



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.147>

Д.В. ЛЕОНТЬЄВ

Харківська державна зооветеринарна академія

вул. Академічна, 1, Мала Данилівка, м. Харків, 62341, Україна

ПЕРСПЕКТИВИ СТВОРЕННЯ ФІЛОГЕНЕТИЧНОЇ СИСТЕМИ МІКСОМІЦЕТІВ (*MYXOGASTREA*)

Леонтьєв Д.В. Перспективи створення філогенетичної системи міксоміцетів (*Myxogastrea*). – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 147–155.

Розглянуто історію формування і розвитку уявлень про філогенетичні зв'язки в межах класу *Myxogastrea*. Показано, що дослідження, засновані на використанні різних генетичних маркерів, підтверджують поділ міксоміцетів на дві головні клади – *Lucisporidia* та *Columellidia*. Структура еволюційних зв'язків у межах групи не відповідає традиційній п'ятипорядковій системі та спонукає до її реформування. На підставі літературних джерел і власних філогенетичних досліджень запропоновано пілотний варіант філогенетичної системи міксоміцетів, яка має таку структуру: *COLUMELLIDIA: Echinostelianaes: Echinosteliales (Echinosteliaceae, Clastodermataceae); Stemonitianaes: Meridermatales (Meridermataceae), Stemonitales (Stemonitaceae, Comatrichaceae), Lamprodermatales (Lamprodermataceae, Physaraceae, Kelleroxymyaceae, Didymiaceae). LUCISPORIDIA: Cribrarians: Cribrariales (Cribrariaceae), Trichianaes: Reticulariales (Reticulariaceae), Liceales (Liceaceae), Trichiales (Dianemataceae, Trichiaceae).*

Ключові слова: 18S рДНК, 5'-домен, *Amoebozoa*, EF-1 α , ITS-1, молекулярна філогенія

Міксоміцети, або міксогастрові слизивики (*Myxogastrea*) – група нижчих амебоїдних еукаріотів, здатних до утворення макроскопічних плодових тіл складної будови. У сучасній філогенетичній системі їх розглядають як монофілетичний клас, що займає таке положення: домен *Eukarya* Woese (1977), = *Eukaryota* Chatton (1925): субдомен *Amorphea* Adl et al. (2012), = *Unikonta* Cavalier-Smith (2002) pro parte: царство *Amoebozoa* Lühe (1913) emend. Cavalier-Smith (1998), = *Eumycetozoa* Zopf (1884) emend. Olive (1975): підцарство *Conosa* Cavalier-Smith (1998): відділ *Mycetozoa* de Bary (1859): підвідділ *Macromycetozoa* Fiore-Donno et al. (2010): клас *Myxogastrea* Cavalier-Smith et al. (2004) emend. Fiore-Donno et al. (2010), = *Myxogastrina* T. Macbr. (1899) pro parte (див. Cavalier-Smith et al., 2004; Fiore-Donno et al., 2009; Adl et al., 2012; Cavalier-Smith, 2013).

Хоча перші відомості про міксоміцети були опубліковані ще в 1656 р. (Pancovius, 1656), спроба об'єднання відомих родів цих організмів у родини

здійснена лише в 1826 р. французьким ботаником Ф.Ф. Шевальє (Chevalier, 1826). Першу ж цілісну систему міксоміцетів, побудовану з використанням комплексу послідовно застосованих критеріїв, розробив Й.Т. Ростафінський (Rostafinski, 1875), який за кольором спорової маси розділив досліджувану групу на два «підрозділи»: *Amaurosporeae* (Темноспорові) і *Lamprosporeae* (Світлоспорові). У середині ХХ ст., під впливом попередніх праць Ж. Массі, Т. Макбрайда та Є. Яна, американські мікологи Дж. У. Мартін та К. Алексопулос створили добре обґрунтовану систему, в якій міксоміцети поділили вже на п'ять порядків: *Echinosteliales* G.W. Martin, *Liceales* E. Jahn, *Physarales* T. Macbr. (= *Calcareae* Rostaf., *Calcarineae* Lister, *Lithodermeae* Masee), *Stemonitales* T. Macbr. (= *Amaurochaeteeae* Rostaf., *Amaurochaetineae* Lister, *Columelliferae* Masee) та *Trichiales* T. Macbr. (= *Calonemeae* Rostaf., *Calotricheae* Masee) (Masee, 1892; Macbride, 1925; Jahn, 1928, Martin, Alexopoulos, 1969). Система Мартіна й Алексопулуса здобула всесвітнє визнання і не зазнала суттєвих змін у роботах, опублікованих монографіями групи в подальші роки (Farr,

1976; Nannenga-Bremekamp, 1991; Neubert et al., 1993; Lado, Pando, 1997; Ing, 1999). Хронологічно остання авторська система міксоміцетів, створена М. Пуляном та ін. у 2011 р., також ґрунтується на ідеях Мартіна й Алексополуса (Poulain et al., 2011).

Усі системи міксоміцетів, створені протягом двохсотрічної історії спеціалізованих досліджень цих організмів, будувалися на комплексі морфологічних ознак плодових тіл (спорофорів). Критичні зауваження щодо здатності подібних систем адекватно відображати філогенетичні взаємини всередині класу з'явилися ще в 1970-ті рр. (Eliasson, 1977), але пошук прийнятної альтернативи використаним у них критеріям тривав десятиліття. Такою альтернативою стала реконструкція філогенетичних зв'язків шляхом порівняльного аналізу нуклеотидних послідовностей консервативних генів (Patterson, Sogin, 1993).

Молекулярним маркером, оптимальним для дослідження філогенезу міксоміцетів, виявилася група генів рибосомної РНК (Wikmark et al., 2007; Fiore-Donno et al., 2005, 2008, 2010). Їхньою суттєвою перевагою є те, що в багатьох еукаріотів, зокрема в міксоміцетів, вони представлені у вигляді кількох сот екстрахромосомних копій, так званих міні-хромосом (Nandipati et al., 2012) або рДНК (Johanssen et al., 1992), що значно полегшує їх виокремлення з клітини. Крім того, рДНК зазвичай не набуває гетерозиготного стану, оскільки ампліфікації піддається лише один з її алельних варіантів (Ferris et al., 1983). Це, в свою чергу, істотно спрощує ідентифікацію нуклеотидних послідовностей у процесі секвенування.

