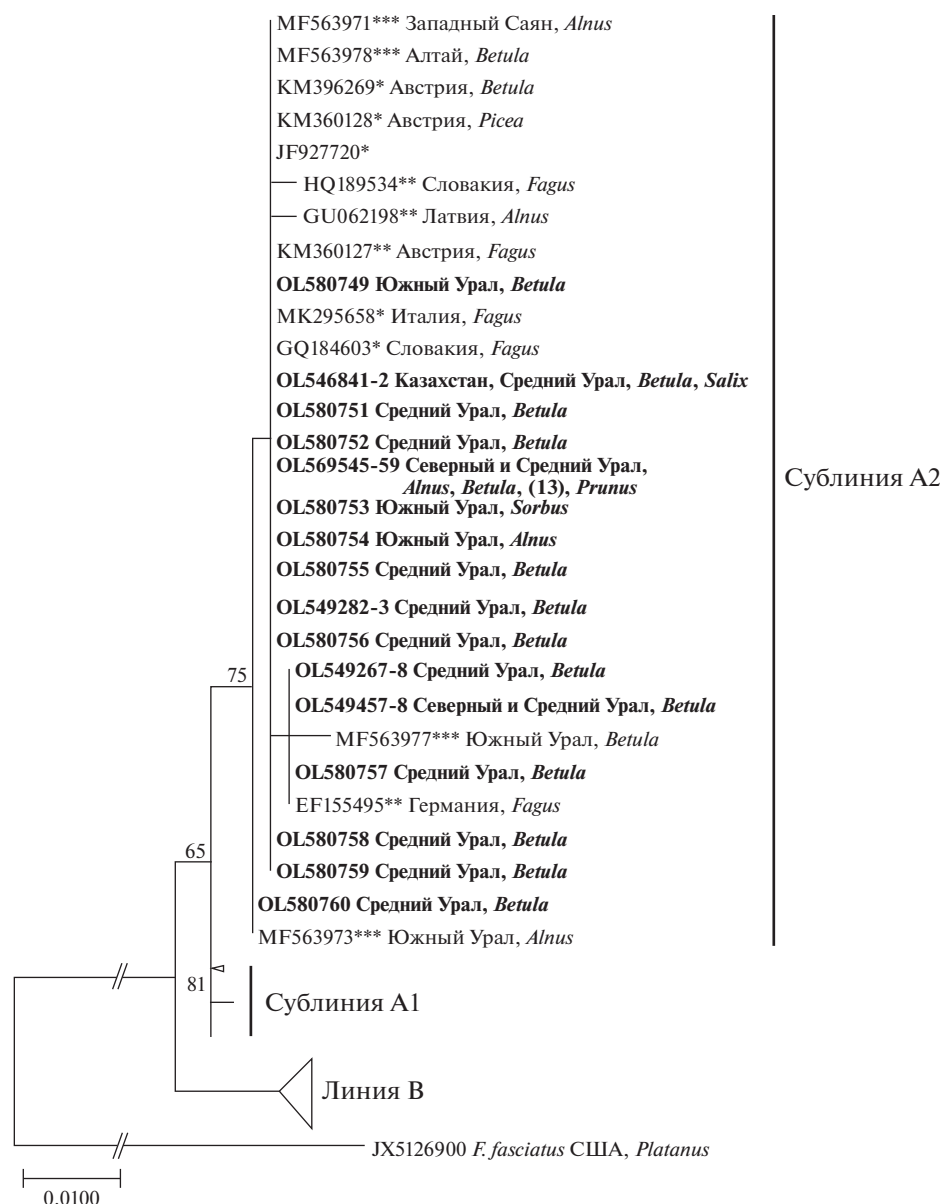


Рис. 1. Филогенетическое дерево изолятов *F. fomentarius* s. l. сублинии А2 или *F. fomenarius* s. s.: * — референсные последовательности Garer et al. [14]; ** — референсные последовательности Peintner et al. [16]; *** — референсные последовательности Mukhin et al. [15].

ми, чем у *F. fomentarius* s. s., порами гименофора и соответственно большим их количеством на единицу площади [16]. При почти полном отсутствии морфологических различий они заметно отличаются по географическому распространению: U. Peintner et al. [16] характеризуют *F. inzengae* как средиземноморский, а *F. fomentarius* s. s. как северный вид. Грибы филогенетической линии *F. fomentarius* s. s. встречаются на древесных остатках *Fagus* и *Betula*, реже *Alnus*, *Quercus*, *Populus*, *Acer*, *Picea*, а *F. inzengae* — на *Quercus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Platanus*, *Populus*, в виде исключения — на *Abies* и *Cerasium* [16, 26].

