http://turczaninowia.asu.ru



УДК (582.281.212+582.281.217)581.96(235.216)

Новые для Казахстана виды зигомицетов в лесных почвах Заилийского и Кунгей Алатау

Е. В. Рахимова^{1, 2*}, А. М. Асылбек^{1, 3}, Л. А. Кызметова^{1, 4}, Г. Сыпабеккызы^{1, 5}, Ж. Айтымбет^{1, 6}, Г. А. Урманов^{1, 7}

¹ Институт ботаники и фитоинтродукции, ул. Тимирязева, 36Д, г. Алматы, 050040, Казахстан

² E-mail: evrakhim@mail.ru; ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-1112-1214

³ ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-8415-1946

⁴ ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-4816-1589

⁵ ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3943-2532

⁶ ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-1703-1431

⁷ ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-5998-5631

* Автор для переписки

Ключевые слова: микофильный гриб, мукоровый гриб, облигатный паразит, ризосфера, Северный Тянь-Шань.

Аннотация. В предлагаемой статье приводятся данные о двух новых для Казахстана видах почвенных зигомицетов, обнаруженных в ризосфере различных древесных растений на территории Заилийского и Кунгей Алатау (Северный Тянь-Шань) - Piptocephalis cylindrospora и Lichtheimia corymbifera. Вид Р. cylindrospora является облигатным паразитом представителей зигомицетовых грибов, на территории исследований обнаружен дважды в Кунгей Алатау на видах Absidia spinosa и Lichtheimia corymbifera в ризосфере Populus tremula. Заметного ухудшения развития хозяина не вызывает. Ранее на территории Казахстана был зарегистрирован только Piptocephalis arrhiza в ризосфере Armeniaca vulgaris, Populus tremula, Picea schrenkiana и Juniperus spp. Вид Lichtheimia corymbifera, ранее относящийся к роду Absidia, отмечен в ризосфере Populus tremula в Кунгей Алатау и в ризосфере Picea schrenkiana, Salix sp. и Crataegus sp. в Заилийском Алатау. Для L. corymbifera характерны высоты 1677 м в Кунгей Алатау и от 1516 до 2007 м над ур. м. в Заилийском Алатау. До недавнего времени в Казахстане только близкородственный вид Absidia spinosa был выделен из ризосферы Malus sieversii, Armeniaca vulgaris, Crataegus spp., Pinus sylvestris, Populus spp., Sorbus tianschanica, Picea schrenkiana и Salix spp. Предлагаются описания колоний видов на основе выделенных чистых культур, морфологические данные, сведения об экологии и распространении. В культурах L. corymbifera наблюдается так называемый «самопаразитизм», при котором гифы гриба колонизируют спорангиеносцы, и последние выглядят пронизанными гифами. Половая стадия обоих видов в наших исследованиях не обнаружена.

New to Kazakhstan species of zygomycetes in forest soil of Trans-Ili Alatau and Kungey Alatau

Y. V. Rakhimova, A. M. Assylbek, L. A. Kyzmetova, G. Sypabekkyzy, Zh. Aitymbet, G. A. Urmanov

Institute of Botany and Phytointroduction, Timiryazev Str. 36D, Almaty, 050040, Kazakhstan

Keywords: mucorous fungus, mycophilic fungus, Northern Tian-Shan, obligate parasite, rhizosphere.

