

ВИДОВОЕ И ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГРИБОВ РОДА *BEAUVERIA* В БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСАХ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© 2020 г. И. А. Казарцев^{1,2,*}, Г. Р. Леднев^{1,**}, М. В. Левченко^{1,***}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Санкт-Петербург, Россия

² Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, 194021 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: kazartsev@inbox.ru

**e-mail: georgijled@mail.ru

***e-mail: maxlevch@mail.ru

Поступила в редакцию 16.11.2019 г.

После доработки 30.11.2019 г.

Принята к публикации 20.12.2019 г.

Установлена видовая и внутривидовая структура грибов рода *Beauveria*, изолированных из насекомых бореальных лесов Северо-Запада России. Доминирующим в исследуемой выборке оказался вид *Beauveria pseudobassiana*, встречаемость которого составила 75% (из 60 выделенных культур). Также были обнаружены виды *B. bassiana* и *B. caledonica*, встречаемость которых составила 13.3 и 11.7%, соответственно. *B. caledonica* считался редким видом в России: до сих пор были опубликованы сведения только об одной находке этого гриба в Московской обл. Молекулярно-генетический анализ по локусам *tef1α* и *Bloc* позволил выделить новую обширную кладу в структуре вида *B. pseudobassiana*, гаплотипы которой ранее в электронных базах нуклеотидных последовательностей не публиковались. Все другие клады обнаруженных видов имеют широкое распространение.

Ключевые слова: короеды, ксилофильные насекомые, энтомопатогенные грибы, *Beauveria*, *Scolytinae*

DOI: 10.31857/S002636482003006X

ВВЕДЕНИЕ

Род *Beauveria* Vuill., 1912 (*Ascomycota*, *Hypocreales*) в нынешнем понимании объединил сумчатые плеоморфные грибы из семейства *Cordycipitaceae*, встречающиеся в природе в анаморфной (их подавляющее большинство) и телеоморфной стадиях и имеющие молекулярно-генетическую общность. Являясь в подавляющем большинстве патогенами членистоногих, эти грибы представляют огромный интерес для изучения взаимоотношений в системе “паразит–хозяин”, а также в качестве продуцентов биоинсектицидов для контроля численности вредителей (Mascarin, Jaronski, 2016).

История изучения энтомопатогенных грибов началась в первой половине XIX в. с исследования причины массовой гибели гусениц тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) на шелководческих фермах Италии и Франции. Первоначально считалось, что эта болезнь, получившая тогда название “белая мускардина” (*blanc muscardine*, другие названия: *mark disease*, *mal del segno*, *calcinaccio*, *capnellino*), может являться следствием метеорологических явлений или нарушением технологии массового разведения насекомых (Steinhaus, 1949). Но после многолетних исследований итальянский

энтомолог А. Bassi установил, что она имеет инфекционный характер, а возбудителем является микроскопический гриб (Bassi, 1835). Впоследствии G. Balsamo-Crivelli отнес его к роду *Botrytis* (Balsamo-Crivelli, 1835) и увековечил имя Bassi, присвоив патогену видовой эпитет *bassiana*. В 1912 г. P. Vuillemin описал род *Beauveria*, названный в честь французского ботаника и миколога J. Beauverie, который ранее указал на общие морфологические черты группы, что, в конце концов, повлияло на выделение ее в отдельный таксон родового ранга (*Beauverie*, 1911; Vuillemin, 1912). Таким образом, вышеуказанный вид, став типовым, получил название *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., которое и поныне является валидным (Keller et al., 2017; Index Fungorum, 2019).

Еще с первой половины XIX в. до середины XX в. в разных точках мира было найдено и описано немало видов, первоначально относившихся к родам *Clavaria*, *Botrytis*, *Sporotrichum*, *Isaria*, *Tritirachium* и др., которые впоследствии были перемещены в род *Beauveria* (MacLeod, 1954). Часть видов, напротив, была из этого рода обоснованно перемещена в другие таксоны. De Hoog (1972) сократил этот род до трех видов, оставив в нем *B. bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., *B. brongniartii* (Sacc.) Petch и *B. alba* (Limber) Sacc [теперь *Parengyodon-*

tium album (Limber) C.C. Tsang et al.] (Index Fungorum, 2019). Впоследствии число видов в роде пополнилось как по причине переноса в него грибов из других родов, так и в результате описания новых видов. Так, в него вошли виды *B. vermiconia* de Hoog et Rao, *B. felina* (DC.) Fr., *B. amorphia* (Höhn.) Samson et Evans, *B. velata* Samson et Evans, *B. caledonica* Bissett et Widden, и др. (Index Fungorum, 2019).

В связи с интенсивным развитием молекулярно-генетических методов анализа, современная систематика рода *Beauveria* претерпела еще более значительные изменения. Было показано, что основные филогенетические маркеры, такие как ITS (internal transcribed spacers) и ген *EF1 α* (elongation factor 1- α) не обладают достаточной разрешающей способностью для изучения этой группы грибов. Наиболее эффективным маркером, позволившим установить филогенетическую структуру рода, считается сильно вариабельный ядерный межгенный участок *Bloc* (locus B). Его использование позволило выявить в составе *B. bassiana* sensu lato криптические виды *B. pseudobassiana* S.A. Rehner et Humber, *B. kipukae* S.A. Rehner et Humber, *B. varroae* S.A. Rehner et Humber, а также выявить две сестринские линии (*B. asiatica* S.A. Rehner et Humber и *B. australis* S.A. Rehner et Humber) внутри видового комплекса *B. brongniartii* (Rehner et al., 2011). На тот момент это значительно пополнило список видов *Beauveria*, а впоследствии сведения о видовом разнообразии этого рода расширялись год от года (Zhang et al., 2012; Robène-Soustrade et al., 2015; Chen et al., 2017; Chen et al., 2018; Bustamante et al., 2019). Кроме того, теперь на основании молекулярно-генетических исследований в состав рода *Beauveria* вошло по меньшей мере 8 близкородственных телеоморфных видов (*Cordyceps* s.str.) (Sanjuan et al., 2014; Ariyawansa et al., 2015; Kepler et al., 2017)

В сравнении с мировыми данными сведения о распространенности грибов рода *Beauveria*, а также их видовом и внутривидовом разнообразии на территории России более чем скромны. Из ранних свидетельств о находках *B. bassiana* s.l. в Северо-Западном регионе следует отметить пораженных микозом гусениц капустной белянки (*Pieris brassicae*), собранных в г. Петрограде в 1920 г., образцы которых хранятся в гербарии лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР (образец LEP 79594). Есть также упоминание о находке этого гриба М.Н. Римским-Корсаковым в 1923 г. на ложногусенице обыкновенного соснового пилильщика (*Diprion pini*) в окрестностях нынешнего Санкт-Петербургского Лесотехнического университета им. С.М. Кирова (LEP 87200). Позже А.А. Evlakhova (1974) отмечала широкую распространенность *Beauveria bassiana* s.l. от Прибалтики до Сахалина и от Кольского п-ова до Закавказья. Совсем недавно изолят гриба был выделен из има-

го жука-долгоносика с Большого Соловецкого острова в Белом море (Borisov et al., 2018).