Серед функціональних ділянок рДНК у таксономії міксоміцетів найбільшу ефективність показав 5'-домен гена 18S рРНК малої субодиниці рибосоми (SSU), що містить 19 дволанцюгових шпильок – геліксів, утворених константними паліндромними послідовностями (Fiore-Donno et al., 2005, 2008). 5'-домен 18S рРНК міксоміцетів відповідає більшості вимог до філогенетичних маркерів. Він наявний у всіх еукаріотів (і має прокаріотичний гомолог – I домен 16S рДНК), не містить інтронів, обмежений з обох кінців консервативними ділянками, що успішно зв'язуються з універсальними праймерами та, нарешті, містить поліморфні гелікси E8_1, E10, E10_1 та E11, будова яких відрізняється навіть у споріднених видів (Fiore-Donno et al., 2012).

Дослідження філогенезу міксоміцетів із використанням рДНК як молекулярного маркера були розпочаті на матеріалі кількох належних до цієї групи модельних об'єктів, які добре культивуються в лабораторних умовах: *Didymium nigripes* (Link) Fr., *Fuligo septica* (L.) F.H. Wigg., *Physarum polycephalum* Schwein. Одержані результати дали змогу визначити місце міксоміцетів у філогенетичній системі органічного світу (Baldauf, Doolittle, 1997; Fiore-Donno et al., 2005). Втім, оскільки всі перераховані модельні види належать до порядку *Physarales*, їхнє дослідження не пролило світла на генеалогічні відносини між іншими порядками міксоміцетів.

Перша спроба з'ясування філогенетичних зв'язків між основними групами міксоміцетів здійснена колективом авторів під керівництвом А.Ф. Фіоре-Донно у 2005 р. Вони провели секвенування 18S рДНК та гена EF1 α в 11 видів міксоміцетів з усіх п'яти порядків і дійшли висновку, що досліджувані організми формують монофілетичну групу, в межах якої виокремлюються три кластери. Перший із них об'єднує представників *Stemonitales* та *Physarales*, спільною рисою яких є темні спори (темно-коричневі або чорні в масі, інтенсивно забарвлені, якщо розглядати їх у наскрізному світлі). Другий кластер охоплює *Liceales* та *Trichiales*, які мають яскраво забарвлені спори (червоні, помаранчеві, рожеві, жовті, зеленуваті або коричневі в масі, прозорі та майже безбарвні в наскрізному світлі). Нарешті, третій кластер представлений порядком *Echinosteliales*, що займає базальне положення в кладограмі, але тяжіє до темноспорової групи (Fiore-Donno et al., 2005).

На підставі цих даних Т. Кавальє-Сміт, користуючись зоологічною номенклатурою, розділив клас *Myxogastrea* на два надряди, що мали значно більший обсяг, аніж традиційні порядки Мартіна й Алексополуса. Перший із них, *Columellidia* (колумелові), поєднав темноспорові міксоміцети, або *Fuscisporidia* (*Stemonitales* та *Physarales*), а також споріднений із ними порядок *Echinosteliales*. Ці три порядки, незалежно від кольору спорової маси, характеризуються первинною наявністю колумели, що є продовженням ніжки. Інший надряд, *Lucisporidia* (світлоспорові), об'єднав представників *Liceales* та *Trichiales* (Cavalier-Smith, 2013). Слід зауважити, що така структура філогенетичних зв'язків у загальних рисах відповідає класичним системам Ростафінського (Rostafinski, 1875), Лістера (Lister, 1894, 1925) і Хагельстайна (Hagelstein,

1944). Ті самі системи, які надавали всім 4–5 порядкам статусу рівноправних продуктів адаптивної радіації (Massee, 1892; Macbride, 1922; Martin, Alexopoulos, 1969; Nannenga-Bremekamp, 1991; Poulain et al., 2011), виявилися недостатньо точним відображенням філогенезу досліджуваної групи. Були спростовані також припущення про розмежування цього класу на підставі наявності або відсутності капіліцію або вапняних відкладень (Raunkjær, 1888–1889; Jacewski, 1907; Torrend, 1907). Не підтвердилася і пропозиція Росса (Ross, 1973) щодо виділення стемонітових в окремий підклас *Stemonitomycetidae* за ознакою субгіпоталічно-го розвитку спорофорів.

Наступним кроком у дослідженні філогенезу міксоміцетів стало з'ясування еволюційних зв'язків між окремими видами й надвидовими таксонами в межах темноспорової (колумелової) та світлоспорової груп із використанням декількох молекулярних маркерів: 18S рДНК, генів рРНК великої субодиниці рибосоми (LSU), гена еукаріотичного фактора елонгації EF-1 α , спейсера ITS1 та інтронів I групи в складі рДНК. Результатами цих досліджень підтверджено, що в класі *Columellidia* базальне положення займають *Echinostaliales*, до яких належать декілька досліджених видів *Echinostelium* (Fiore-Donno et al., 2008, 2012), монотипний рід *Barbeyella* (Fiore-Donno et al., 2012), а також безніжковий мікроскопічний міксоміцет *Semimorula*, положення якого стало об'єктом тривалих дискусій (Fiore-Donno et al., 2009) (автори родів наведені нижче). Місце роду *Clastoderma* досі не з'ясовано, втім, є підстави вважати, що він також належить до *Echinostaliales*, оскільки демонструє весь комплекс ознак цього порядку: складену з гранулярного матеріалу ніжку, колумелу з нерозгалуженою основою та нитчастий капіліцій (Poulain et al., 2012).