Summary. This article provides data on two species of soil zygomycetes, new to Kazakhstan, found in the rhizosphere of various woody plants in the Trans-Ili and Kungey Alatau (Northern Tien Shan) – Piptocephalis cylindrospora and Lichtheimia corymbifera. P. cylindrospora is an obligate parasite of zygomycetous fungi; in the study area, it was found twice in Kungey Alatau on species Absidia spinosa and Lichtheimia corymbifera in the rhizosphere of Populus tremula. It does not cause a noticeable deterioration in the development of the host. Earlier, in Kazakhstan, only Piptocephalis arrhiza was registered in the rhizosphere of Armeniaca vulgaris, Populus tremula, Picea schrenkiana, Juniperus spp. Lichtheimia corymbifera, previously belonging to the genus Absidia, was recorded in the rhizosphere of Populus tremula in Kungey Alatau and in the rhizosphere of Picea schrenkiana, Salix sp., Crataegus sp. in Trans-Ili Alatau. L. corymbifera is characterized by heights of 1677 m in Kungey Alatau, and from 1516 to 2007 m a. s. l. in Trans-Ili Alatau. Until recently, in Kazakhstan, only a closely related species Absidia spinosa was isolated from the rhizosphere of Malus sieversii, Armeniaca vulgaris, Crataegus spp., Pinus sylvestris, Populus spp., Sorbus tianschanica, Picea schrenkiana, Salix spp. Descriptions of species colonies based on isolated pure cultures, morphological data, information on ecology and distribution are offered. In L. corymbifera cultures, the so-called "self-parasitism" is observed, in which the fungal hyphae colonize sporangiophores, and the latter look like penetrated by hyphae. The sexual stage of both species was not found in our studies.

Введение

Заилийский и Кунгей Алатау расположены в юго-восточной части Казахстана почти параллельно друг другу и являются хребтами Северного Тянь-Шаня. Растительность Заилийского Алатау характеризуется специфическим спектром высотных поясов. Здесь нет непрерывного пояса хвойных лесов и пояса альпийской тундры. Отличительной чертой хребта является широкое распространение всех подтипов горных степей. Высотные пояса в Кунгей Алатау достаточно короткие, и их смена при подъеме происходит довольно быстро (Botanical geography of Kazakhstan ..., 2003).

В микологическом отношении Заилийский Алатау исследован достаточно хорошо, но биота почвенных грибов изучена крайне слабо

(Shvartsman et al., 1973, 1975). До начала наших исследований зигомицеты не были обнаружены в почвах Заилийского и Кунгей Алатау, в настоящее время список их видового состава насчитывает 17 видов (Rakhimova et al., 2019a; 2019b; 2020).

В статье представлены морфологические описания, экологические и географические данные и иллюстрации новых для Казахстана видов зигомицетов из почв Заилийского и Кунгей Алатау.

Материалы и методы

Почвенные образцы были собраны в ризосфере различных древесных растений на территории двух хребтов Северного Тянь-Шаня: Заилийского и Кунгей Алатау (рис. 1).

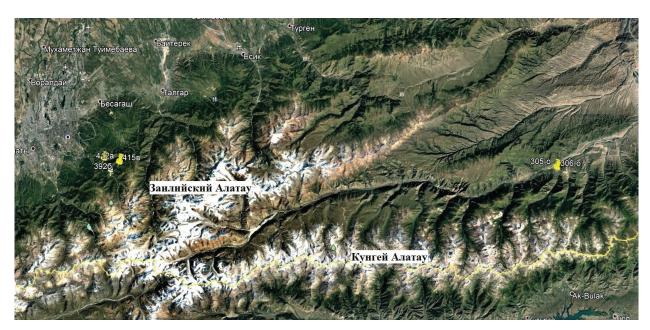


Рис. 1. Места сбора почвенных образцов, где обнаружены новые для Казахстана виды зигомицетов.

Образцы почвы отбирались в вегетационный период 2018-2020 гг. в почвенном горизонте 5-20 см после удаления верхнего слоя подстилки в ризосфере различных деревьев темнохвойных, мелколиственных и смешанных лесов на горнолесных почвах. Темнохвойные леса состоят из основной лесообразующей породы ели Шренка (Picea schrenkiana Fisch. et C. A. Mey.) с подлеском из рябины (Sorbus tianschanica Rupr.), осины (Populus tremula L.), ивы (Salix spp.), жимолости (Lonicera spp.) и можжевельника (Juniperus spp.). Низкогорье и среднегорье (особенно южные крутые склоны), а также долины рек заняты мелколиственными лесами, где доминирующими являются яблоня (Malus sieversii (Ledeb.) M. Roem.), абрикос (Armeniaca vulgaris Lam), боярышник (Crataegus spp.), ива (Salix spp.), береза (Betula spp.).

Географическое положение каждого места сбора образцов было записано с использованием GPS (Germin). Выделение и последующую идентификацию почвенных грибов проводили согласно общепринятым методам (Benny, 2008), с помощью литературы по почвенным грибам (Naumov, 1954; Pidoplichko, Milko, 1971; Sutton et al., 2001). Названия видов грибов и авторы приведены в соответствии с базой данных Index Fungorum (URL: http://www.indexfungorum.org).