На Урале *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* также существенно различаются по субстратным спектрам и трофическим предпочтениям. Субстратный спектр первого включает *Alnus*, *Betula*, *Prunus*, *Salix*, *Sorbus*, а *F. inzengae* — *Acer*, *Populus*, *Tilia*, *Salix*. Как и в Европе, общим для них субстратом служит лишь *Salix*. Для *F. fomentarius* s. s. основным и специфическим субстратом является *Betula*, а для *F. inzengae* — *Populus*. По мнению К. Náplavová et al. [27], южная граница распространения филогенетической линии А2 в Европе, диагностируемая нами как *F. fomentarius* s. s., определяется южной границей ареала *Betula pen-*

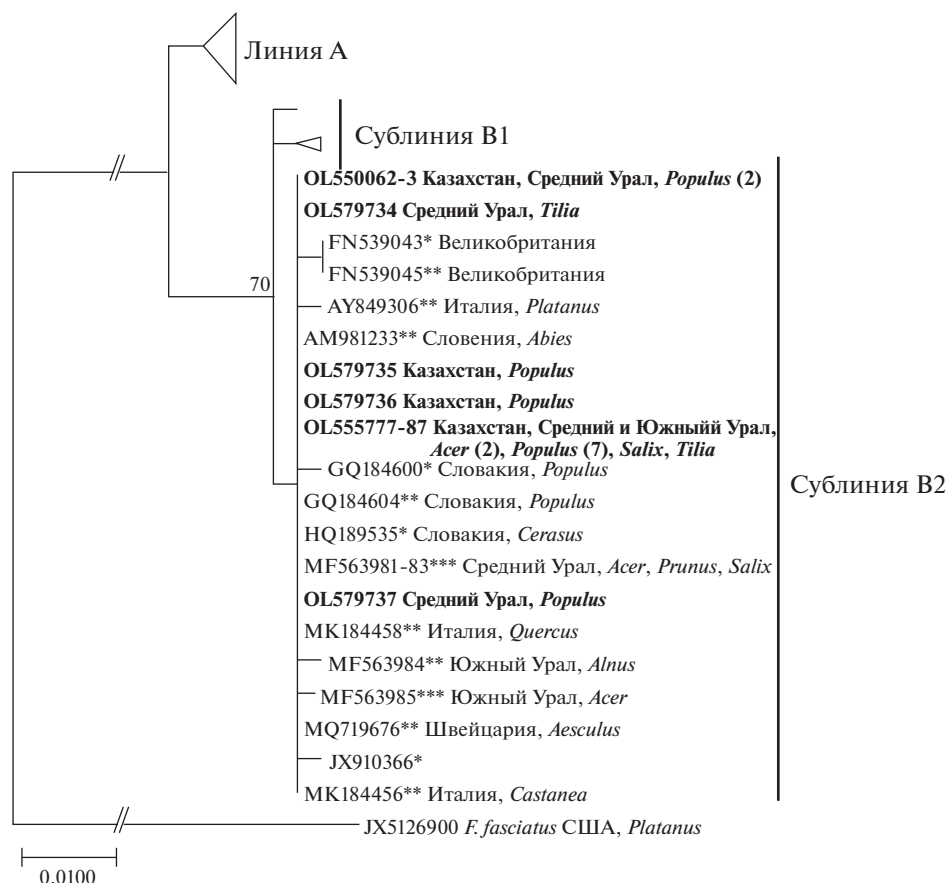


Рис. 2. Филогенетическое дерево изолятов *F. fomentarius* s. l. сублинии В2 или *F. inzengae*: * – референсные последовательности Gaper et al. [14]; ** – референсные последовательности Peintner et al. [16]; *** – референсные последовательности Mukhin et al. [15].

dula. Следует также отметить, что *F. inzengae* был впервые описан по базидиокарпам с *Populus nigra* [16].

Дифференцированное отношение *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* по отношению к различным видам древесных остатков лежит в основе их симпатрии. Обе филогенетические линии встречаются на Среднем и Южном Урале, в Северном Казахстане, но, если судить по количеству секвенированных базидиокарпов, *F. fomentarius* s. s. чаще встречается на Северном и Среднем Урале, а *F. inzengae* – на Южном Урале и в Северном Казахстане. Подобное распределение соответствует их распространению в Европе, где *F. inzengae* также более южный по отношению к *F. fomentarius* s. s. вид.