Власне темноспорові міксоміцети, як з'ясувалося, розділяються на три класи, дві з яких частково збігаються з класичними *Stemonitales* та *Physarales*. Перша, найвідокремленіша класа, утворена родом *Meriderma*, відомим до 2011 р. як «*Lamproderma atrosporum* group» (Fiore-Donno et al., 2008, 2012; Poulain et al., 2011). Ця група характеризується розщепленням дозрілого перидію на полігональні пластини, зрослі із закінченнями ниток капіліцію. Встановлено, що до вказаної класи належать принаймні чотири види роду *Meriderma*: *M. aggregatum* M. Meyer et M. Poulain ad int., *M. carestiae* (Ces. et De Not.) M. Meyer et M.

Poulain, *M. cribrarioides* (Fr.) Mar. Mey. et Poulain, *M. fuscatum* (Meyl.) Mar. Mey. et Poulain, а також проблемний вид *Collaria rubens* (Lister) Nann.-Bremek. (= *Comatricha rubens* Lister) (Fiore-Donno et al., 2008, 2012).

Друга класа темноспорових міксоміцетів об'єднує переважно більшість видів *Stemonitales*, а саме ті з них, які характеризуються перидієм, що цілковито зникає під час дозрівання. Ця група, в свою чергу, розділяється на дві класи – «стемонітисову» та «коматрихову». До *Stemonitis*-класи належать досліджені види родів *Stemonitis*, *Symphytocarpus* та *Macbrideola*, причому останній із них закономірно займає у класі базальне положення (Fiore-Donno et al., 2008, 2012). Усі представники *Stemonitis*-класи мають ніжки, основа яких утворена рогоподібним матеріалом.

На відміну від них, представники *Comatricha*-класи, яка об'єднує види родів *Amaurochaete*, *Brefeldia*, *Comatricha*, *Enerthenema* та *Paradiacheopsis*, відзначаються волокнистою основою ніжки (або, в разі її відсутності, – аналогічною структурою псевдокапіліцію, утвореного рештками ніжок і колумел). Слід зауважити, що філогенія підтвердила поліфілетичний характер роду *Comatricha*: *C. nigricapillitia* (Nann.-Bremek. et Bozonnet) A. Castillo, G. Moreno et Illana споріднена з *Enerthenema melanospermum* T. Macbr. et G.W. Martin, *C. nigra* (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schröt. – з *Paradiacheopsis solitaria* (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., а нівальні види *C. anastomosans* Kowalski, *C. pseudoalpina* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez et Illana та *C. sinuatocolumellata* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez et Illana наближені до *Brefeldia maxima* (Fr.) Rostaf. (Fiore-Donno et al., 2008, 2011, 2012). Окремо зауважимо, що запропоновані в минулому родини *Amaurochaetaceae* Rostaf. ex Cooke та *Brefeldiaceae* Rostaf. ex Cooke наразі вбачаються штучними.

Третя класа темноспорових міксоміцетів об'єднує всіх без винятку *Physarales*, а також останню частину *Stemonitales*, що мають пливчастий, не пов'язаний із капіліцієм перидій, який зберігається під час дозрівання. Ці представники *Stemonitales* формують відокремлену від *Physarales* гілку, до якої відносять усіх досліджених представників родів *Lamproderma* (22 види), *Colloderma* (2), *Diacheopsis* (2) та *Elaeomyxa* (1 вид). Слід зазначити, що всі представники родів *Colloderma*, *Diacheopsis* та *Elaeomyxa* виявилися розподіленими по окремих гілках дерева роду *Lamproderma* і жоден із них не

сформував окремої субклади. Так, *C. robustum* Meyl. відносять до однієї гілки з *E. cerifera* (G. Lister) Hagelst. та *L. muscorum* ad int., тоді як *C. oculatum* (C. Lippert) G. Lister споріднена з *L. sauteri* Rostaf., *L. maculatum* Kowalski та *L. pseudomaculatum* Mar. Mey. et Poulain. Спираючись на ці результати, автори дійшли висновку, що роди *Colloderma* і *Diacheopsis* є штучними об'єднаннями видів *Lamproderma*, які втратили ніжки і набули плазмодіокарпної морфології (Fiore-Donno et al., 2008, 2012). Це, звичайно, має призвести до ліквідації прийнятих у низці систем родин *Collodermataceae* Lister та *Elaeomyxaceae* Hagelst. ex M.L. Farr et H.W. Keller.

Представники класичного порядку *Physarales* формують дві головні еволюційні гілки, що відповідають традиційним родинам *Didymiaceae* і *Physaraceae*. До *Didymiaceae*, у свою чергу, належать класичні роди *Diachea*, *Diderma*, *Didymium*, *Lepidoderma* та *Mucilago*, морфологічні межі яких отримали міцну молекулярно-генетичну підтримку (Nandipati et al., 2012). Певна неузгодженість зберігається щодо положення монотипного роду *Protophysrum*. Спочатку його визначили як найбільш відокремленого представника *Physarales* (Fiore-Donno et al., 2008), а пізніше, у ґрунтовнішому дослідженні, він опинився у складі *Didymiaceae*, поряд із *Mucilago crustacea* F.H. Wigg. та *Didymium dubium* Rostaf. (Fiore-Donno et al., 2012). Окремі види роду *Didymium* також мають невизначене положення: *D. anellus* Morgan, можливо, ближчий до *Diderma*, аніж власне до *Didymium*, а *D. dubium*, як вказувалося вище, споріднений із *Mucilago* та *Protophysarum* (Fiore-Donno et al., 2012).

На відміну від *Didymiaceae*, родова система *Physaraceae* під тиском молекулярно-генетичних даних розпалася. Найголовнішою і досі не вирішеною проблемою виявилася парафілетичність родів *Physarum* та *Badhamia*, підтверджена шляхом незалежного порівняння нуклеотидних послідовностей генів SSU та LSU рРНК, EF-1 α та ITS1 (Nandipati et al., 2012; Fiore-Donno et al., 2012). Види *Physarum* формують принаймні три добре відокремлені клади, до двох з яких належать також види роду *Badhamia*: 1) *Ph. roseum* Berk. et Broome, *Ph. pusillum* (Berk. et M.A. Curtis) G. Lister, *B. melanospora* Speg.; 2) *Ph. flavicomum* Berk., *Ph. rigidum* G. Lister) G. Lister, *Ph. polycephalum* Schwein., *B. utricularis* (Bull.) Berk.; 3) *Ph. cinereum* (Batsch) Pers., *Ph. didermoides* (Pers.) Rostaf., *Ph. compressum* Alb. et Schwein. (Nandipati et al., 2012). Окремі клади утворюють

види родів *Fuligo*, *Physarella*, *Leocarpus* та *Craterium*, відокремленість яких можна вважати попередньо підтвердженою (Nandipati et al., 2012; Fiore-Donno et al., 2012).