Результаты и обсуждение

Piptocephalis cylindrospora Bainier, 1882, Étud. Mucor. (Thèse, Paris) (Paris): 92 (рис. 2а–г).

Изученные образцы: «Казахстан, Алматинская обл., хр. Кунгей Алатау, Государственный национальный природный парк Кольсай колдери, ущ. Талды, лиственный лес, т. 305-о, 1677 м над ур. м., 43°01′56.7″ с. ш. 78°15′19.2″ в. д. 26 VII 2020. Собр. А. М. Асылбек, опр. Е. В. Рахимова»; там же, «осинник, т. 306-о, 1677 м над ур. м., 43°01′42.8″ с. ш. 78°15′29.8″ в. д. 26 VII 2020. Собр. Г. Сыпабеккызы, опр. Е. В. Рахимова». Образцы хранятся в лаборатории микологии и альгологии Института ботаники и фитоинтродукции.

Описание. Колонии умеренно растущие, пушистые, вначале слегка желтоватые, затем оливково-серые. Мицелий паразитный, неокрашенный или слегка коричневатый. Гифы тонкие, с редкими септами и гаусториями. Спорангиеносцы длинные, до 1 см, желтоватые, гладкие или продольно исчерченные, многократно дихотомически разветвленные (до 10 порядков), несущие

на концах веточек шаровидные, до 5 мкм в диаметре стеригмы (head cell). На каждой стеригме до 25 спорангиев, расположенных радиально. Споры цилиндрические, 3.0×1.5 мкм, по 5 в цепочке. Половая стадия в наших исследованиях не обнаружена.

Экология и распространение. Виды рода *Piptocephalis* de Bary (Piptocephalidaceae, Zoopagales, Zoopagomycetes) являются облигатными паразитами представителей мукоровых грибов и обычно встречаются в почве, лесной подстилке и на экскрементах различных животных. Род микофильных грибов Piptocephalis представлен в настоящее время более чем 25 описанными видами (Index Fungorum. URL: http://www.indexfungorum.org), из которых семь (Piptocephalis graefenhanii H. M. Ho, P. indica B. S. Mehrotra et Baijal, P. curvata Baijal et B. S. Mehrotra, P. fimbriata M. J. Richardson et Leadb., P. debaryana B. S. Mehrotra, P. tieghemiana Matr., P. formosana H. M. Ho et P. M. Kirk) обнаружены в Тайване (Но, 2003, 2004, 2006а, 2006б; Но, Kirk, 2009). На территории Ленинградской области России было зарегистрировано шесть видов этого рода (Piptocephalis arrhiza Tiegh. et G. Le Monn., P. cruciata Tiegh., P. cylindrospora Bainier, P. freseniana de Bary, P. fusispora Tiegh., P. microcephala Tiegh.) (Naumov, 1954), в Индии – четыре вида (Piptocephalis brijmohanii Mukerji, P. debaryana, P. indica, P. tieghemiana) (Mukerji, 1968), на территории национального парка Віеbrza (Польша) – два вида (Piptocephalis fimbriata, P. lepidula (Marchal) Sacc.) и Piptocephalis sp. (Ruszkiewicz-Michalska et al., 2012, 2016). B peгионах с умеренным климатом виды Piptocephalis особенно часто отмечаются на экскрементах кроликов -31 % всех проб (Richardson, 2005).

На территории Казахстана в Заилийском Алатау ранее был обнаружен только *Piptocephalis arrhiza* в Большом Алматинском ущелье – в ризосфере абрикоса (*Armeniaca vulgaris*) в смешанном лесу (Rakhimova et al., 2019а), в ризосфере осины (*Populus tremula*) в еловом лесу; в Малом Алматинском ущелье – в ризосфере ели (*Picea schrenkiana*) и можжевельника (*Juniperus* spp.) в еловом лесу (Rakhimova et al., 2020).

