

* Морфологическая и
филогенетическая концепции
вида в роде *Entoloma*
(Agaricales, Basidiomycota)

О. В. Морозова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

* Концепции вида

Теоретические (первичные)

* Эволюционная

Вид –
единая последовательность
популяций от предков к
потомкам, которая поддерживает
свою идентичность по
сравнению с другими такими же
линиями и обладает своими
собственными эволюционными
тенденциями и исторической
судьбой

Операционные (вторичные)

- * Морфологическая
- * Биологическая
- * Филогенетическая
- * Экологическая и т.д.

Mayden R.L. (1997) A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. In “Species: The Units of Biodiversity” (Claridge M.F., Dawah H.A., and Wilson M.R., eds.) Chapman & Hall, London, 381–424.

*** Операционные концепции вида – критерии вида, способы распознавания**

**Морфологическое
распознавание видов**

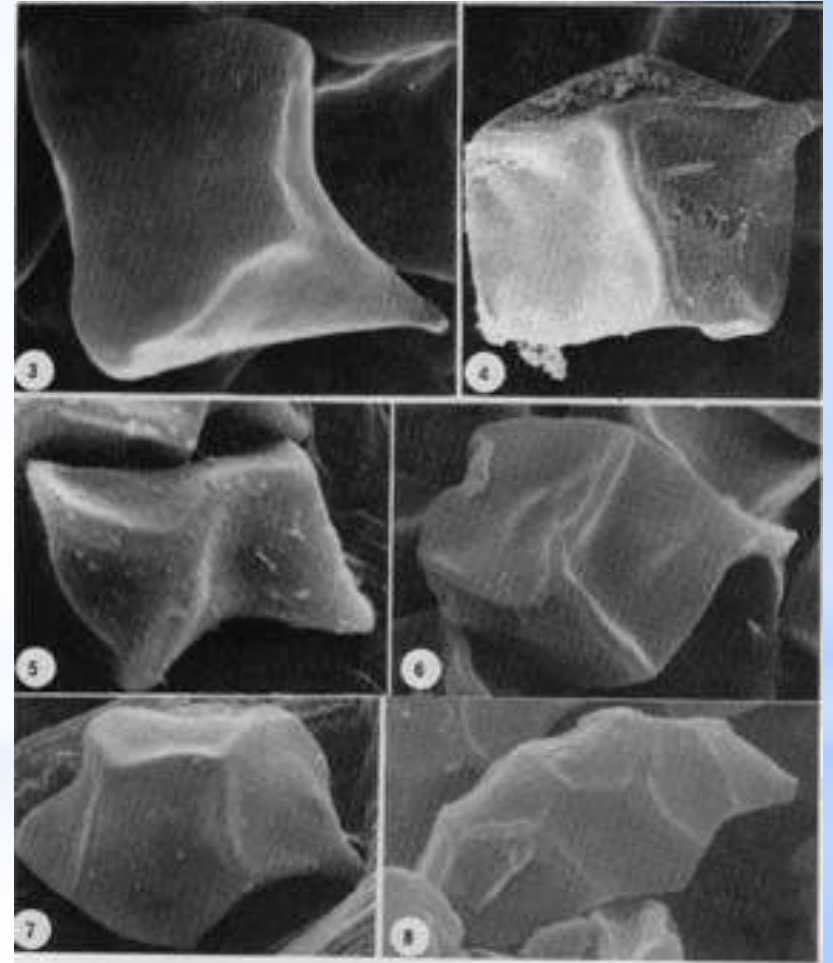
**(Morphological Species
Recognition)**

**Филогенетическое
распознавание видов**

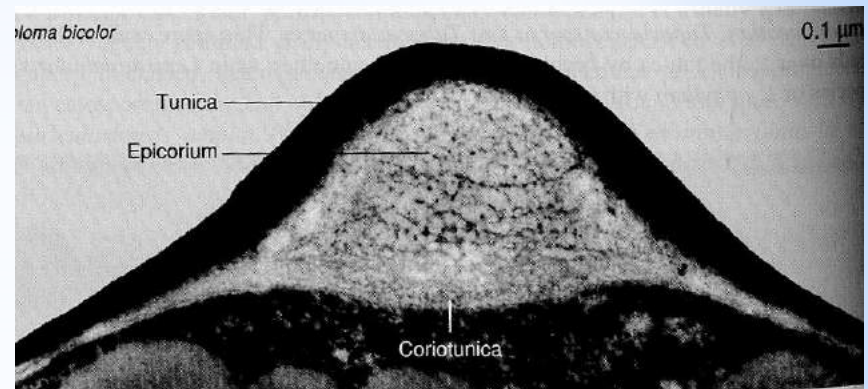
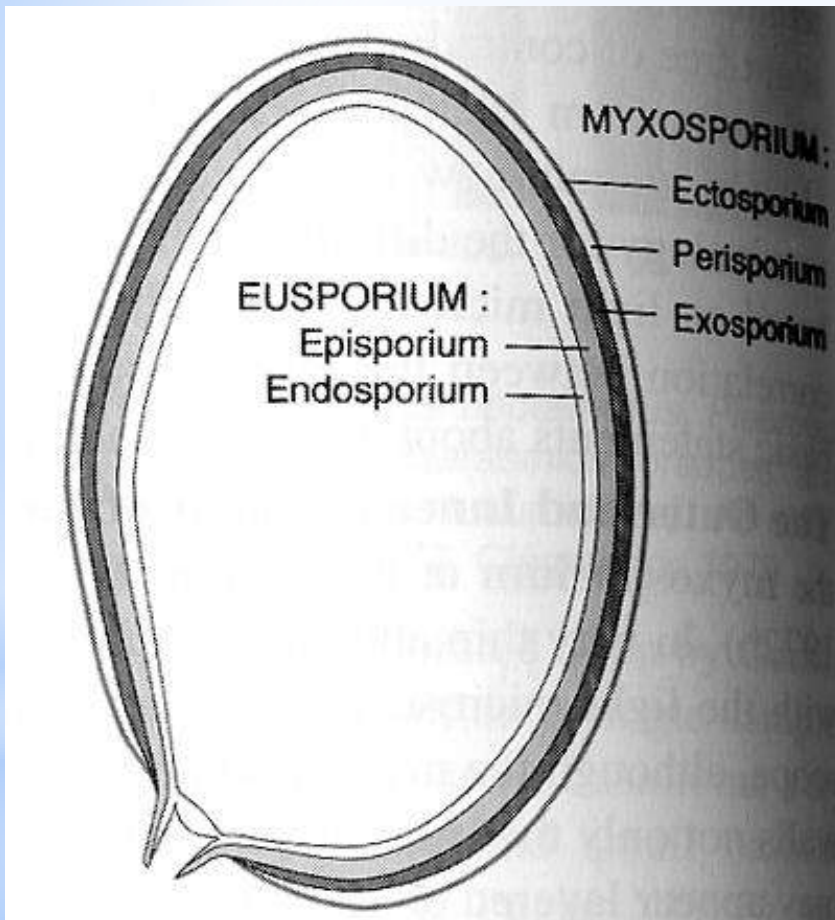
**(Phylogenetical Species
Recognition)**

Taylor J.W., Jacobson D.J., Kroken S., Kasuga T., Geiser D.M., et al.
(2000) Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi.
Fungal Genet. Biol. 31(1): 21–32.