В старых публикациях отечественных авторов упоминаются и другие виды этого рода: *B. densa* (Koval, 1974) и *B. tenella* (Evlakhova, 1974). Оба вида уже давно сведены в синонимы соответственно *B. bassiana* и *B. brongniartii*. В микологическом гербарии лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР имеются материалы сборов *B. tenella* в окрестностях Петергофа в 1931 г. на куколке болотной совки (*Hydraecia micacea*, LEP 74946). Этот же вид гриба отмечен на личинке восточного майского жука (*Melolontha hippocastani*) в окрестностях Пскова в 1929 г. (LEP 74949). Обе находки были определены в те годы А.А. Ячевским как *Botrytis tenella*. В работе G.K. Androsov (1992) представлены богатые сведения о встречаемости энтомопатогенных грибов на насекомых в таежных биогеоценозах, в том числе в республике Коми отмечены оба вида *Beauveria* (у автора фигурируют устаревшие названия *Beauveria densa* и *B. tenella*). В результате других многолетних исследований в республике Коми на насекомых-вредителях хвойных пород был отмечен только *B. brongniartii* (Molodkina, 2003). При изучении возбудителей микозов слепней в Карелии было обнаружено 17 видов, в том числе *B. bassiana* s.l. (Bespyatova, 1995). Позже при исследовании микобиоты, ассоциированной с короедом-типографом (*Ips typographus*) в Ленинградской обл., среди прочих энтомопатогенных грибов был выявлен криптический вид *Beauveria pseudobassiana* (Lednev et al., 2017; Lednev et al., 2019).

В целом на территории России оценка биоразнообразия энтомопатогенных грибов и, в частности, представителей рода *Beauveria*, систематически проводилась единичными авторами в отдельных регионах, поэтому имеющиеся сведения характеризуются относительной неполнотой. Прежние исследования проводились еще до разделения *B. bassiana* s.l. и *B. brongniartii* s.l. по молекулярно-генетическим маркерам на криптические виды, а также с использованием устаревших видовых названий. С учетом современных исследовательских возможностей и таксономических представлений требуется фактически заново оценить представленность видов и внутривидовых форм грибов рода *Beauveria*.

В наши задачи на данном этапе входило дополнить имеющиеся сведения о видовом и внутривидовом разнообразии энтомопатогенов этого рода на Северо-Западе России, где до сих пор целенаправленного изучения грибов данной группы с использованием специфических молекулярных маркеров не проводилось.

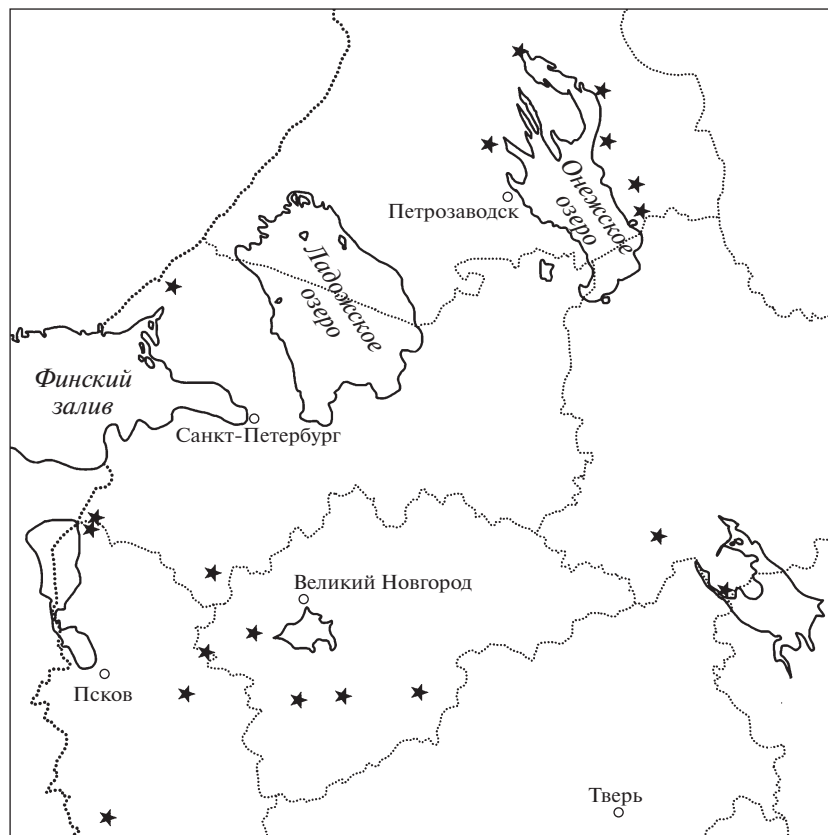


Рис. 1. Карта-схема обследованной территории. Звездочками обозначены места проведения сборов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В августе 2017 г. в лесных экосистемах Республики Карелия и Ленинградской обл. (рис. 1) были проведены сборы трупов преимущественно ксилофильных насекомых (в большинстве случаев жуков подсемейства *Scolytinae*) с признаками микозов различной этиологии. В августе 2018 г. аналогичные работы проводили на территории Псковской, Новгородской и Вологодской областей, в том числе на территории национального парка “Валдайский” и Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. К анализируемой в этой работе выборке добавлены культуры энтомопатогенных грибов, собранных нами в Псковской обл. в 2013 г. Описание находок приведено в табл. 1.

Для изоляции грибов в чистую культуру небольшие фрагменты мицелиально-спорового налета с трупов насекомых тонкой иглой переносили в чашки Петри на модифицированную среду Сабуро (Lednev et al., 2003). Для подавления роста бактерий в среду добавляли антибиотик сульфат гентамицина из расчета 1 г на 1 л среды.

Идентификацию выделенных культур энтомопатогенных анаморфных аскомицетов с использованием культурально-морфологических признаков проводили с помощью световой микроско-

пии. Также было сделано секвенирование участка гена *tef1 α* , который признан наиболее универсальным и таксономически репрезентативным для большинства энтомопатогенных грибов (Rehner et al., 2011), и локуса *B* (*Bloc*), используемого для выявления криптических видов рода *Beauveria*. Для экстракции ДНК грибов применяли стандартный СТАВ-хлороформ метод (Doyle, Doyle, 1987). Для амплификации *tef1 α* была использована пара праймеров 983F и 1567R (Rehner, Buckley, 2005), для амплификации *Bloc* – B5.1F и B3.1R (Rehner et al., 2006). ПЦР проводили в смеси объемом 20 мкл с рекомбинантной Taq-полимеразой (Thermo FS) согласно рекомендациям производителя. Продукты амплификации разделяли электрофоретически в 1%-м агарозном геле, окрашенном бромистым этидием. Результаты электрофореза визуализировали на трансиллюминаторе, ампликоны нужной длины экстрагировали с использованием порошка оксида кремния (Malferrari et al., 2002). Секвенирующую ПЦР осуществляли по классическому методу обрыва цепи (Sanger et al., 1977) с использованием набора BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (ABI, США). Нуклеотидные последовательности определяли на генетическом анализаторе ABI PRISM 3500. Их редактировали в программах SeqScape и VectorNTI и сравнивали с депонированными в Ген-