Примечания. На территории Кунгей Алатау *P. cylindrospora* паразитирует на представителях родов *Absidia* Tiegh. и *Lichtheimia* Viull.: *Lichtheimia corymbifera* (Cohn) Vuill. (*Absidia corymbifera* (Cohn) Sacc. et Trotter) (306-о) и *Absidia spinosa* (305-о). Заметного ухудшения развития хозяина не вызывает. Для других представителей рода

Ріртосерһаlіs отмечен широкий круг хозяев, в частности Р. fimbriata может паразитировать на более 40 видах зигомицетовых грибов разных родов (Richardson, Leadbeater, 1972). Имеется также один вид Piptocephalis xenophila Dobbs et М. Р. English, обнаруженный недалеко от Бристоля в 1941 г. и в Канаде в 1951 г., паразитирующий на представителях рода Penicillium Link, выделенных из почвы (Dobbs, English, 1954). Этот вид также может паразитировать на ряде других грибов аскомицетов, на которых он, повидимому, растет лучше, чем на Mucorales.

Что касается отдельных морфологических признаков *P. cylindrospora*, то продольная исчерченность спорангиеносцев описана для этого вида достаточно давно и характерна для некоторых других представителей этого рода (Benjamin, 1959). Только у *P. pseudocephala* отсутствуют стеригмы, при этом мероспорангии развиваются на утолщениях, образованных на вершинах последних ветвей спорофора (Kirk, 1978).

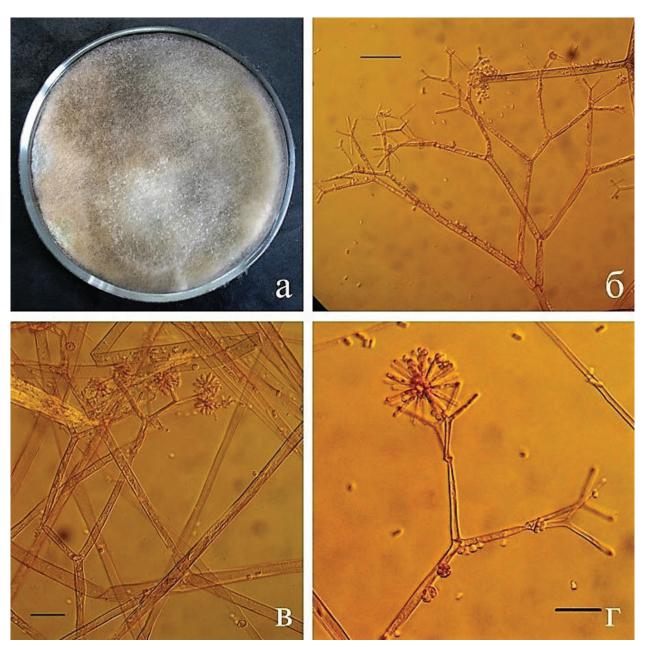


Рис. 2. Зигомицеты лесных почв Заилийского и Кунгей Алатау: а – колония $Piptocephalis\ cylindrospora$ на чашке Петри; б – спорангиеносцы $Piptocephalis\ cylindrospora$. Шкала – 15 мкм; в – спорангиеносцы и мероспорангии $Piptocephalis\ cylindrospora$. Шкала – 10 мкм; Γ – мероспорангии $Piptocephalis\ cylindrospora$. Шкала – 10 мкм.

Lichtheimia corymbifera (Cohn) Vuill. 1903, Bull. Soc. mycol. Fr. 19: 126 (рис. 3а–е).