Своєрідне положення серед темноспорових міксоміцетів займає монотипний рід *Kelleromyxa*, встановлений на основі виду *Licea fimicola* Dearn. et Bisby, у зв'язку з виявленими в останнього трубчастим капіліцієм та вапняними відкладеннями (Eliasson et al., 1991). Молекулярна філогенія розташовує *Kelleromyxa fimicola* (Dearn. et Bisby) Eliasson у межах темноспорових міксоміцетів, однак не поєднує з жодною з головних родин цієї надгрупи, що зумовило створення нещодавно для цього роду окремої родини *Kelleromyxaceae* (Erastova et al., 2013).

Філогенія світлоспорових міксоміцетів досліджена у піонерській праці А.М. Фіоре-Донно зі співавторами у 2013 р. На матеріалі 35 видів із 18 родів (82% відомих родів групи), з використанням двох молекулярних маркерів, 18S рДНК та EF-1 α , авторка показала, що філогенія *Lucisporidia* має вигляд східчастого дерева (Lukashov, 2009; Hall et al., 2011), яке складається з послідовності груп, дедалі більше відокремлених від усіх інших. Найбільш віддалена у системі світлоспорових – клада, що відповідає родині *Cribrariaceae* та включає два роди – *Cribraria* і *Lindbladia*. Таке розташування не відповідає положенню *Cribrariaceae* у сучасній морфологічній системі, де ця родина, разом із кількома іншими, утворювала порядок *Liceales* (Poulain et al., 2011).

Друга та третя дивергенції відокремлюють від еволюційного дерева *Lucisporidia* родини *Reticulariaceae* і *Liceaceae* у вказаній послідовності. Перша родина представлена в обговорюваному дослідженні п'ятьма видами з трьох родів: *Tubifera ferruginosa* (Batsch) J.F. Gmel., *T. dictyoderma* Nann.-Bremek. et Loer., *Reticularia jurana* Meyl., *R. lycoperdon* Bull. та *Lycogala epidendrum* (L.) Fr. Ці види формують добре відокремлену кладу, що вказує на монофілетичну природу класичної родини *Reticulariaceae*, причому, всупереч припущенням низки авторів (Lister, 1894; Torrend, 1907; Macbride, 1922), рід *Lycogala* не відокремлений від *Tubifera* та *Reticularia* і не формує окремої родини, чи, тим паче, порядку.

Родина *Liceaceae* представлена в дослідженні чотирма видами роду *Licea*: *L. castanea* G. Lister, *L. marginata* Nann.-Bremek., *L. parasitica* (Zukal) G.W. Martin та *L. variabilis* Schrad. Три з

них утворили добре окреслений філогенетичний кластер, що займає проміжне положення між *Reticulariaceae* і *Trichiales*. А от останній із видів, *L. variabilis*, належить до цілком іншої гілки філограми (див. нижче).

Усіх представників світлоспорових міксоміцетів, що не належать до *Cribrariaceae*, *Liceaceae* та *Reticulariaceae*, відносять до класичного порядку *Trichiales*, який на нинішньому етапі досліджень виявляється значно більш цілісною та обґрунтованою групою, аніж *Liceales*. Втім, послідовність дивергенцій у цій групі остаточно ще не з'ясована, тож ми розглянемо її основні кластери в тому порядку, в якому вони наведені в оригінальній роботі (Fiore-Donno et al., 2013).

Клада *Trichiales* складається з п'яти субклад. Перша з них об'єднує представників родин *Dianemataceae* (*Calomyxa*, *Dianema*), *Trichiaceae* (*Prototrichia*) та *Dictydiaethaliaceae* (*Dictydiaethalium*), а також окремий вид роду *Licea* – *L. variabilis*. У морфологічній системі міксоміцетів *Dictydiaethalium* та *L. variabilis* належали до порядку *Liceales*, оскільки не мають справжнього капіліцію. Таким чином, підтвердилося, що ця ознака конвергентної природи: окремі види міксоміцетів, незалежно один від одного, могли утворювати або втрачати капіліції. Водночас усіх представників обговорюваної субклади об'єднує наявність товстостінних спор, орнаментованих тонкими та довгими шипиками (голочками), а також, за наявності капіліцію або псевдокапіліцію, – схильність до їхнього розташування у вигляді паралельних вертикальних тяжів (Fiore-Donno et al., 2013).

Друга субклада порядку *Trichiales* складається з кількох видів двох різних родів (*Hemitrichia abietina* (Wigand) G. Lister, *H. calyculata* (Speg.) M.L. Farr та *Trichia decipiens* M.A. Curtis), яких об'єднує лише одна унікальна ознака – наявність ніжки, заповненої сферичними клітинами. Відкриття цієї групи стало цілковитою несподіванкою: жодна з опублікованих систем міксоміцетів не містила таксона, який би відповідав даній гілці філограми (Fiore-Donno et al., 2013).

Третя субклада об'єднує всі досліджені види роду *Arcyria*, а також монотипний рід *Arcyodes*, і відповідає родині *Arcyriaceae* в розумінні Массі (Masse, 1892) та Макбрайда (Macbride, 1922), але не в трактуванні інших авторів (Rostafinski, 1875; Lister, 1894, 1925; Nannenga-Bremekamp, 1991; Neubert et al., 1993; Lado, Pando, 1997; Poulin et al.,

2011). *Arcyodes* займає в межах клади парафілетичне положення і за результатами дослідження має об'єднуватися з родом *Arcyria*.