CeM. *Entolomataceae* Kotl. et Pouzar



*Строение споры

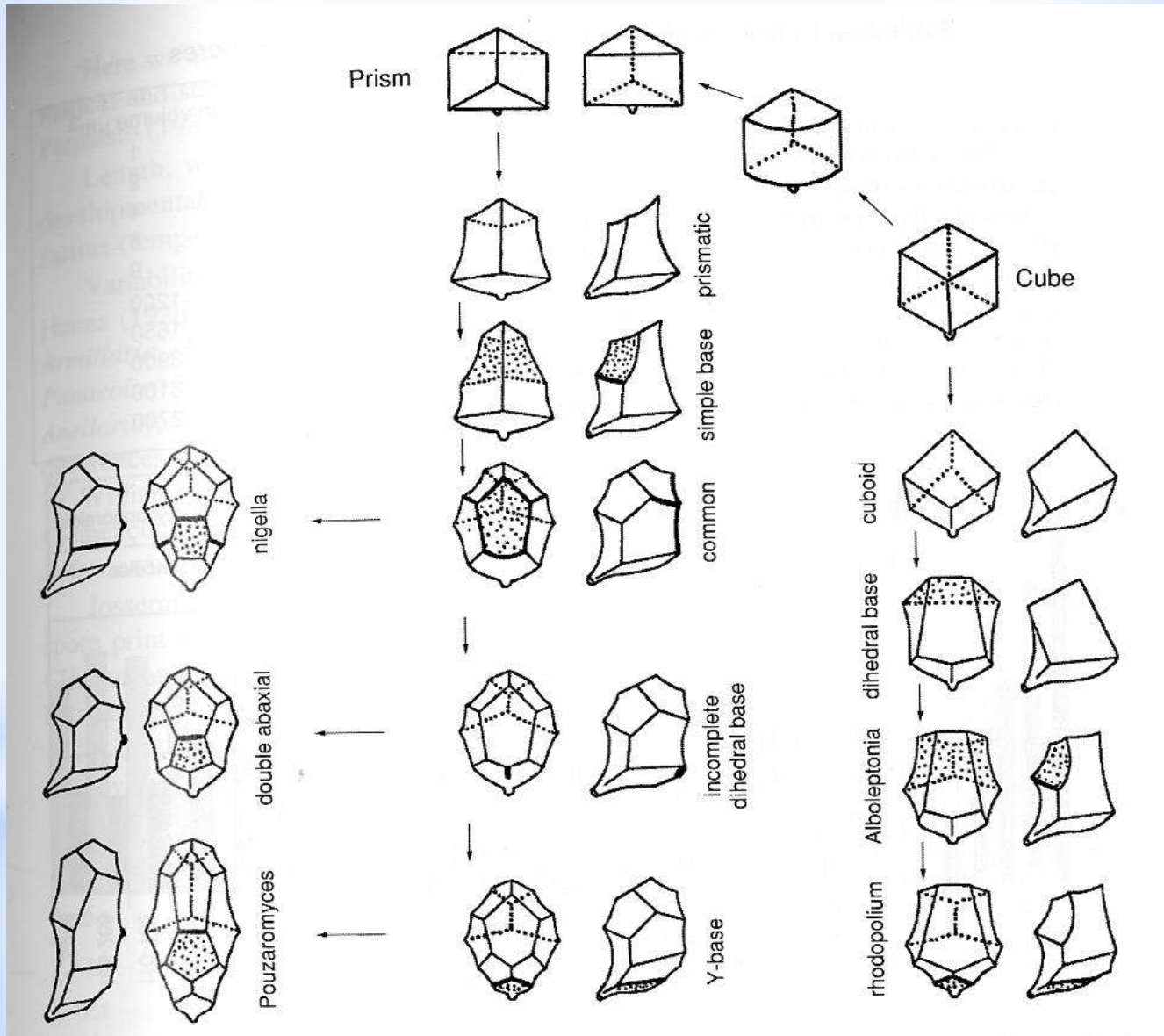


эуспориум → эпикориум

миксоспориум → туника

(по: Clemençon, 2004)

* Типы спор р. *Entoloma* (по Pegler, Young, 1979)