Как было отмечено выше, филогенетические линии *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* рассматриваются как криптические, симпатрические виды [16]. Однако наши данные позволяют в этом усомниться. Во-первых, различия между *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* (8 п. о.; 1.48%) не превышают средний для ITS региона уровень внутривидовой

изменчивости у базидиальных грибов – 3.33% [28]. Во-вторых, различия между ними ниже видового уровня, показателем которого, на наш взгляд, может служить их нуклеотидная дивергенция с *F. fasciatus*: в среднем 33 п. о., 6.23% с *F. fomentarius* s. s. и 38 п. о., 7.04% с *F. inzengae*. Аналогичные данные приводят Р. Dresch et al. [29] и U. Peintner et al. [16] – нуклеотидная дивергенция между *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* составляет 9–18 п. о., а между ними и *F. fasciatus* – 41–62 п. о.

Мы считаем, что *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* необходимо рассматривать не как виды, а как филогенетические линии инфравидового уровня. Этот подход соответствует традиционным взглядам на *F. inzengae*, как на морфологическую форму *F. fomentarius* s. l. [1, 17, 18, 30, 31]. Однако, учитывая генетическую, географическую и экологическую обособленности *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae*, их таксономический ранг, скорее всего, соответствует подвиду – таксону, объединяющему географически и экологически обособленные группы популяций одного вида [32]: в нашем случае *Fomes fomentarius sensu lato*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Урале настоящий трутовик не является генетически гомогенным и состоит из двух симпатрических криптических филогенетических линий, идентифицируемых по ITS рДНК как *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae*. По своим генетическим, географическим и экологическим характеристикам они не отличаются принципиально от аналогичных филогенетических линий в Европе. Представители линии *F. fomentarius* s. s. преимущественно встречаются на Северном и Среднем Урале, а *F. inzengae* — на Южном Урале и в Северном Казахстане. Грибы линии *F. fomentarius* s. s. в основном встречаются на *Betula*, а *F. inzengae* — на *Populus*, и это лежит в основе их симпатрии в районах совместного обитания. Уровень филогенетической дивергенции *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* соответствует внутривидовому уровню, и, скорее всего, их надо рассматривать как криптические и симпатрические подвиды настоящего трутовика.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 20-34-90054), РФФИ и Правительства Свердловской области (проект № 20-44-660012), РНФ (проект № 22-24-00970) и Гос. соглашения ИЭРиЖ УрО РАН (122021000092-9). Авторы выражают благодарность В.Л. Семерикову и С.А. Семериковой за помощь при обработке данных.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бондарцев А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
2. Jülich W. Deutschlands Kryptogamenflora. Bd. IIb/1. Basidiomyceten. 1. Teil. Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze/. Jena: VEB Gustav Fisher Verlag, 1984. 626 s.
3. Ryvarden L., Gilbertson R.L. European Polypores. Part 1 (Abortiporus-Lindtneria). Oslo, Norway: Fungiflora, 1993. 387 p.
4. Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1993. 231 с.
5. Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2: Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с поробразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
6. Aphyllophoroid fungi of Sverdlovsk region, Russia: biodiversity, distribution and the IUCN threat categories / A.G. Shiryaev, H. Kotiranta, V.A. Mukhin et al. Ekaterinburg: Goshchitskiy Publisher, 2009. 304 p.
7. Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А. и др. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
8. Mukhin V.A., Diyarova D.K., Ginarskiy M.L., Zamolodchikov D.G. Carbon and Oxygen Gas Exchange in Woody Debris: the Process and Climate-Related Drivers // Forests. 2021. V. 12. № 9. P. 1156–1171. <https://doi.org/10.3390/f12091156>
9. Peintner U., Pöder R., Pümpel T. The Iceman’s fungi // Mycological Research. 1998. V. 102. P. 1153–1162. <https://doi.org/10.1017/s0953756298006546>
10. Pöder R., Peintner U. Laxatives and the ice man // The Lancet. 1999. V. 353. P. 926–926. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(05\)75032-7](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(05)75032-7)
11. Peintner U., Pöder R. Ethnomycological remarks on the Iceman’s fungi // The Iceman and His Natural Environment / Eds. Bortenschlager S., Oeggel K. Vienna: Springer, 2000. P. 143–150.
12. Roussel B., Rapior S., Masson C., Boutié P. Fomes fomentarius (L.: Fr.) Fr.: un champignon aux multiples usages // Cryptogamie Mycologie. 2002. V. 23. P. 349–366.
13. Grienke U., Zöll M., Peintner U., Rollinger J.M. European medicinal polypores — a modern view on traditional uses // Journal of Ethnopharmacology. 2014. V. 154. P. 564–583. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2014.04.030>
14. Gáper J., Gáperova S., Pristas P., Naplavova K. Medicinal value and taxonomy of the tinder polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes): a review // Int. J. Med. Mushrooms. 2016. V. 18. № 10. P. 851–859. <https://doi.org/10.1615/intjmedmushrooms.v18.i10.10>
15. Mukhin V.A., Zhuykova E.V., Badalyan S.M. Genetic variability of the medicinal tinder bracket polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes), from the Asian Part of Russia // Int. J. Med. Mushrooms. 2018. V. 20. № 6. P. 561–568. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2018026278>
16. Peintner U., Kuhnert-Finkernagel R., Wille V. et al. How to resolve cryptic species of polypores: an example in *Fomes* // IMA Fungus. 2019. V. 10. № 17. P. 1–21. <https://doi.org/10.1186/s43008-019-0016-4>
17. Gilbertson R.L., Ryvarden L. North American Polypores. V. 1: Abortiporus-Lindtneria. Oslo, Norway: Fungiflora, 1986. 433 p.
18. Lécuru C., Courtecuisse R., Moreau P.-A. Nomenclatural novelties // Index Fungorum. 2019. V. 384. P. 1–2.
19. Judova J., Dubikova K., Gáperova S. et al. The occurrence and rapid discrimination of *Fomes fomentarius* genotypes by ITS-RFLP analysis // Fungal Biol. 2012. V. 116. P. 155–160. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.10.010>
20. Pristas P., Gáperova S., Gáper J., Judova J. Genetic variability in *Fomes fomentarius* reconfirmed by translation elongation factor 1- α DNA sequences and 25S LSU rRNA sequences // Biologia. 2013. V. 68. № 5. P. 816–820. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0228-9>
21. Zhuykova E., Mukhin V. *Fomes fomentarius* in the Urals and adjacent territories from the Institute of Plant and