Изученные образцы: «Казахстан, Алматинская обл., хр. Кунгей Алатау, Государственный национальный природный парк Кольсай колдери, ущ. Талды, осинник, т. 306-о, 1677 м над ур. м., 43°01′42.8″ с. ш. 78°15′29.8″ в. д. 26 VII 2020. Собр. Г. Сыпабеккызы, опр. Е. В. Рахимова»; там же, «хр. Заилийский Алатау, Иле-Алатауский национальный природный парк, Малое Алматинское ущ., хребет между р. Малой Алматинкой и Бутаковкой, западный склон, небольшое ущелье, лиственный лес, ризосфера боярышника, т. 3926, 1516 м над ур. м., 43°10′22.7″ с. ш. 77°02′17.6″ в. д. 28 VII 2020. Собр. Г. А. Урманов, опр. Е. В. Рахимова»; там же, «ущ. Кимасар, подъем на Фурмановскую сопку по хребту, граница елового леса, ризосфера ели, т. 412а, 2007 м над ур. м., 43°09'49.6" с. ш. 77°04'57.0" в. д. 10 IX 2020. Собр. Ж. Айтымбет, опр. Е. В. Рахимова»; там же, «спуск с Фурмановской сопки по р. Кимасар, граница елового леса, ризосфера ивы, т. 415в, 2005 м над ур. м., 43°09′38.1″ с. ш. 77°04'49.5" в. д. 11 IX 2020. Собр. Б. Е. Джунусканова, опр. Е. В. Рахимова». Образцы хранятся в лаборатории микологии и альгологии Института ботаники и фитоинтродукции.

Описание. Колонии быстро растущие, за 4–7 дней занимающие всю чашку Петри, пушистые, до 1 см высотой, светло-серые, светло-оливково-серые или слегка буровато-коричневатые, обратная сторона колонии неокрашенная. Мицелий состоит из толстых несептированных гиф (диаметром до 15 мкм), с единичными септами. Наблюдаются слабо развитые ризоиды. Спорангиеносцы до 250 мкм длиной, слегка желтоватые или буроватые, разветвленные, боковые ветви одиночные или группами по 2-5. Иногда наблюдается так называемый «самопаразитизм», при котором гифы гриба колонизируют спорангиеносцы, и последние выглядят пронизанными гифами. Спорангии 40-60 мкм в диаметре (верхушечные наиболее крупные – до 110 мкм), отделены от спорангиеносца септой. Колонка (колумелла) полукруглой формы, чаще всего с небольшим выступом на вершине. Споры шаровидные или слегка овальные, 3,5 × 5,5 мкм в диаметре. Половая стадия в наших исследованиях не обнаружена.

Экология и распространение. Lichtheimia corymbifera, как и представители рода Absidia, к которому этот гриб относили ранее, является космополитом, преимущественно почвенным организмом. Встречается в лесной подстилке,

гниющих субстратах растительного происхождения, контаминирует лабораторные образцы, избегает навоза и более свежих экскрементов. Оптимум температуры роста колеблется в диапазоне от 30 до 42 °C (Hoffman et al., 2007). Отмечен на территории Ленинградской области России в песчаной почве сосняка, в торфе торфяного болота (Naumov, 1954). L. corymbifera часто отмечается как патоген животных и человека; в частности, этот вид был выделен из легочной ткани погибшей от рака больной (Naumov, 1954). Кроме того, L. corymbifera может вызывать микотический аборт у коров (Knudtson, Kirkbride, 1992). На территории бывшей Чехословакии в почве обнаружено 12 видов рода Absidia (Váňová, 1980).

В лесах Заилийского Алатау до сих пор только Absidia spinosa была выделена из ризосферы Malus sieversii, Armeniaca vulgaris, Crataegus spp., Pinus sylvestris L., Populus spp., Sorbus tianschanica, Picea schrenkiana и Salix spp. В смешанных и мелколиственных лесах на высоте 1400-2000 м над ур. м. этот вид является типичным в ризосфере абрикоса, тогда как в ризосфере ели Absidia spinosa как типичный вид характерен для смешанных и мелколиственных лесов с абсолютной высотой 1700-2000 м над ур. м. и хвойных лесов на высоте 1600–1900 м над ур. м. На высотах 2000-2500 м гриб встречается достаточно редко, в ризосфере ели и ивы (Rakhimova et al., 2019c). Для Lichtheimia corymbifera характерны высоты 1677 м в Кунгей Алатау и от 1516 до 2007 м над ур. м. в Заилийском Алатау.

Примечания. Несмотря на то, что виды рода Absidia имеют общие признаки, касающиеся морфологии спорангиев, столонов, ризоидов, их можно четко разделить на три группы по эколого-физиологическим параметрам: мезофильные сапротрофы, термотолерантные сапротрофы и медленно растущие микопаразиты. Молекулярно-генетические исследования показали естественность выделения этих групп (Kochkina, 2012). В настоящее время мезофитные виды остались в роде Absidia, термотолерантные виды перенесены в род Lichtheimia, а микопаразиты Absidia parricida и A. zychae выделены в отдельный род Lentamyces Kerst. Hoffm. et K. Voigt (Hoffmann, Voigt, 2009; Kochkina, 2012).