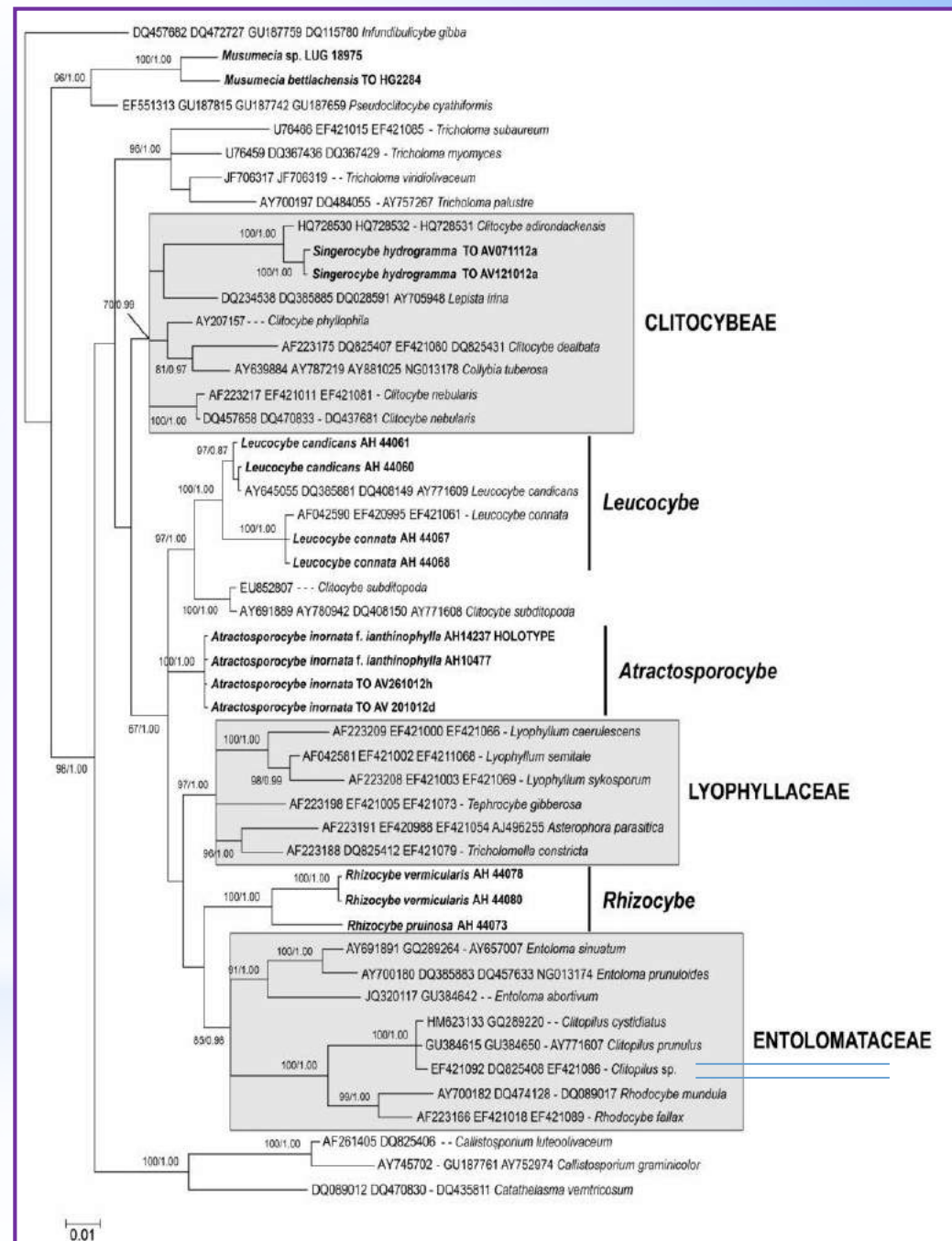
Место семейства *Entolomataceae* в пор. *Agaricales* по отношению к другим группам агарикоидных грибов

Является сестринским к *Lyophyllaceae*
в пределах *Tricholomataceae* s. l.