Четверта субклада порядку *Trichiales* включає три досліджені види роду *Perichaena*: *P. corticalis* (Batsch) Rostaf., *P. depressa* Lib. та *P. luteola* (Kowalski) Gilert. Усі вони формують добре відокремлену монофілетичну групу. Втім, твердити про монофілетичність роду *Perichaena* передчасно, оскільки він охоплює 29 видів з доволі різноманітною макро- й мікроморфологією. Якщо види, досліджені А.М. Фіоре-Донно, мають сидячі спорокарпи з кришечками і бородавчасті нитки капіліцію (Fiore-Donno et al., 2013), то в інших представників роду спорофори представлені сидячими та стебельчастими спорокарпами, плазмодіокарпами і навіть невеличкими псевдоеталями, капіліцій та спори відзначаються різноманітною орнаментациєю. Дослідницька група (Walker et al., 2015) встановила, що інші види роду – *P. chrysosperma* (Curr.) Lister, *P. pedata* (Lister et G. Lister) Lister ex E. Jahn та *P. longipes* L. Walker, Leontyev, S.L. Stephenson ad int. – формують відокремлену філогенетичну гілку.

Нарешті, п'ята субклада порядку *Trichiales* об'єднала більшу частину видів роду *Trichia* (*T. varia* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., *T. sordida* Johannesen, *T. scabra* Rostaf., *T. persimilis* P. Karst.), а також усіх досліджених представників *Metatrichia* (*M. floriformis* (Schwein.) Nann.-Bremek., *M. vesparia* (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin et Alexop.), *Oligonema* (*O. flavidum* (Peck) Peck, *O. schweinitzii* (Berk.) G.W. Martin) та *Cornuvia* (*C. serpula* (Wigand) Rostaf.). Слід зауважити, що жоден із названих родів не формує відокремленої монофілетичної групи. Оскільки в суміжних кластерах відгалуження подібного рівня спорідненості властиві видам одного роду (*Arcyria*, *Perichaena*), доцільним буде припущення, що роди *Metatrichia*, *Oligonema* та *Cornuvia* мають об'єднуватися з родом *Trichia* (Fiore-Donno et al., 2013).

Дослідження, здійснені автором цих рядків у співавторстві з М. Шніттлером (Грайфсвальдський університет, Німеччина) та С.Л. Стівенсоном (Арканзаський університет, США), показали, що в межах клади *Reticulariaceae* існують принаймні чотири субклади родового рівня: *Alwisia*, *Lycogala*, *Reticularia* та *Tubifera* (Leontyev et al., 2014a, b, 2015). Перший із вказаних родів був описаний наприкінці XIX ст. і в подальшому приєднаний до роду *Tubifera*, однак аналіз нуклеотидних послідов-

ностей 5'-домена 18S рДНК показав відокремленість *Alwisia* від *Tubifera* і його базальне положення у складі *Reticulariaceae* (Leontyev, 2014a).

Серед видів роду *Reticularia* до обговорюваного дослідження ми залучили чотири: *R. jurana* Meyl., *R. splendens* Morgan, *R. lycoperdon* Bull. та *R. olivacea* (Ehrenb.) Fr. Перші три з них підтвердили свою монофілетичність і приналежність до однієї гілки філограми, тоді як остання, *R. olivacea* (Ehrenb.) Fr., виявилася представником *Cribrariaceae*, спорідненим із *Lindbladia tubulina* Fr. (Leontyev et al., 2015). Відомо, що *R. olivacea*, разом із близькоспорідними *R. simulans* (Rostaf.) D.W. Mitch. та *R. liceoides* (Lister) Nann.-Bremek., відрізняється від усіх інших представників *Reticulariaceae* наявністю бородавчастих спор, оливковим забарвленням спорової маси та чорною пігментацією недозрілих спорофорів (Neubert et al., 1993; Poulain et al., 2011). Усі ці ознаки наближують вказані види до *Cribrariaceae*. На цій підставі Ростафінський (Rostafiński, 1875) створив монотипний рід *Licaethalium* Rostaf. і запропонував нову комбінацію *L. olivaceum* (Ehrenb.) Rostaf. для *R. olivacea* (інші оливковоспорові види роду *Reticularia* ще не були відомі). На жаль, пропозицію автора не підтримав жоден із його послідовників. Втім, результати порівняння послідовностей 18S рДНК доводять, що дослідник мав рацію (Leontyev et al., 2015), як і в разі поділу міксоміцетів на світло- і темноспорові. Перенесення *Licaethalium* до *Cribrariaceae* дає змогу продовжити умовний ряд морфологічної еволюції родини *Cribrariaceae* від роду *Cribraria*, що має вільні незрілі спорокарпи, через рід *Lindbladia* із напівзрослими спорокарпами, до власне *Licaethalium*, в якого спорокарпи цілковито зрослися, утворивши еталій.

Відомості щодо генеалогічних зв'язків усередині класу міксоміцетів спонукають до перегляду прийнятої системи досліджуваної групи. Втім, жодна ієрархічна класифікація цих організмів, побудована на основі молекулярно-філогенетичних даних, на момент написання цієї статті не була оприлюднена. Ми пропонуємо пробний варіант авторської системи, що ґрунтується на даних молекулярної філогенії – як власних (Leontyev et al., 2014a, b, 2015), так і відомих із літературних джерел (Fiore-Donno et al., 2005, 2008, 2009, 2010, 2012, 2013; Nandipati et al., 2012; Erastova et al., 2013).

CLASSIS / КЛАС MYXOGASTREA Cavalier-Smith. et al. (2004) emend. Fiore-Donno et al. (2010), = *Myxogastria* T. Macbr. (1899) pro parte:

SUBCLASSIS / ПІДКЛАС COLUMELLIDIA Cavalier-Smith. (2012) ut superordo:

***SUPERORDO / НАДПОРЯДОК ECHINOSTELIANAE** Leontyev superord. nov., typus *Echinostelium* de Bary in Rostaf., Versuch eines Systems der Mycetozoen: 7 (1873):

Ordo / Порядок Echinosteliales G.W. Martin (1960):

Familia / Родина Echinosteliaceae Rostaf.: *Barbeyella* Meyl., *Echinostelium* de Bary in Rostaf. (incl. *Semimorula* E.F. Haskins, McGuinn. et C.S. Berry);

Familia / Родина Clastodermataceae Alexop. et T.E. Brooks: *Clastoderma* A. Blytt.