Согласно литературным данным (Sutton et al., 2001), *Lichtheimia corymbifera* является гетероталличным видом и для получения у этого вида зигоспор требуется скрещивание совместимых штаммов.

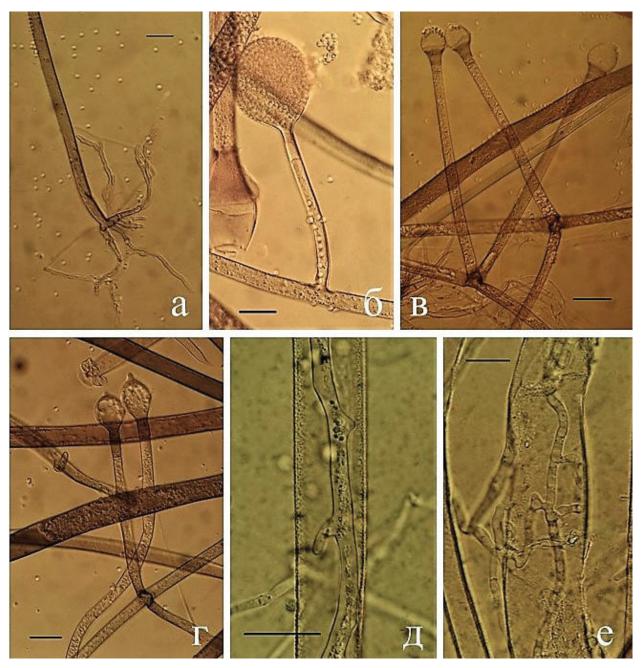


Рис. 3. Зигомицеты лесных почв Заилийского и Кунгей Алатау: а — слабо развитые ризоиды Lichtheimia corymbifera. Шкала — 20 мкм; б — спорангий Lichtheimia corymbifera. Шкала — 20 мкм; в — колонки Lichtheimia corymbifera с выростами. Шкала — 20 мкм; д — гифы внутри спорангиеносца Lichtheimia corymbifera. Шкала — 15 мкм; е — разветвленные гифы внутри спорангиеносца Lichtheimia corymbifera. Шкала — 10 мкм.

Благодарности

Материалы для статьи получены в результате идентификации грибов из почвенных образцов, собранных в ходе реализации проектов «Оценка влияния почвенного запаса микромицетов на

восстановительный потенциал лесов Заилийского Алатау после пожаров» (AP05131258) и «Получение отечественных штаммов грибов рода *Trichoderma* для улучшения почв в агробиоценозах» (AP08052881).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

Benjamin R. K. 1959. The merosporangiferous Mucorales. Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany. URL: https://scholarship.claremont.edu/aliso/vol4/iss2/5. DOI: 10.5642/aliso.19590402.05

Benny G. L. 2008. Methods used by Dr. R. K. Benjamin, and other mycologists, to isolate Zygomycetes. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany.* URL: http://scholarship.claremont.edu/aliso/vol26/iss1/8. DOI: 10.5642/aliso.20082601.08

Botanicheskaya geografiya Kazakhstana i Srednyey Azii [Botanical geography of Kazakhstan and Middle Asia (desert region)]. 2003. E. I. Rachkovskaya, E. A. Volkova, V. N. Khramtsov (eds). St. Petersburg. 424 pp. [In Russian, English] (Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). Ред. Е. И. Рачковская, Е. А. Волкова, В. Н. Храмцов. СПб., 2003. 424 с.).

Dobbs C., English M. 1954. Piptocephalis xenophila sp. nov. parasitic on non-mucorine hosts. Transactions of the British Mycological Society 37 (4): 375–389.

Ho H. M. 2003. The merosporangiferous fungi from Taiwan (III): three new records of *Piptocephalidaceae* (Zoopagales, Zygomycetes). *Taiwania* 48: 53–59.