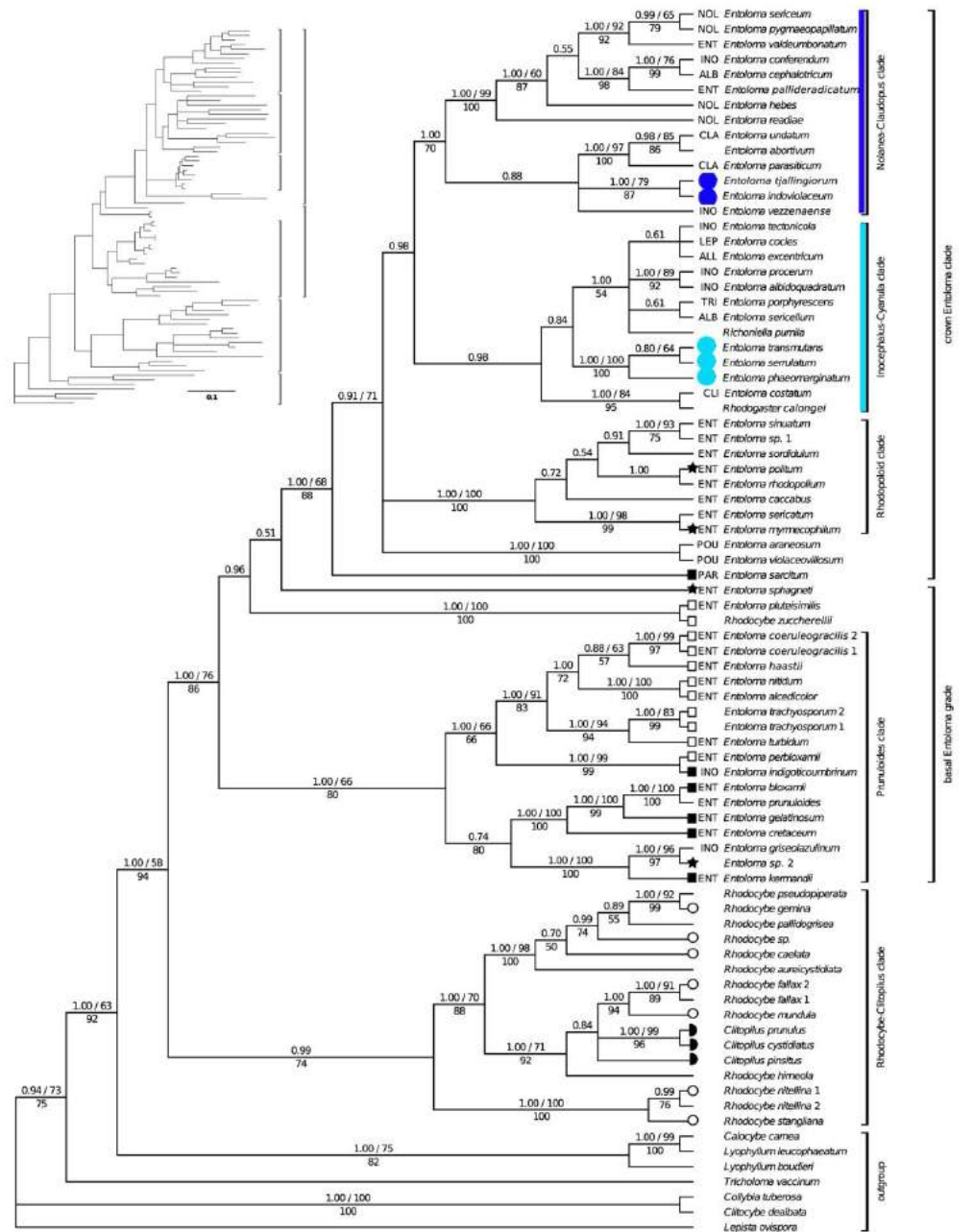
Alvarado P., Moreno G., Vizzini A.,
Consiglio G., Setti L.