***SUPERORDO / НАДПОРЯДОК STEMONITIANAE** Leontyev superord. nov., typus *Stemonitis* Gled., Methodus fungorum exhibens: 140 (1753); = *Amaurosporeae* Rostaf. (1873) pro parte:

***Ordo / Порядок Meridermatales** Leontyev ordo nov., typus *Meriderma* Mar. Mey. et Poulain: 551 (2011):

***Familia / Родина Meridermataceae** Leontyev fam. nov., typus et genus singularis *Meriderma* Mar. Mey. et Poulain: 551 (2011).

Ordo / Порядок Stemonitales T. Macbr. (1922); sensu auct.: excl. *Colloderma*, *Diacheopsis*, *Elaeomyxa*, *Lamproderma*:

Familia / Родина Stemonitidaceae Fr.: *Macbrideola* H.C. Gilbert, *Stemonitis* Gled., *Symphytocarpus* Ing et Nann.-Bremek.;

***Familia / Родина Comatrichaceae** Leontyev fam. nov., typus *Comatricha* Preuss, Linnaea 24: 140 (1851): *Amaurochaete* Rostaf., *Brefeldia* Rostaf., *Comatricha* Preuss, *Enerthenema* Bowman, *Paradiacheopsis* Hertel.

***Ordo / Порядок Lamprodermatales** Leontyev ordo nov., typus *Lamproderma* Rostaf., Vers. Syst. Mycetozoen 7 (1873):

***Familia / Родина Lamprodermataceae** Leontyev fam. nov., typus et genus singularis *Lamproderma* Rostaf., Vers. Syst. Mycetozoen 7 (1873) (incl. *Colloderma* G. Lister, *Diacheopsis* Meyl., *Elaeomyxa* Hagelst.);

Familia / Родина Chevall.: *Craterium* Trentep., *Leocarpus* Link, *Fuligo* Haller, *Leocarpus* Link, *Physarum* Pers. (incl. *Badhamia* Berk.), *Physarella* Peck.;

Familia / Родина Kelleromyxaceae D. Erastova, M. Okun, A.M. Fiore-Donno, Novozh. et Schnittler: *Kelleromyxa* Eliasson.

Familia / Родина Didymiaceae Rostaf. ex Cooke: *Diachea* Fr., *Diderma* Pers., *Didymium* Schrad., *Lepidoderma* de Bary, *Mucilago* Battarra.

COLUMELLIDIA INCERTAE SEDIS: *Erionema* Penz., *Leptoderma* G. Lister, *Paradiachea* Hertel, *Physarina* Höhn., *Protophysarum* M. Blackw. et Alexop., *Stemonaria* Nann.-Bremek., R. Sharma et Y. Yamam., *Stemonitopsis* (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., *Trabrooksia* H.W. Keller, *Trichioides* Novozh., Hooff et Jagers, *Willkommlangea* Kuntze.

SUBCLASSIS / ПІДКЛАС *LUCISPORIDIA* Cavalier-Smith. (2012) ut superordo, = *Lamprospora* Rostaf. (1873) pro parte:

*SUPERORDO / НАДПОРЯДОК *CRIBRARIANA*E Leontyev superordo nov., typus *Cribraria* Pers., Neues Magazin für die Botanik 1: 91 (1794):

Ordo / Порядок *Cribrariales* T. Macbr. (1925); sensu auct.: excl. *Liceaceae* et *Reticulariaceae*:

Familia / Родина *Cribrariaceae* Rostaf.: *Cribraria* Pers., *Lindbladia* Fr., *Licaethalium* Rostaf.

*SUPERORDO / НАДПОРЯДОК *TRICHIANA*E Leontyev superordo nov., typus *Trichia* Haller, Hist. Stirp. Helv.: 114 (1768):

Ordo / Порядок *Reticulariales Leontyev ordo nov., typus *Reticularia* Bull., Histoire des champignons de la France. I: 83, 93 (1791):

Familia / Родина *Reticulariaceae* Rostaf.: *Alwisia* Berk. et Broome, *Lycogala* Adans., *Reticularia* Bull., *Tubifera* J.F. Gmel., *Siphoptychium* Rostaf.

Ordo / Порядок *Liceales* E. Jahn (1928), sensu auct.: excl. *Cribrariaceae*, *Reticulariaceae*:

Familia / Родина *Liceaceae* Rostaf.: *Licea* Schrad.;

Ordo / Порядок *Trichiales* T. Macbr. (1922):

Familia / Родина *Dianemataceae* T. Macbr.; sensu auct.: *Calomyxa* Nieuwl., *Dianema* Rex, *Dictydiaethalium* Rostaf., *'Licea' variabilis* Schrad., *Prototrichia* Rostaf.;

Familia / Родина *Trichiaceae* Rostaf. (1826); sensu Nannenga-Bremekamp 1991: incl. *Arcyriaceae*, incl. *Perichaenaceae*: *Trichia* Haller (incl. *Calonema* Morgan, *Cornuvia* Rostaf., *Hemitrichia* Rostaf., *Metatrichia* Ing, *Oligonema* Rostaf. pro parte, *Perichaena* pro parte Fr.), *Arcyria* F.H. Wigg. (incl. *Arcyodes* O.F. Cook), *Hemitrichia* Rostaf. pro parte, *Perichaena* Fr. pro parte.

LUCISPORIDIA INCERTAE SEDIS: *Arcyriatella* Hochg. et Gottsb., *Listerella* E. Jahn, *Minakatella* G. Lister.

Наведена система є результатом компромісу між багатоступінчастою структурою кладограм та обмеженістю кількості рівнів таксономічної ієрархії. Автор намагався зберегти в незмінному стані якомога більшу кількість загальноприйнятих таксонів, якщо вони не є пара- або поліфілетичними.