Ho H. M. 2004. The merosporangiferous fungi from Taiwan (IV): two new records of *Piptocephalis* (Piptocephalidaceae, Zoopagales). *Taiwania* 49: 188–193.

Ho H. M. 2006a. A new species of Piptocephalis from Taiwan. Botanical Studies 47: 453-456.

Ho H. M. 20066. The merosporangiferous fungi from Taiwan (VI): two new records of *Piptocephalis* (Piptocephalidaceae, Zoopagales, Zygomycetes). *Taiwania* 51(3): 210–213.

Ho H. M., Kirk P. M. 2009. Piptocephalis formosana, a new species from Taiwan. Botanical Studies 50: 69-72.

Hoffmann K., Discher S., Voigt K. 2007. Revision of the genus Absidia (Mucorales, Zygomycetes) based on physiological, phylogenetic, and morphological characters; thermotolerant Absidia spp. form a coherent group, Mycocladiaceae fam. nov. Mycological Research 111(10): 1169–1183. DOI: 10.1016/j.mycres.2007.07.002

Hoffmann K., Voigt K. 2009. Absidia parricida plays a dominant role in biotrophic fusion parasitism among mucoralean fungi (Zygomycetes): Lentamyces, a new genus for A. parricida and A. zychae. Plant Biology 11: 537–554. Index Fungorum [2021]. URL: http://www.indexfungorum.org (Accessed 24 January 2021).

Kirk P. M. 1978. A new and unusual species of *Piptocephalis* (Mucorales). *Transactions of the British Mycological Society* 70(4): 335–340.

Knudtson W. U., Kirkbride C. A. 1992. Fungi associated with bovine abortion in the northern plains states (USA). *Iournal of Veterinary Diagnostic Investigation* 4: 181–185.

Kochkina G. A. 2012. Zygomycetes, new in systematics, taxonomy, and identification. Mycology and phytopathology 46(3): 161-171. [In Russian] (**Кочкина Г. А.** Зигомицеты, новое в систематике, таксономии и идентификации // Микология и фитопатология, 2012. 46(3): 161-171).

Mukerji K. G. 1968. Fungi of Delhi: IV. A new species of Piptocephalis from India. Mycologia 60 (2): 326–330. Naumov N. A. 1954. Flora gribov Leningradskoy oblasti. I. Arkhimitsety i fikomitsety [Flora of mushrooms of

Naumov N. A. 1954. *Flora gribov Leningradskoy oblasti. 1. Arknimitsety i Jikomitsety [Flora of mushrooms of the Leningrad Region. 1. Archycetes and phycomycetes*]. Moscow: USSR Academy of Sciences Press. 182 pp. [In Russian] (*Наумов Н. А.* Флора грибов Ленинградской области. 1. Архимицеты и фикомицеты. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 182 с.).

Pidoplichko N. M, Milko A. A. 1971. *Atlas mukoralnykh gribov* [*Atlas of Mucorales fungi*]. Kiev: Naukova dumka. 117 pp. [In Russian] (*Пидопличко Н. М., Милько А. А.* Атлас мукоральных грибов. Киев: Наукова думка, 1971. 117 с.).

Rakhimova Y. V., Assylbek A. M., Yermekova B. D., Jetigenova U. K., Kyzmetova L. A. 2019a. Comparative analysis of the diversity of soil Zygomycetes of some gorges of Transily Alatau (Kazakhstan). *Problemy sovremennoy nauki b obrasovaniya* [*Problems of modern science and education*] 9(142): 47–52. [In Russian]. (*Paxимова Е. В., Асылбек А. М., Ермекова Б. Д., Джетигенова У. К., Кызметова Л. А.* Сравнительный анализ разнообразия почвенных зигомицетов некоторых ущелий Заилийского Алатау (Казахстан) // Проблемы современной науки и образования, 2019а. № 9(142). С. 47–52).