- Animal Ecology herbaria. Version 1.2. Institute of Plant and Animal Ecology (IPAE). Occurrence dataset. 2021. <https://doi.org/> accessed via GBIF.org on 2022-02-22 <https://doi.org/10.15468/xnqzar>
22. Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts // *Mol. Ecol.* 1993. V. 2. P. 113–118. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1993.tb00005.x>
 23. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // *Mol. Biol. Evol.* 2016. V. 33. P. 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
 24. Hasegawa M., Kishino H., Yano T. Dating the human–ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA // *J. of Mol. Evol.* 1985. V. 22. P. 160–174. <https://doi.org/10.1007/BF02101694>
 25. Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C. et al. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets // *Mol. Biol. Evol.* 2017. V. 34. P. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
 26. Garrido-Benavent I., Velasco-Santos J.M., Pérez-De-Gregorio M.Á. et al. *Fomes inzegae* (Ces. & De Not.) Cooke in the Iberian Peninsula // *Butll. Soc. Micol. Valenciana*. 2020. V. 24. P. 151–170.
 27. Náplavová K., Gáper J., Gáperová S. et al. Genetic and plant host differences of *Fomes fomentarius* in selected parts of Southern Europe // *Plant Biosystems*. 2020. V. 154. № 1. P. 125–127. <https://doi.org/10.1080/11263504.2019.1701129>
 28. Nilsson R.H., Kristiansson E., Ryberg M. et al. Intraspecific ITS Variability in the Kingdom Fungi as Expressed in the International Sequence Databases and Its Implications for Molecular Species Identification // *Evolutionary Bioinformatics*. 2008. V. 4. P. 193–201. <https://doi.org/10.4137/EBO.S653>
 29. Dresch P., D’Aguanno M., Rosam K. et al. Fungal Strain Matters: Colony Growth and Bioactivity of the European Medicinal Polypores *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola* and *Piptoporus betulinus* // *AMB Express*. 2015. V. 5. № 4. P. 1–14. <https://doi.org/10.1186/s13568-014-0093-0>
 30. Donk M.A. Revision der Netherländischen Homobasidiomyceteae-Aphylophoraceae II // *Mededeelingen van het botanisch Museum en Herbarium van de Rijks Universiteit te Utrecht*. 1933. V. 9. 279 p.
 31. Pilát A. Atlas des Champignons de l’Europe. T. III. Polyporaceae. Praha, 1941. P. 344–348.
 32. Биологический энциклопедический словарь / Ред. Гиляров М.С., Баев А.А., Винберг Г.Г. и др. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.