Atractosporocybe, *Leucocybe* and
Rhizocybe: three new clitocyboid genera in
the Tricholomatoid clade (Agaricales) with
notes on *Clitocybe* and *Lepista*

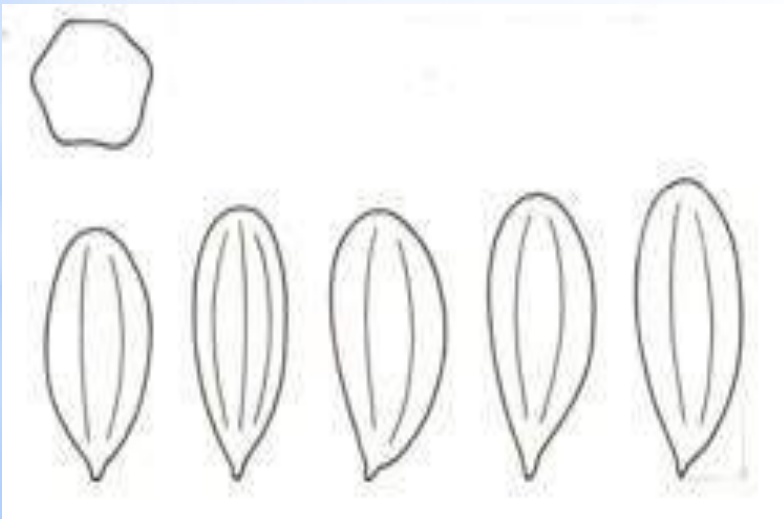
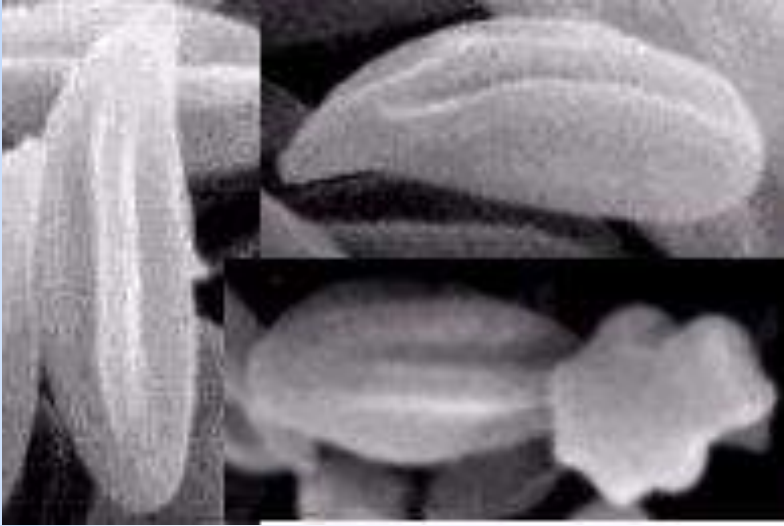
// Mycologia. 2015. Vol. 107, No 1. P. 123–136.



// Persoonia. 2009. Vol. 23. P. 147-176.