Таблица 1. Сведения о собранных на Северо-Западе России природных изолятах энтомопатогенных грибов рода *Beauveria*

Изоляты	Виды	Насекомые-хозяева	Места сборов	Гаплотипы	Годы изоляции	Координаты
Blт84Lo17	<i>Beauveria pseudo-bassiana</i>	<i>Coleoptera, Scolytinae, Ips typographus</i>	Ленинградская обл., Выборгский р-н	BP1.2	2017	60.854850 с.ш., 28.899919 в.д.
Blт352Lo17	"	"	Ленинградская обл., Лужский р-н	"	"	58.634142 с.ш., 29.848023 в.д.
BSc41KR17	"	<i>Coleoptera, Scolytinae</i>	Респ. Карелия, Пудожский р-н	BP2.1	"	62.480917 с.ш., 35.889417 в.д.
BCo43KR17	"	<i>Coleoptera, Cerambycidae</i>	"	BP1.1	"	"
Blт45KR17	"	<i>Coleoptera, Scolytinae, Ips typographus</i>	"	BP4.2	"	"
Blт452KR17	"	"	"	"	"	"
BCo47KR17	"	<i>Coleoptera</i>	"	BP2.1	"	"
Blт51KR17	"	<i>Coleoptera, Scolytinae, Ips typographus</i>	"	BP4.2	"	62.078017 с.ш., 35.962217 в.д.
BSc520KR17	"	<i>Coleoptera, Scolytinae</i>	"	BP4.1	"	"
BSc521KR17	"	"	"	"	"	"
Blт611KR17	"	<i>Coleoptera, Scolytinae, Ips typographus</i>	"	BP1.4	"	61.723317 с.ш., 36.420483 в.д.
Blт612KR17	"	"	"	BP1.2	"	"
Blт613KR17	"	"	"	"	"	"
Blт62KR17	"	"	"	BP1.1	"	"
Blт68KR17	"	"	"	"	"	"
Blт69KR17	"	"	"	BP4.2	"	"
Blт72KR17	"	"	"	BP1.2	"	61.51745 с.ш., 36.506933 в.д.
BCo73KR17	"	<i>Coleoptera (larva)</i>	"	BP1.1	"	"
Blт111KR17	"	<i>Coleoptera, Scolytinae, Ips typographus</i>	Респ. Карелия, Кондопожский р-н, Гомсельга	BP1.2	"	62.0648 с.ш., 33.985033 в.д.
Blт115KR17	"	"	"	BP3.1	"	"
Blт120KR17	"	"	"	BP1.2	"	"
Blт122KR17	"	"	"	BP1.1	"	"
Blт14KR17	"	"	"	BP1.2	"	"
Blт17KR17	"	"	"	"	"	"
BSc22KR17	"	<i>Coleoptera, Scolytinae</i>	"	BP1.1	"	"
BSc27KR17	"	"	"	BP2.1	"	"
BSc310KR17	"	"	Респ. Карелия, Медвежьегорский р-н	BP2.2	"	62.783433 с.ш., 34.541233 в.д.
BSc31KR17	"	"	"	"	"	"
BSc36KR17	"	"	"	BP1.1	"	"
BSc38KR17	"	"	"	BP2.2	"	"
Blт81KR17	<i>B. caledonica</i>	<i>Coleoptera, Scolytinae, Ips typographus</i>	"	BC1.1	"	"
BSc12Vg18	"	<i>Coleoptera, Scolytinae</i>	Вологодская обл., Устюжский р-н	BC1.2	2018	58.977717 с.ш., 36.5747 в.д.

Таблица 1. Окончание

Изоляты	Виды	Насекомые-хозяева	Места сборов	Гаплотипы	Годы изоляции	Координаты
BSc13Vg18	”	”	”	”	”	”
BSc212Vg18	”	”	Вологодская обл., Череповецкий р-н, Дарвинский запо- ведник	”	”	58.527467 с.ш., 37.557617 в.д.
BSc214Vg18	”	”	”	”	”	”
BSc215Vg18	”	”	”	”	”	”
BCo22Vg18	<i>B. pseudobassiana</i>	<i>Coleoptera, Cantharidae</i>	”	BP1.4	”	”
BSc25Vg18	<i>B. caledonica</i>	<i>Coleoptera, Scolytinae</i>	”	BC1.2	”	”
PLe27Vg18	<i>B. pseudobassiana</i>	<i>Lepidoptera (pupa)</i>	”	BP1.1	”	”
PLe315Ng18	”	”	Новгородская обл., Демянский р-н, Валдайский Нац. Парк	BP1.4	”	57.742183 с.ш., 32.993883 в.д.
BAp614Ng18	<i>B. bassiana</i>	<i>Hymenoptera, Apocryta</i>	Новгородская обл., Старорусский р-н	BB3	”	57.706867 с.ш., 31.876067 в.д.
BIn622Ng18	”	<i>Insecta</i>	Новгородская обл., Поддорский р-н	BB1	”	57.645617 с.ш., 31.233983 в.д.
PIn64Ng18	”	”	”	”	”	”
BSc75Ng18	”	<i>Coleoptera, Scolytinae</i>	Новгородская обл., Солецкий р-н	BB2	”	58.173583 с.ш., 30.506583
BSc76Ng18	”	”	”	”	”	”
BCo27Ps13	”	<i>Coleoptera</i>	Псковская обл., Опочецкий р-н	BB3	2013	56.65363 с.ш., 28.59866 в.д.
BD62Ps13	”	<i>Diptera</i>	Псковская обл., Порховский р-н	”	”	57.688164 с.ш., 29.605172 в.д.
BSc81Ps18	<i>B. pseudobassiana</i>	<i>Coleoptera, Scolytinae</i>	”	BP4.3	2018	57.99025 с.ш., 29.82645 в.д.
BSc89Ps18	”	”	”	”	”	”
BSc831Ps18	”	”	”	”	”	”
BSc92Ps18	”	”	Псковская обл., Гдовский р-н	BP1.1	”	58.928083 с.ш., 27.942017 в.д.
BHe1001Ps18	”	<i>Hemiptera</i>	”	BP1.2	”	”
BIt1101Ps18	”	<i>Coleoptera, Scolytinae,</i> <i>Ips typographus</i>	”	”	”	58.979183 с.ш., 28.009717 в.д.
BIt1102Ps18	”	”	”	BP1.1	”	”
BIt1103Ps18	”	”	”	”	”	”
BIt1104Ps18	”	”	”	BP1.2	”	”
BIt1106Ps18	”	”	”	BP1.3	”	”
BIt1109Ps18	”	”	”	BP1.2	”	”
BIt1112Ps18	<i>B. bassiana</i>	”	”	BB2	”	”
BIt1114Ps18	<i>B. pseudobassiana</i>	”	”	BP1.1	”	”

Примечание. В шифре изолята использованы сокращения, указывающие на насекомое-хозяина, номер изолята, место и год находки (например: BIt84Lo17 – B, It – *Ips typographus*, 84, Lo – Ленинградская обл., 17 – 2017 год выделения; BD62Ps13 – B, D – Diptera, 62, Ps – Псковская обл., 13 – 2013 год выделения).