Rakhimova Y. V., Assylbek A. M., Yermekova B. D., Kyzmetova L. A., Jetigenova U. K. 2020. Structure of soil fungi complexes associated with rhizosphere of woody plants of the Zailisky Alatau (Kazakhstan). Current Research in Environmental & Applied Mycology (Journal of Fungal Biology) 10, 1: 206–223. DOI: 10.5943/cream/10/1/21

Rakhimova Y. V., Kyzmetova L. A., Assylbek A. M., Yermekova B. D. 2019b. Diversity of Zygomycetes associated with the rhizosphere of woody plants from Ile-Alatau national park (Kazakhstan). *Current Research in Environmental & Applied Mycology* 9, 1: 53–65. DOI: 10.5943/cream/9/1/6

Rakhimova Y. V., Kyzmetova L. A., Assylbek A. M., Yermekova B. D. 2019c. Features of the morphology and distribution of Absidia spinosa in the forests of the Trans-Ili Alatau (Kazakhstan). In: Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia: a collection of scientific articles based on the materials of the XVIII International Scientific and Practical Conference. Barnaul: AltSU Publishing House. Pp. 169–173. [In Russian] (Рахимова Е. В., Кызметова Л. А., Асылбек А. М., Ермекова Б. Д. Особенности морфологии и распространение Absidia spinosa в

лесах Заилийского Алатау (Казахстан) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник науч. ст. по материалам XVIII междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2019. С. 169–173). DOI: 10.14258/pbssm.2019033

Richardson M. J. 2005. The occurrence and distribution of *Piptocephalis*, *Syncephalis* and *Chaetocladium* species on dung. *Mycological Research* 109(12): 1425–1428. DOI: 10.1017/s0953756205004107

Richardson M. J., Leadbeater G. 1972. Piptocephalis fimbriata sp. nov., and observations on the occurrence of Piptocephalis and Syncephalis. Transactions of the British Mycological Society 58(2): 205–215.

Ruszkiewicz-Michalska M., Balazy S., Chelkowski J., Dynowska M., Pawlowska J., Sucharzewska E., Szkodzik J., Tkaczuk C., Wilk M., Wrzosek M. 2016. Preliminary studies of fungi in the Biebrza National Park (NE Poland). III. Micromycetes – new data. Acta mycologica 50(2): 1067–1095. DOI: 10.5586/am.1067

Ruszkiewicz-Michalska M., Tkaczuk C., Dynowska M., Sucharzewska E., Szkodzik J., Wrzosek M. 2012. Preliminary studies of fungi in the Biebrza National Park (NE Poland). I. Micromycetes. Acta mycologica 47(2): 213–234. DOI: 10.5586/am.2012.026

Shvartsman S. R., Vasyagina M. P., Byzova Z. M., Filimonova N. M. 1973. Flora sporovykh rasteniy Kazakhstana. T. 8. Nesovershennyye griby — Fungi imperfecti (Deuteromycetes). 1. Moniliales. [Flora of spore plants in Kazakhstan. Vol. 8. Imperfect mushrooms — Fungi impetfecti (Deuteromycetes). 1. Moniliales]. Alma-Ata: Gylym. 526 pp. [In Russian] (Шварцман С. Р., Васягина М. П., Вызова З. М., Филимонова Н. М. Флора споровых растений Казахстана. Т. 8. Несовершенные грибы — Fungi imperfecti (Deuteromycetes). 1. Moniliales. Алма-Ата: Гылым, 1973. 526 с.).

Shvartsman S. R., Vasyagina M. P., Byzova Z. M., Filimonova N. M. 1975. Flora sporovykh rasteniy Kazakhstana. T. 8. Nesovershennyye griby — Fungi imperfecti (Deuteromycetes). 2. Moniliales [Flora of spore plants in Kazakhstan. Vol. 8. Imperfect mushrooms — Fungi impetfecti (Deuteromycetes). 2. Moniliales]. Alma-Ata: Gylym. 516 pp. [In Russian] (Шварцман С. Р., Васягина М. П., Вызова З. М., Филимонова Н. М. Флора споровых растений Казахстана. Т. 8. Несовершенные грибы — Fungi imperfecti (Deuteromycetes). 2. Moniliales. Алма-Ата: Гылым, 1975. 516 с.).

Sutton D., Fothergill A., Rinaldi M. 2001. Guid to clinically significant fungi. Moscow: Mir. 468 pp. Váňová M. 1980. Genus Absidia van Tiegh. (Mucorales) in Czechoslovakia. Česká mycologie 34(3): 113–122.