З метою відображення ієрархії філогенетичних зв'язків між родинами міксоміцетів у запропонованій системі використовуються категорії підкласу (2 таксони цього рівня), надпорядку (4) та порядку (7). Порівняно з традиційною системою кількість порядків збільшено на два: ліквідовано порядок *Liceales*, уведено *Cribrariales*, *Reticulariales* та *Meridermatales*. У новому тлумаченні використано назви *Liceales*, *Stemonitales*, *Trichiales*, *Stemonitidaceae*, *Dianemataceae*, *Physarum*, *Trichia*.

Попередній характер запропонованої системи проявляється на родовому та видовому рівнях: деякі з родів, включених до неї (*Hemitrichia*, *Physarum*, *Perichaena*, *Trichia*), як зазначалося вище, є парафілетичними і в подальшому мають бути реформовані.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Baldauf S.L., Doolittle F.W. Origin and evolution of the slime molds (*Mycetozoa*) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2007. — **94**. — P. 12007–12012.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukes J., Bass D. et al. The Revised Classification of Eukaryotes // J. Eukaryot. Microbiol. — 2012. — **59**(5). — P. 429–493.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E.-Y., Oates B. Molecular phylogeny of *Amoebozoa* and the evolutionary significance of the unikont *Phalansterium* // Eur. J. Protistol. — 2004. — **40**. — P. 21–48.
- Cavalier-Smith T. Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla *Loukozoa*, *Sulcozoa*, and *Choanozoa* // Eur. J. Protistol. — 2013. — **49**(2). — P. 115–178.
- Chevalier F.F. Flore générale des environs de Paris, selon la méthode naturelle. — Paris: Ferra, 1826. — 530 p.
- Eliasson U.H. Recent advances in the taxonomy of *Myxomycetes* // Bot. Notiser. — 1977. — **130**. — P. 483–492.
- Eliasson U.H., Keller H.W., Schoknecht J.D. *Kelleromyxa*, a new generic name for *Licea fimicola* (*Myxomycetes*) // Mycol. Res. — 1991. — **95**. — P. 1201–1207.
- Erastova D.A., Okun M., Novozhilov Y.K., Schnittler M. Phylogenetic position of the enigmatic myxomycete *Kelleromyxa fimicola* based on SSU rDNA sequences // Mycol. Progr. — 2013. — **12**. — P. 599–608.
- Farr M.L. *Myxomycetes*. Flora Neotropica. — New York: The New York Bot. Garden, 1976. — 306 p.
- Ferris P.J., Vogt V.M., Truitt C.L. Inheritance of extrachromosomal rDNA in *Physarum polycephalum* // Mol. Cell. Biol. — 1983 — **3**(4). — P. 635–642.
- Fiore-Donno A.M., Berney C., Pawlowski J., Baldauf S.L. Higherorder phylogeny of plasmodial slime molds (*Myxogastria*) based on Elongation Factor 1-A and Small Subunit rRNA gene sequences // J. Eukaryot. Microbiol. — 2005. — **52**. — P. 1–10.
- Fiore-Donno A.M., Meyer M., Baldauf S.L., Pawlowski J. Evolution of dark-spored *Myxomycetes* (slime-molds):

- molecules versus morphology // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2008. – **46**. – P. 878–889.
- Fiore-Donno A.M., Haskins E.F., Pawlowski J., Cavalier-Smith T. *Semimorula liquescens* is a modified echinostelid myxomycete (*Mycetozoa*) // *Mycologia*. – 2009 – **101**. – P. 773–776.
- Fiore-Donno A.M., Nikolaev S.I., Nelson M., Pawlowski J., Cavalier-Smith T., Baldauf S.L. Deep phylogeny and evolution of slime moulds (*Mycetozoa*) // *Protist*. – 2010. – **161**. – P. 55–70.
- Fiore-Donno A.M., Kamono A., Meyer M., Schnittler M., Fukui M., Cavalier-Smith T. 18S rDNA phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (*Stemonitales*, *Myxomycetes*, *Amoebozoa*) // *PLoS One*. – 2012. – **7**(4). – P. e35359.
- Fiore-Donno A.M., Clissmann F., Meyer M., Schnittler M., Cavalier-Smith T. Two-gene phylogeny of bright-spored myxomycetes (slime molds, superorder *Lucisporidia*) // *PLoS One*. – 2013. – **8**(5). – P. e62586.
- Hagelstein R. *The Mycetozoa of North America*. – New York: Mineola, 1944. – 306 p.
- Hall B.G. *Phylogenetic trees made easy. A how-to manual*. 4th ed. – Sunderland: Sinauer Assoc., 2011. – 282 p.
- Ing B. *The Myxomycetes of Britain and Ireland. An identification Handbook*. – Slough: The Richmond Publishing Co. Ltd., 1999. – 374 p.
- Jaczewski A.A., 1907. – М.: Рикхтер. – Т. 2. – 410 p. [Ячевский А.А. Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевика. – М.: Рикхтер, 1907. – Т. 2. – 410 с.]
- Jahn E. *Myxomycetes (Mycetozoa, Schleimpilze, Pilztiere) / Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Ed. 2. – Bd. VI. – Berlin, 1928. – S. 304–339.*
- Johansen S., Johansen T., Haugli F. Extrachromosomal ribosomal DNA of *Didymium iridis*: sequence analysis of the large subunit ribosomal RNA gene and sub-telomeric region // *Curr. Genet.* – 1992. – **22**. – P. 305–312.
- Lado C., Pando F. *Flora Mycologica Iberica. – Vol. 2: Myxomycetes, I. Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales.* – Madrid: Real Jardín Botánico, J. Cramer, 1997. – 324 p.
- Leontyev D., Schnittler M., Moreno Horcajada G., Stephenson S., Mitchell D.W., Rojas C. The genus *Alwisia* (*Myxomycetes*) revalidated, with two species new to science // *Mycologia*. – 2014a. – **106**(5). – P. 936–948.
- Leontyev D.V., Stephenson S.L., Schnittler M., A new species of *Alwisia* (*Myxomycetes*) from New South Wales and Tasmania // *Mycologia*. – 2014b. – **106**(6). – P. 1212–1219.
- Lister A. *A monograph of the Mycetozoa / Ed. G. Lister.* – London: Brit. Museum, 1925. – 296 p.
- Lukashov V.V., 2009. – М.: BINOM. Laboratoriia znanii. – 256 p. [Лукашов В.В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2009. – 256 с.]
- Massee G. *A monograph of the Myxogasteres.* – London: Methuen & Co., 1892. – 367 p.
- Macbride T.H. *The North-American Slime Molds.* – New York: McMillan Co., 1922. – 299 p.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. *The Myxomycetes.* – Iowa City: Univ. Press, 1969. – 560 p.
- Nandipati S.C.R., Haugli K., Coucheron D.H., Haskins E.F., Johansen S.D. Polyphyletic origin of the genus *Physarum* (*Physarales*, *Myxomycetes*) revealed by nuclear rDNA mini chromosome analysis and group I intron synapomorphy // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – **12**. – P. 166.
- Nannenga-Bremekamp N.E. *A guide to temperate Myxomycota.* – Bristol: Biopress Ltd., 1991. – 410 p.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. *Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Bd. 1. Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales.* – Gomaringen: Karlheinz Baumann Verlag, 1993. – 340 S.
- Pancovius T. *Herbarium Portatile, Oder Behendes Krauter und Gewachs-Buch.* – Leipzig: Christian Kirchners, 1656. – 466 S.
- Patterson D.J., Sogin M.L. Eukaryote origins and protistan diversity // *The Origin and Evolution of Prokaryotic and Eukaryotic Cells / Eds: H. Hartman, Matsuno.* – N.Y.: World Sci. Pub. Co., 1993. – P. 13–46.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. *Les Myxomycètes.* – Dauphiné-Savoie: Fédération mycologique et botanique. – 2011. – **1**. – 568 p.
- Raunkier C. *Myxomycetes Daniae eller Danmarks Slimsvampe* // *Botanisk Tidsskrift.* – 1888–1889. – **17**. – P. 20–105.
- Ross I.K. The *Stemonitomycetidae*, a new subclass of *Myxomycetes* // *Mycologia*. – 1973. – **65**. – P. 477–485.
- Rostafinski J. *Sluzowce (Mycetozoa). Monografia.* – Pariz, 1875. – 432 p.
- Torrend C. *Les Myxomycètes* // *Broteria.* – 1907. – **6**, Part II. – P. 5–349.
- Walker L.M., Leontyev D.V., Stephenson S.L. *Perichaena longipes*, a new myxomycete from the Neotropics. // *Mycologia*. – 2015. – **107**(5). – (in press).
- Wikmark O.G., Haugen P., Haugli K., Johansen S.D. Obligatory group I introns with unusual features at positions 1949 and 2449 in nuclear LSU rDNA of *Didymiaceae*, *Myxomycetes* // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2007. – **43**. – P. 596–604.