банке (Genbank) с помощью алгоритма BLASTn (Altschul et al., 1990). Секвенированные последовательности *tef1α* помещены в Генбанк под номерами MN706263–MN706322, а последовательности *Bloc* – под номерами MN706323–MN706382.

Выравнивание последовательностей выполняли в программе MAFFT v. 7 в режиме G-INS-1 (Katoh et al., 2005; Katoh et al., 2019). Поиск оптимальной модели нуклеотидных замен для построения филогенетических деревьев методом максимального правдоподобия (ML) для локусов *Bloc* и *tef1α* по отдельности осуществляли в программе PhyML с использованием информационного критерия Акаике (AIC) (Lefort et al., 2017; Guindon et al., 2010). Филогенетические деревья строили с использованием модели TN93 + G для *Bloc* и TN93 + I для *tef1α* в программе Mega v. 10.0.5 (Tamura, Nei, 1993; Kumar et al., 2018). Оценку достоверности реконструированной топологии проводили с помощью бутстреп-анализа (1000 бутстреп итераций). Для получения взаимонаправленных деревьев и их визуализации была использована функция “cophylo” пакета R “phytools” (R Core Team, 2019; Revell, 2012). Конкатенацию последовательностей двух локусов выполнили в программе SequenceMatrix 1.7.8 (Vaidya et al., 2011). Оптимальная модель замен (K3Pu + F + I + G4) для реконструкции мультилокусного ML дерева в пакете IQ-tree (Kimura, 1981; Nguyen et al., 2015) определена с помощью ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017), оценка достоверности реконструкции (1000 бутстреп-итераций) сделана с помощью UFBoot (Minh et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для данной работы были использованы сведения о 60 изолятах *Beauveria* spp., собранных на 19 участках исключительно в лесных экосистемах. После секвенирования локусов *tef1α* и *Bloc* и построения мультилокусного филогенетического дерева стала возможной видовая и внутривидовая дифференциация исследуемых культур (рис. 2, 3). Всего на обследованных территориях было обнаружено три вида грибов: *B. pseudobassiana*, *B. bassiana* и *B. caledonica*, представленность которых в анализируемой выборке составила 75, 13 и 12% соответственно.

Среди изученных изолятов *B. pseudobassiana* можно выделить как минимум 4 отдельные клады (BP1, BP2, BP3, BP4 – рис. 3), наиболее многочисленной из которых является BP1 – 64.4% от всех изолятов этого вида. Данная клада включает в себя 4 гаплотипа. Гаплотип BP1.2 по выбранным локусам оказался полностью идентичен штамму ARSEF 2997, выделенному из осы (*Hymenoptera*, *Vespidae*) в Канаде. Встречаемость BP1.2 среди прочих гаплотипов этого вида в наших находках оказалась самой высокой и составила 28.8%.

Гаплотип BP1.1, идентичный BP1.2 по *Bloc*, по локусу *tef1α* соответствует референсной последовательности HQ881001 (100; 100)¹ штамма ARSEF 6229 (Китай; Coleoptera, Scolytinae). В кладе BP1 также можно выделить два менее представленных гаплотипа, каждый из которых по локусу *Bloc* отличается от референсной последовательности HQ880728 (100; 99.93) штамма ARSEF 2997 на одну нуклеотидную замену в разных позициях. Внутривидовая представленность гаплотипа BP1.3 составила 2.2% (один изолят BIt1106Ps18), а гаплотипа BP1.4 – 6.6%.

Наиболее родственным для гаплотипов BP2.1 и BP2.2, вошедших во вторую кладу, оказался штамм ARSEF 1855, выделенный в Канаде из *Scolytinae*. Этот штамм имеет меньшее сходство с гаплотипом BP2.2 по локусу *Bloc* (HQ880727 100; 99.93). Среди наших находок на Северо-Западе России не было ни одного изолята, который был бы близок к ARSEF 3405 (США; *Lepidoptera: Lymantria dispar*), выбранному в качестве голотипа вида *Beauveria pseudobassiana*.

Клада BP3 представлена одним изолятом BIt115KR17, выделенным из кородея-типографа в Республике Карелия. По локусу *Bloc* изолят оказался близок штамму ARSEF 1849 (KM031780 100; 99.52), для которого в Генбанке отсутствует локус *tef1α*, и штамму ARSEF 3529 (HQ880726 100; 98.91). По локусу *tef1α* данный изолят оказался идентичен всей кладе BP2, а также гаплотипам BP1.2 и BP1.4.

Особняком стоит клада BP4 (9 изолятов), включающая 3 гаплотипа (BP4.1, BP4.2, BP4.3), для которых не удалось подобрать близкой референсной последовательности, среди депонированных в Генбанк. По локусу *tef1α* все гаплотипы клады BP4 четко распределяются в соответствии с топографией их обнаружения на “карельские” и “псковские” (табл. 1). По локусу *Bloc* псковские изоляты BP4.3 идентичны гаплотипу BP4.2.

Вид *B. bassiana* был обнаружен только в Псковской и Новгородской областях. Изоляты этого вида можно разделить на три клады (рис. 3). Изоляты из клады BB3 полностью соответствовали референсной последовательности EF193173 (100; 100) штамма *B. bassiana* KVL_03_76, выделенного из клопа-слепняка (*Hemiptera*, *Miridae*) в Дании. Данная клада выделялась из патологического материала, собранного в 2013 г. (BCo27Ps13; BD62Ps13) и в 2018 г. (BAr614Ng18).

¹ Значения, полученные с использованием алгоритма Blast-n при сравнении целевых последовательностей с референсными, содержащимися в GenBank. Первое значение соответствует процентному отношению длины целевой нуклеотидной последовательности к референсной в области выравнивания (Query coverage); второе значение обозначает процент сходства между целевой и референсной последовательностями в области выравнивания (Identity).