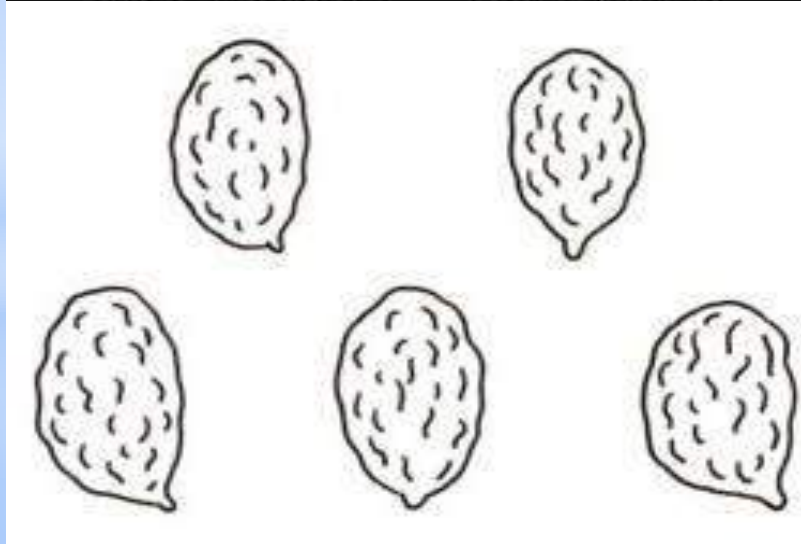
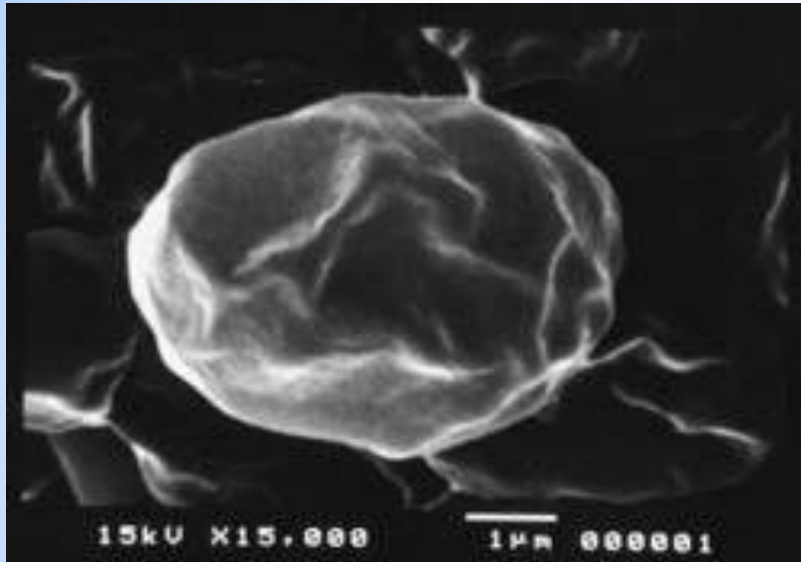


* *Clitopilus* (Fr.) P. Kumm.



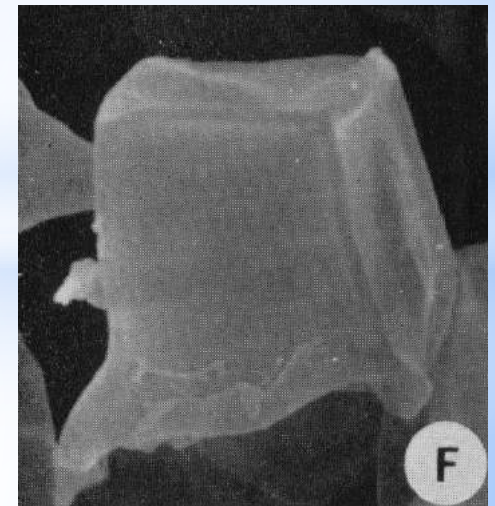
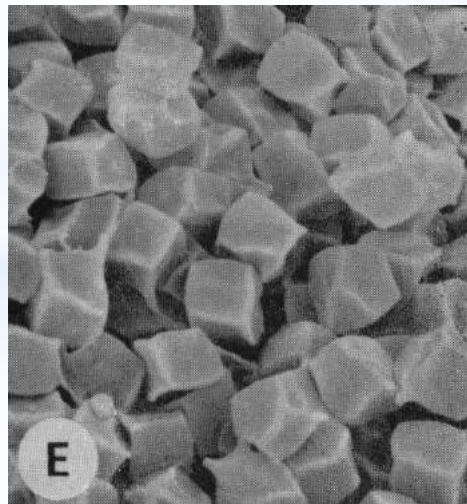
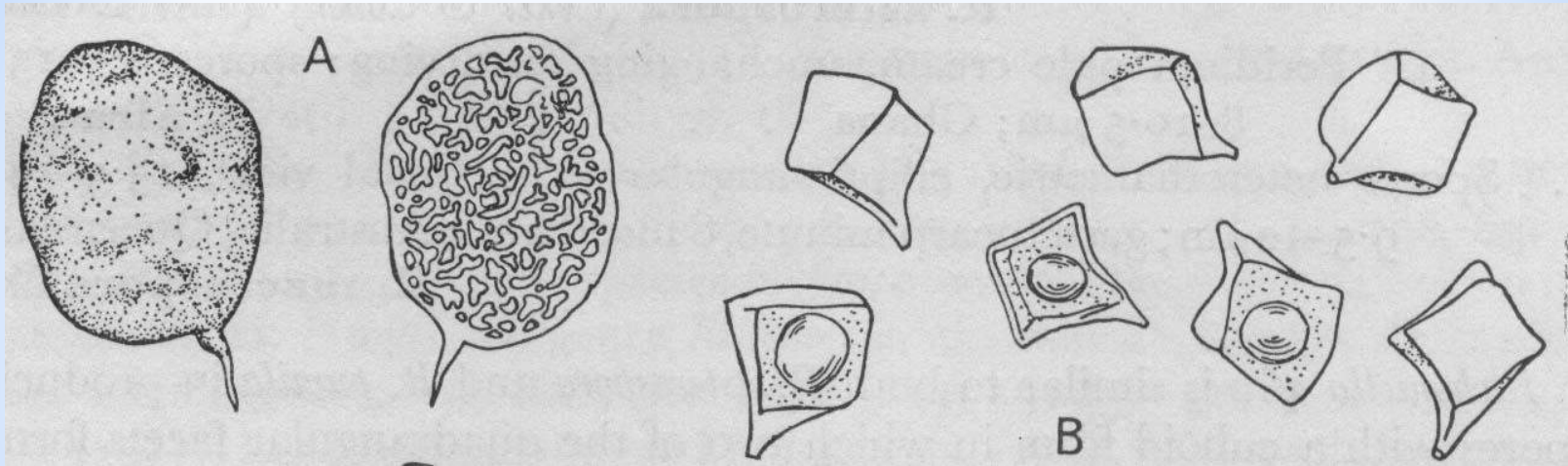
C. scyphoides