Рекомендує до друку

Надійшла 20.04. 2015 р.

І.О. Дудка

Леонтьев Д.В. Перспективы создания филогенетической системы миксомицетов (*Myxogastrea*). — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 147–155.

Харьковская государственная зооветеринарная академия

В обзоре рассмотрена история становления и развития представлений о филогенетических связях в пределах класса *Myxogastrea*. Отмечено, что исследования, основанные на применении различных генетических маркеров, подтверждают разделение миксомицетов на две крупные клады — *Lucisporidia* и *Columellidia*. Структура эволюционных связей в рамках группы не соответствует традиционной пятипорядковой системе миксомицетов и ставит вопрос о ее реформировании. На основании литературных источников и собственных филогенетических исследований автор предлагает пилотный вариант филогенетической системы миксомицетов, которая имеет следующую структуру: COLUMELLIDIA: *Echinosteliana*: *Echinosteliales* (*Echinosteliaceae*, *Clastodermataceae*); *Stemonitiana*: *Meridermatales* (*Meridermataceae*), *Stemonitales* (*Stemonitaceae*, *Comatrichaceae*), *Lamprodermatales* (*Lamprodermataceae*, *Physaraceae*, *Kelleromyxaceae*, *Didymiaceae*). LUCISPORIDIA: *Cribrariana*: *Cribrariales* (*Cribrariaceae*), *Trichiana*: *Reticulariales* (*Reticulariaceae*), *Liceales* (*Liceaceae*), *Trichiales* (*Dianemataceae*, *Trichiaceae*).

Ключевые слова: 18S рДНК, 5'-домен, Амoebozoa, EF-1α, ITS-1, молекулярная филогения.

Leontyev D.V. The prospects and perspectives of the phylogenetic system of myxomycetes (*Myxogastrea*). — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 147–155.

Kharkiv State Zooveterinary Academy

The history of the formation and development of our knowledge about the phylogenetic relationships within the class *Myxogastrea* is described, revealing the fact that the studies based on the use of different genetic markers have confirmed the division of *Myxogastrea* into two major clades, *Lucisporidia* and *Columellidia*. The structure of the evolutionary relationships within the group does not correspond to the traditional five orders system of the *Myxogastrea* and stimulate a reappraisal of their classification. Based on the literature and our own phylogenetic studies, we propose a pilot version of the phylogenetic system of the myxomycetes, which has the following structure: COLUMELLIDIA: *Echinosteliana*: *Echinosteliales* (*Echinosteliaceae*, *Clastodermataceae*); *Stemonitiana*: *Meridermatales* (*Meridermataceae*), *Stemonitales* (*Stemonitaceae*, *Comatrichaceae*), *Lamprodermatales* (*Lamprodermataceae*, *Physaraceae*, *Kelleromyxaceae*, *Didymiaceae*). LUCISPORIDIA: *Cribrariana*: *Cribrariales* (*Cribrariaceae*), *Trichiana*: *Reticulariales* (*Reticulariaceae*), *Liceales* (*Liceaceae*), *Trichiales* (*Dianemataceae*, *Trichiaceae*).

Key words: 18S rDNA, 5'-domain, Amoebozoa, EF-1α, ITS-1, molecular phylogeny.