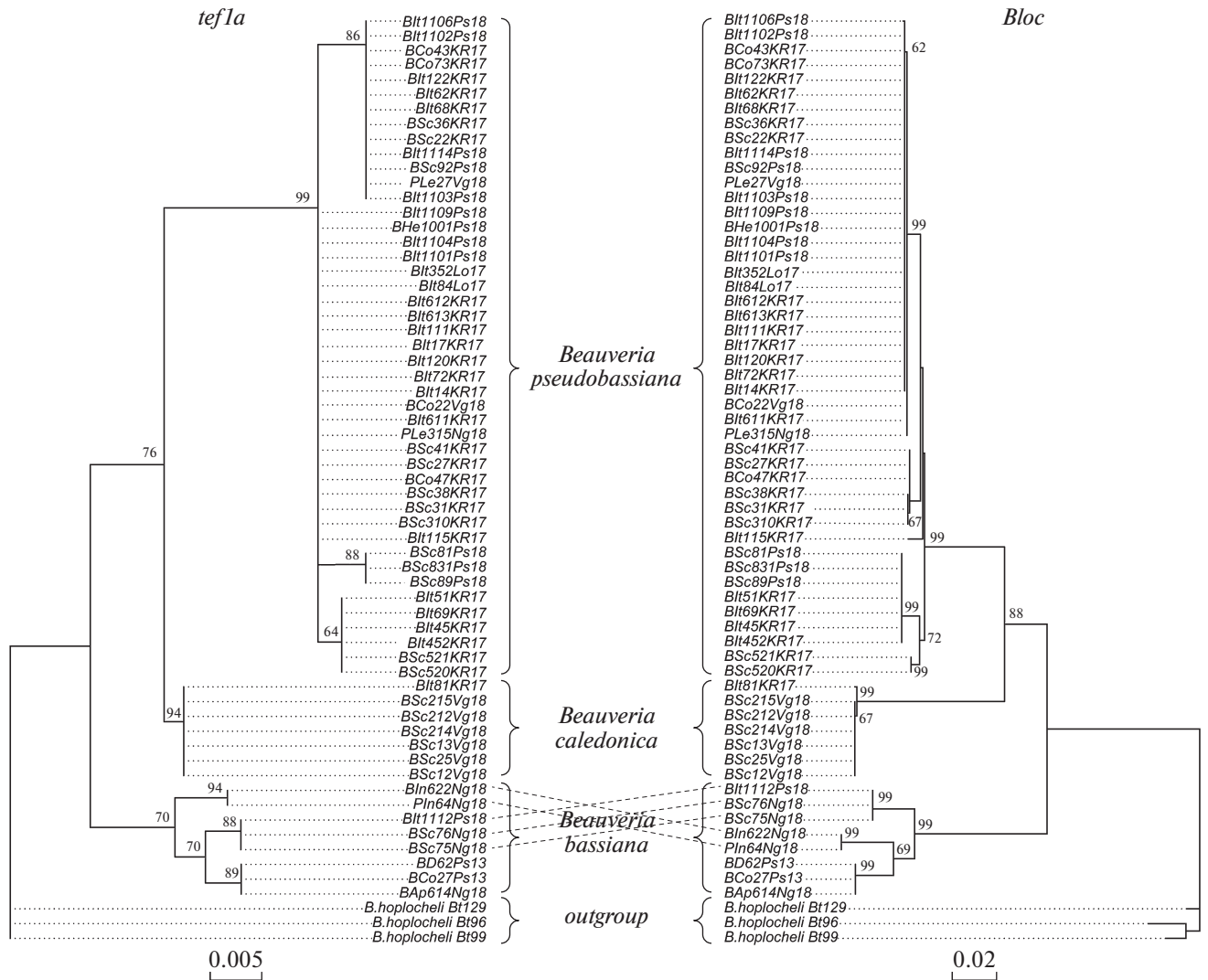


Рис. 2. Филогенетические деревья видов рода *Beauveria*, построенные методом максимального правдоподобия (ML) в результате анализа локусов *Bloc* и *tef1α*. Для изученных изолятов приведены значения бутстреп-поддержки, превышающие 50%. В качестве внешней группы использован вид *Beauveria hoplocheli* Robène-Soustr. et S. Nibouche.

Из собранного в Карелии патологического материала был выделен один изолят *B. caledonica*, в наибольшей степени соответствующий последовательности HQ880747 (100; 100) штамма ARSEF 1567 (Швейцария; *Scolytinae*). В 2018 г. из сборов, сделанных в Вологодской обл., было получено еще 6 изолятов *B. caledonica*, которые дистанцированы от карельской находки на две нуклеотидные замены в локусе *Bloc* и имеют сходство с референсной последовательностью штамма ARSEF 4302 (Австрия; почва). По локусу *tef1α* изоляты *B. caledonica* не отличались (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Оба использованных локуса (*tef1α* и *Bloc*) хорошо подходят для разделения криптических видов в пределах рода *Beauveria* с той лишь разницей, что

Bloc обладает более высокой разрешающей способностью, что полностью согласуется с литературными данными (Rehner et al., 2011).

В сборах на Северо-Западе России доминирующим оказался вид *B. pseudobassiana* (75.0% изолятов от всей выборки). Встречаемость других видов была значительно меньше и составила для *B. bassiana* 13.3%, а для *B. caledonica* – 11.7%.

В структуре вида *B. pseudobassiana* обнаружена клада ВР4, представленная уникальными и ранее в исследованиях никогда не фигурировавшими гаплотипами. Другие обнаруженные изоляты имеют высокий уровень сходства с широко распространенными гаплотипами. Дальнейшее исследование границ распространенности новых гаплотипов может помочь в понимании экологии и эволюции энтомопатогенных аскомицетов.

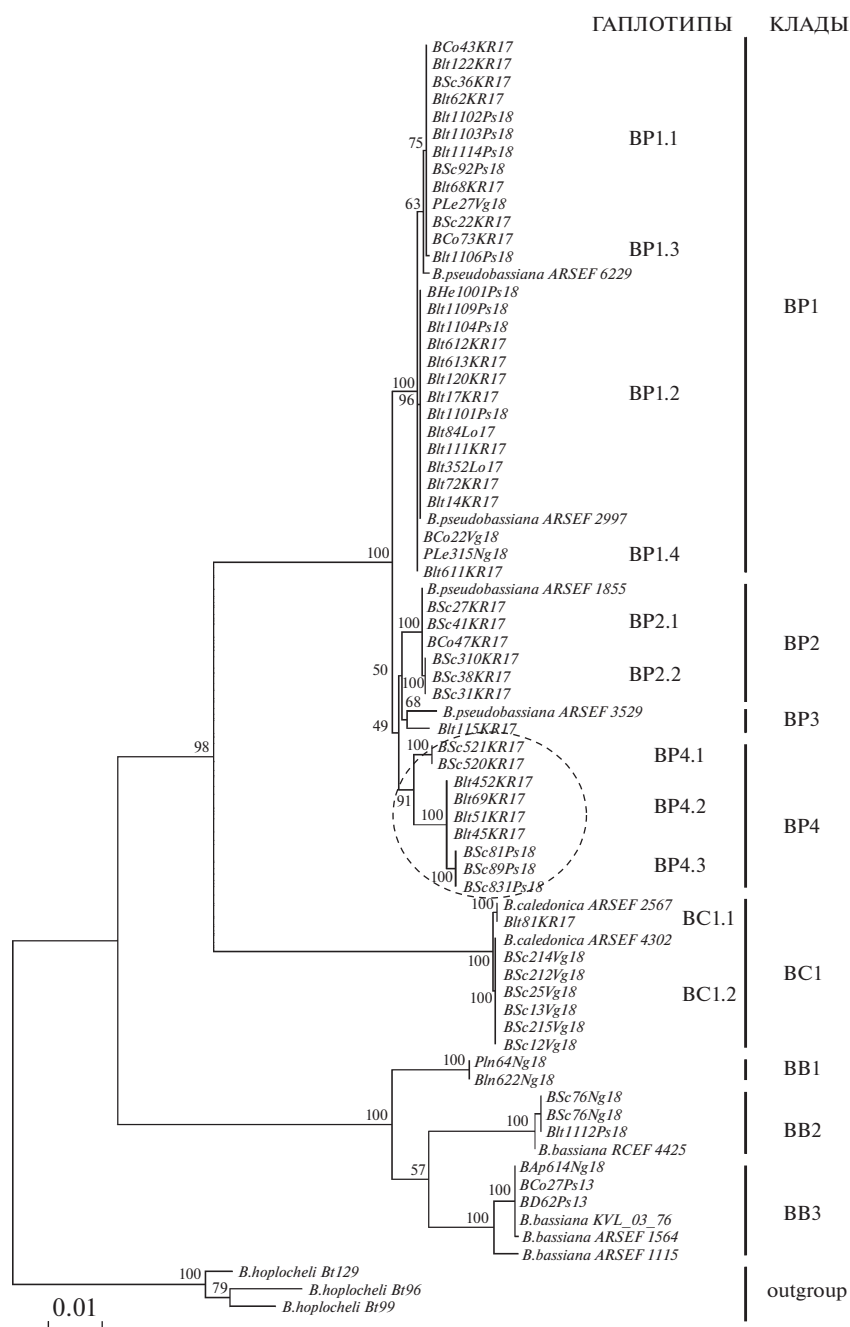


Рис. 3. Мультилокусная (*Bloc*, *tef1α*) реконструкция филогении изолятов рода *Beauveria*, полученная методом максимального правдоподобия (ML). Приведены значения бутстреп-поддержки, превышающие 50%. В качестве внешней группы использован вид *Beauveria hoplocheli*. Окружностью выделена клада, гаплотипы которой ранее в электронных базах нуклеотидных последовательностей не публиковались. Использованные сокращения: BP – *B. pseudobassiana*, BB – *B. bassiana*, BC – *B. caledonica*.

Все изоляты, отнесенные к *B. bassiana*, принадлежат к известным гаплотипам, имеющим широкое распространение. При этом следует подчеркнуть, что данный вид обнаружен только в Псковской и Новгородской областях, а в сборах из других, более северных территорий, отсутствовал. Однако из-за низкой частоты встречаемости этого таксона в наших сборах делать какие-либо выводы

о его географической приуроченности преждевременно.

Вид *B. caledonica*, первоначально выделенный из почвы в Шотландии (Bissett, Widden, 1988), впоследствии был найден на погибших насекомых из разных отрядов в ряде стран Зап. Европы, в Новой Зеландии, Китае, США, Бразилии и Австралии. При этом чаще отмечался на насекомых-кси-

лофагах (Glare et al., 2008). В 2008 г. этот вид был найден на Украине в окрестностях Одессы на куколке бабочки в подстилке лесополосы (Borisov, 2012). В России он был единственный раз обнаружен в 2013 г. в Одинцовском районе Московской обл. на имаго жуков-пилюльщиках (*Byrrhidae*) (Sokolnova et al., 2017). Учитывая большую схожесть морфологических признаков этого вида с *B. brongniartii* s.l. (в наших сборах этот вид отсутствовал), можно предположить, что в старых отечественных публикациях, в которых последний нередко фигурировал как *B. tenella* в качестве патогена лесных насекомых, могла иметь место ошибочная видовая идентификация (Ogarkov, 1972; Androsov, 1992).

Сбор материала проводился нами в лесных экосистемах и большое количество находок *B. pseudobassiana* очень хорошо соотносится с данными, полученными ранее для Словакии (Medo et al., 2016), в которых было показано, что для этого вида характерным является существование в хвойных, широколиственных и смешанных лесах. Причину приуроченности *B. pseudobassiana* к лесным экосистемам следует искать в особенностях биогеоценотических связей и разнообразии экологических стратегий (известно, что *Beauveria* spp. могут дополнительно проявлять себя в качестве почвенных сапротрофов и эндофитов), реализуемых этим видом в конкретных стадиях (Vega, 2018).

Судя по тому, что *B. bassiana* в наших сборах попадался редко, можно предположить, что он лучше адаптирован к обитанию на открытых местностях (лугах, полях и т.п.), чем к лесным экосистемам. Полученные нами ранее данные о распространении этого вида на территории Казахстана и юга России свидетельствуют о том, что он приурочен, прежде всего, к степным и лесостепным районам, а также агроландшафтам (Lednev et al., 2014). Немногочисленные находки в более южных Новгородской и Псковской областях могут свидетельствовать о его наличии в границах экотона между лесными и полевыми (луговыми) формациями. Сходные различия в стациальном распределении *B. pseudobassiana* и *B. bassiana* прослеживались и в иных природно-климатических зонах: в Турции (Sevim et al., 2010), Мексике (Pérez-González et al., 2014), Словкии (Medo et al., 2016).

Представленные научные результаты получены при поддержке РФФИ грант № 17-04-00474 “Биоразнообразие и функциональная роль микобиоты, ассоциированной с короедом-типографом в бореальных лесах Северо-Запада России”, а также в рамках государственного задания ФГБНУ ВИЗР. Авторский коллектив выражает глубокую признательность сотрудникам ВИЗР С.М. Малыш, М.Н. Сабитовой, С.Г. Удалову за помощь в проведении исследований, а также рецензентам за глубокий анализ рукописи и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Altschul S.F., Gish W., Miller W., Myers E.W., Lipman D.J. Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.* 1990. V. 215. P. 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Androsov G.K. Entomogenous fungi of taiga zone ecosystems. St. Petersburg, 1992 (in Russ.).
- Ariyawansa H.A., Hyde K.D., Jayasiri S.C. et al. Fungal diversity notes 111–252 – taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. *Fungal Diversity*. 2015. V. 75 (1). P. 27–274. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0346-5>
- Balsamo-Crivelli G. Osservazione sopra una nuova specie di *Mucedinea* del genere *Botrytis* c.ш., тс. *Bibl. Ital.* 1835. V. 79. P. 125.
- Bassi A. Del mal del segno, calcinaccio o moscardino, malattia che affligge i bachi da seta e sul modo di liberarne le bigattaie anche le più infestate. Lodi, Orcesi, 1835. [English translation Yarrow PJ: 1958. On the mark disease, calcinaccio or muscardine, a disease that affects silk worms. In: GC Ainsworth, PJ Yarrow (eds.). *Phytopathol. Classics* 10, APS, Baltimore, 1958. P. 1–49].
- Beauverie J. Notes sur les Muscardines. Sur une muscardine du ver à soie, non produite par le *Botrytis bassiana*. Étude du *Botrytis effusa* sp. nov. *Rapp. Comm. administrative du lab. D'études de la soie*, Lyon. 1911. V. 14. P. 5–31.
- Bespyatova L.A. Causative agents of horse-flies mycoses in Karelia taiga zone. *Dr. Sci. Thesis.*, St. Petersburg, 1995 (in Russ.).
- Bissett J., Widden P. A new species of *Beauveria* isolated from Scottish moorland soil. *Can. J. Bot.* 1988. V. 66 (2). P. 361–362. <https://doi.org/10.1139/b88-057>
- Borisov B.A. Rare species of invertebrate mycoses causal agents: problems of detection in nature and conservation. In: *Materialy mezhdunarodnoy konferentsii “Infektsionnaya patologiya chlenistonogih”*. St. Petersburg, Pushkin, 2012. P. 14–17 (in Russ.).
- Borisov B.A., Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V., Levchenko M.V., Lednev G.R. Acaricidal activity of psychrotolerant entomopathogenic anamorphic ascomycetes on adult *Ixodes persulcatus*. In: S. Movsesyan (ed.). *Trudy Centra parazitologii Instituta problem ekologii i evolyutsii A.N. Severtsova RAN. Bioraznoobrazie parazitov*. Moscow, KMK, 2018, pp. 43–46 (in Russ.).
- Bustamante D.E., Oliva M., Leiva S., Mendoza J.E., Bobadilla L., Angulo G., Calderon M.S. Phylogeny and species delimitations in the entomopathogenic genus *Beauveria* (*Hypocreales*, *Ascomycota*), including the description of *B. peruviansis* sp. nov. *MycKeys*. 2019. V. 58. P. 47–68. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.58.35764>
- Chen W.H., Han Y.F., Liang Z.Q., Jin D.C. A new araneogenous fungus in the genus *Beauveria* from Guizhou, China. *Phytotaxa*. 2017. V. 302. P. 57–64. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.302.1.5>
- Chen W.H., Man L., Huang Z.X., Yang G.M., Han Y.F., Liang J.D., Liang Z.Q. *Beauveria majiangensis*, a new entomopathogenic fungus from Guizhou, China. *Phytotaxa*. 2018. V. 333. P. 243–250. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.333.2.8>

- de Hoog G.S.* The genera *Beauveria*, *Isaria*, *Tritirachium* and *Acrodontium* gen. nov. *Stud. Mycol.* 1972. V. 1. P 1–41.
- Doyle J.J., Doyle J.L.* A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 1987. V. 19. P. 11–15.
- Evlakhova A.A.* Entomopathogenic fungi. Systematics, biology, practical significance. Leningrad, Nauka, 1974 (in Russ.).
- Glare T.R., Reay S.D., Nelson T.L., Moore R.* *Beauveria caledonica* is a naturally occurring pathogen of forest beetles. *Mycol. Res.* 2008. V. 112. P. 352–360. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.10.015>
- Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O.* New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology.* 2010. V. 59 (3). P. 307–321. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq010>
- Index Fungorum.* A nomenclatural database. 2018. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 10.04.2019.
- Kalyanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F., von Haeseler A., Jermini L.S.* ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nat. Methods.* 2017. V. 14 (6). P. 587–589. <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>
- Katoh K., Kuma K., Toh H., Miyata T.* MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment. *Nucleic Acids Res.* 2005. V. 33 (2). P. 511–518. <https://doi.org/10.1093/nar/gki198>
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D.* MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Brief Bioinform.* 2019. V. 20 (4). P. 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- Kepler R.M., Luangsa-ard J.J., Hywel-Jones N.L. et al.* A phylogenetically-based nomenclature for *Cordycipitaceae* (*Hypocreales*). *IMA Fungus.* 2017. V. 8 (2). P. 335–353. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2017.08.02.08>
- Kimura M.* Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1981. V. 78. P. 454–458. <https://doi.org/10.1073/pnas.78.1.454>
- Koval E.Z.* Identification guide of entomogenous fungi of the USSR. Kiev, Naukova Dumka, 1974 (in Russ.).
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K.* MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molec. Biol. Evol.* 2018. V. 35. P. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lednev G., Tokarev Y., Uspanov A., Malysh J., Duisembekov B., Sabitova M., Levchenko M., Smagulova S., Orazova S., Amanov S., Sagitov A.* Molecular criteria for screening of *Beauveria* strains used for insect pest control. *J. Biotechnology.* 2014. V. 185. P. S63–S64. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2014.07.215>
- Lednev G.R., Borisov B.A., Mitina G.V.* Causative agents of mycoses of insects: A manual for diagnostics. St. Petersburg, VIZR, 2003 (in Russ.).
- Lednev G.R., Levchenko M.V., Kazartsev I.A.* Mycobiota associated with the European Spruce Bark Beetle (*Ips typographus*) in Leningrad Region. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2019. V. 53 (2). P. 80–89 (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0026364819020065>
- Lednev G.R., Uspanov A.M., Levchenko M.V., Sabitova M.N., Kamenova A.S., Abdukerim R., Konurova D.S., Duisembekov B.A., Kazartsev I.A.* Causative agents of bark beetle mycoses and prospects for their use in the xylophage population control. *Vestnik zashchity rasteniy.* 2017. V. 94 (4). P. 22–28 (in Russ.).
- Lefort V., Longueville J.E., Gascuel O.* SMS: Smart Model Selection in PhyML. *Mol. Biol. Evol.* 2017. V. 34 (9). P. 2422–2424. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx149>
- MacLeod D.M.* Investigations on the genera *Beauveria* Vuill. and *Tritirachium* Limber. *Can. J. Bot.* 1954. V. 32 (6). P. 818–890.
- Malferrari G., Monferini E., DeBlasio P., Diaferia G., Saltini G., Del Vecchio E., Rossi-Bernardi L., Biunno I.* High-quality genomic DNA from human whole blood and mononuclear cells. *BioTechniques.* 2002. V. 33 (6). P. 1228–1230. <https://doi.org/10.2144/02336bm09>
- Mascarin G.M., Jaronski S.T.* The production and uses of *Beauveria bassiana* as a microbial insecticide. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2016. V. 32. P. 177. <https://doi.org/10.1007/s11274-016-2131-3>
- Medo J., Michalko J., Medová J., Cagáň L.* Phylogenetic structure and habitat associations of *Beauveria* species isolated from soils in Slovakia. *J. Invertebr. Pathol.* 2016. V. 140. P. 46–50. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2016.08.009>
- Minh B.Q., Nguyen M.A., von Haeseler A.* Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap. *Mol. Biol. Evol.* 2013. V. 30. P. 1188–1195. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>
- Molodkina N.N.* Entomopathogenic deuteromycetes of pine young growths of the middle taiga subzone of the European Northeast. *Dr. Sci. Thesis.* Syktyvkar, 2003 (in Russ.).
- Nguyen L.T., Schmidt H.A., von Haeseler A., Minh B.Q.* IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 2015. V. 32 (1). P. 268–274. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Ogarkov B.N.* Native strains of entomopathogenic fungi and perspectives of their use in Eastern Siberia. *Dr. Sci. Thesis.* Irkutsk, 1972 (in Russ.).
- Pérez-González V.H., Guzmán-Franco A.W., Alatorre-Rosas R., Hernández-López J., Hernández-López A., Carrillo-Benítez M.G., Baverstock J.* Specific diversity of the entomopathogenic fungi *Beauveria* and *Metarhizium* in Mexican agricultural soils. *J. Invertebr. Pathol.* 2014. V. 119. P. 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2014.04.004>
- R Core Team.* R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019. <https://www.R-project.org/>.
- Rehner S.A., Buckley E.A.* *Beauveria* phylogeny inferred from nuclear ITS and EF1- α sequences: evidence for cryptic diversification and links to *Cordyceps* teleomorphs. *Mycologia.* 2005. V. 97 (1). P. 84–98. <https://doi.org/10.1080/15572536.2006.11832842>
- Rehner S.A., Minnis A.M., Sung G.H., Luangsa-ard J.J., Devotto L., Humber R.A.* Phylogeny and systematics of

- the anamorphic с.ш., ntomopathogenic genus *Beauveria*. Mycologia. 2011. V. 103 (5). P. 1055–1073. <https://doi.org/10.3852/10-302>
- Rehner S.A., Posada F., Buckley E.P., Infante F., Castillo A., Vega F.E. Phylogenetic origins of African and Neotropical *Beauveria bassiana* s.l. pathogens of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*. J. Invertebr. Pathol. 2006. V. 93 (1). P. 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.04.005>
- Revell L.J. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). Methods Ecol. Evol. 2012. 3 (2). P. 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Robène-Soustrade I., Jouen E., Pastou D., Payet-Hoarau M., Goble T., Linderme D., Lefeuvre P., Calmès C., Reynaud B., Nibouche S., Costet L. Description and phylogenetic placement of *Beauveria hoplocheli* sp. nov. used in the biological control of the sugarcane white grub, *Hoplochelus marginalis*, on Reunion Island. Mycologia. 2015. V. 107 (6). P. 1221–1232. <https://doi.org/10.3852/14-344>
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1977. V. 74 (12). P. 5463–5467. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
- Sanjuan T., Tabima J., Restrepo S., Læssøe T., Spatafora J.W., Franco-Molano A.E. Entomopathogens of Amazonian stick insects and locusts are members of the *Beauveria* species complex (*Cordyceps* sensu stricto). Mycologia. 2014. V. 106 (2). P. 260–275. <https://doi.org/10.3852/106.2.260>
- Sevim A., Demir I., Höfte M., Humber R.A., Demirbag Z. Isolation and characterization of entomopathogenic fungi from hazelnut-growing region of Turkey. Biocontrol. 2010. V. 55 (2). P. 279–297. <https://doi.org/10.1007/s10526-009-9235-8>
- Sokornova S.V., Borisov B.A., Lednev G.R., Tokarev Yu.S., Kazartsev I.A., Volkova N.S. The first detection of entomopathogenic fungus *Beauveria caledonica* in Russia. In: Modern mycology in Russia. Proc. IV Congress of Russian mycologists, Moscow, 2017, pp. 404–405 (in Russ.).
- Steinhaus E.A. Principles of insect pathology. N.Y., McGraw-Hill Book Co., 1949.
- Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. Molec. Biol. Evol. 1993. V. 10. P. 512–526. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023>
- Vaidya G., Lohman D.J., Meier R. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. Cladistics. 2011. V. 27 (2). 171–180. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00329.x>
- Vega F.E. The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review. Mycologia. 2018. V. 110. P. 4–30. <https://doi.org/10.1080/00275514.2017.1418578>
- Vuillemin P. *Beauveria*, nouveau genre de *Verticilliacées*. Buul. Soc. Bot. France. 1912. V. 59. P. 34–40.
- Zhang S.L., He L.M., Chen X., Huang B. *Beauveria lii* sp. nov. isolated from *Henosepilachna vigintioctopunctata*. Mycotaxon. 2012. V. 121. P. 199–206. <https://doi.org/10.5248/121.199>
- Андросов Г.К. (Androsov) Энтомофильные грибы таежных биогеоценозов. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 1992. 158 с.
- Беснятова Л.А. (Bespyatova) Возбудители микозов слепней таежной зоны Карелии. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 22 с.
- Борисов Б.А. (Borisov) Редкие виды возбудителей микозов беспозвоночных: проблемы выявления в природе и охраны // Инфекционная патология членистоногих: Мат. междунар. конф., Санкт-Петербург, Пушкин, 26–29 марта 2012 г. С.-Пб.: ВИЗР, 2012. С. 14–17.
- Борисов Б.А., Беснятова Л.А., Бугмырин С.В., Левченко М.В., Леднев Г.Р. (Borisov et al.) Акарицидное действие психротолерантных изолятов энтомопаразитических анаморфных аскомицетов на имаго *Ixodes persulcatus* // Биоразнообразие паразитов. Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. Т. 50. С. 43–46.
- Евлахова А.А. (Evlakhova) Энтомопатогенные грибы. Систематика, биология, практическое значение. Л.: Наука, 1974. 260 с.
- Коваль Э.З. (Koval) Определитель энтомофильных грибов СССР. Киев: Наукова думка, 1974. 260 с.
- Леднев Г.Р., Борисов Б.А., Митина Г.В. (Lednev et al.) Возбудители микозов насекомых: Пособие по диагностике. СПб.: ВИЗР, 2003. 79 с.
- Леднев Г.Р., Левченко М.В., Казарцев И.А. (Lednev et al.) Грибы, ассоциированные с короедом-типографом (*Ips tyrographus*) в Ленинградской области // Микология и фитопатология. 2019. Т. 53 (2). С. 80–89.
- Леднев Г.Р., Успанов А.М., Левченко М.В., Сабитова М.Н., Каменова А.С., Абдукерим Р., Конурова Д.С., Дуйсембеков Б.А., Казарцев И.А. (Lednev et al.) Возбудители микозов жуков-короедов и перспективы их использования для снижения численности данной группы ксилофагов // Вестник защиты растений. 2017. Т. 94 (4). С. 22–28.
- Молодкина Н.Н. (Molodkina) Энтомопатогенные дейтеромицеты сосновых молодняков подзоны средней тайги Европейского Северо-Востока. Дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2003. 122 с.
- Огарков Б.Н. (Ogarkov) Местные штаммы энтомопатогенных грибов и перспективы их использования в Восточной Сибири. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1972. 32 с.
- Сокорнова С.В., Борисов Б.А., Леднев Г.Р., Токарев Ю.С., Казарцев И.А., Волкова Н.С. (Sokornova et al.) Первое обнаружение в России энтомопатогенного гриба *Beauveria caledonica* // Современная микология в России: Мат. 4-го Съезда микологов России. 2017. С. 404–405.

Species and Intraspecies Level Diversity of *Beauveria* in Boreal Forests of Northwestern Russia

I. A. Kazartsev^{a,b,#}, G. R. Lednev^a, and M. V. Levchenko^a

^a All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

^b Saint Petersburg State Forest Technical University, St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: kazartsev@inbox.ru

Diversity assessment of entomopathogenic fungi, including, inter alia, the members of genus *Beauveria*, was carried out in Northwestern Russia insufficiently. In respect to contemporary taxonomical changes based on molecular markers available data is poor and needs improvement. We established a species and intraspecies diversity of sixty *Beauveria* spp. isolates obtained from dead insects collected in Leningrad (2017), Novgorod (2018), Vologda (2018), Pskov (2013, 2018) oblasts and in Republic of Karelia (2017). Most of fungi were isolated from the beetles of subfamily *Scolytinae*. *Beauveria pseudobassiana* was the predominating species in the studied subset (with occurrence 75.0%). In less quantity *B. bassiana* (13.3%) and *B. caledonica* (11.7%) were isolated. The last species was considered as rare for Russia, only one finding was registered up to this time. The molecular analysis of *Bloc* and *tef1α* loci allowed to designate new broad clade inside *B. pseudobassiana*, comprised by haplotypes which were not published in nucleotide sequence databases previously. All other clades of the found species have broad geographical distribution.

Keywords: bark beetles, *Beauveria*, entomopathogenic fungi, *Scolytinae*, wood-inhabiting insects