**Rhodocybe* Maire



* *Richoniella* Constantin et L.V. Dufour

Co-David et al. (2009) и Barony, Matheny (2011) показали положение *Richoniella* в пределах рода *Entoloma* s.l.



* Subgenus *Entoloma* (Fr.) P. Kumm. s.l.



E. sericeum

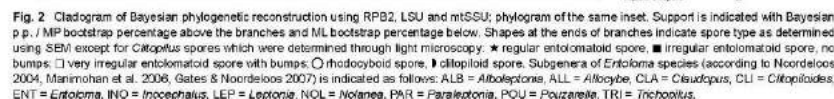


E. clypeatum



E. pontum

// Persoonia. 2009. Vol. 23. P. 147-176.



В систематике семейства *Entolomataceae* традиционно развивались и продолжают развиваться два основных направления, расходящиеся, главным образом, в оценке рангов таксонов, составляющих род *Entoloma* в широком смысле. **Первая группа авторов** рассматривает его как один богатый видами род со сложной внутриродовой структурой (Romagnesi 1974, 1978; Noordeloos 1992, 2004). В то время как **вторая**, представленная в настоящее время американскими учеными, выделяет в роде *Entoloma* s.l. более десятка родов (Orton, 1991a, b; Largent, 1994; Baroni and Matheny, 2011). Выявляемые в ходе филогенетического анализа случаи парафилии заставляют первых объединять роды, а их оппонентов описывать новые. Так базальное положение */prunuloides*-клады по отношению к прочим представителям *Entoloma* s.l. в первом случае не противоречит сложившейся родовой концепции (Co-David et al., 2009; Morgado et al., 2013), во втором — приводит к необходимости описания нового рода *Entocybe*, характеризующегося примитивной морфологией базидиоспор, промежуточной между таковой в родах *Entoloma* и *Rhodocybe* (Baroni et al., 2011).

Subgenus

Entoloma (Fr.) P. Kumm. (/Prunuloides клада)

Morgado L.N., Noordeloos M.E.,
Lamoureux Y., Geml J.

Multi-gene phylogenetic analyses
reveal species limits,
phylogeographic patterns, and
evolutionary histories of key
morphological traits in *Entoloma*
(Agaricales, Basidiomycota)

// Persoonia. 2013. Vol. 31. 159–178.



Новый род

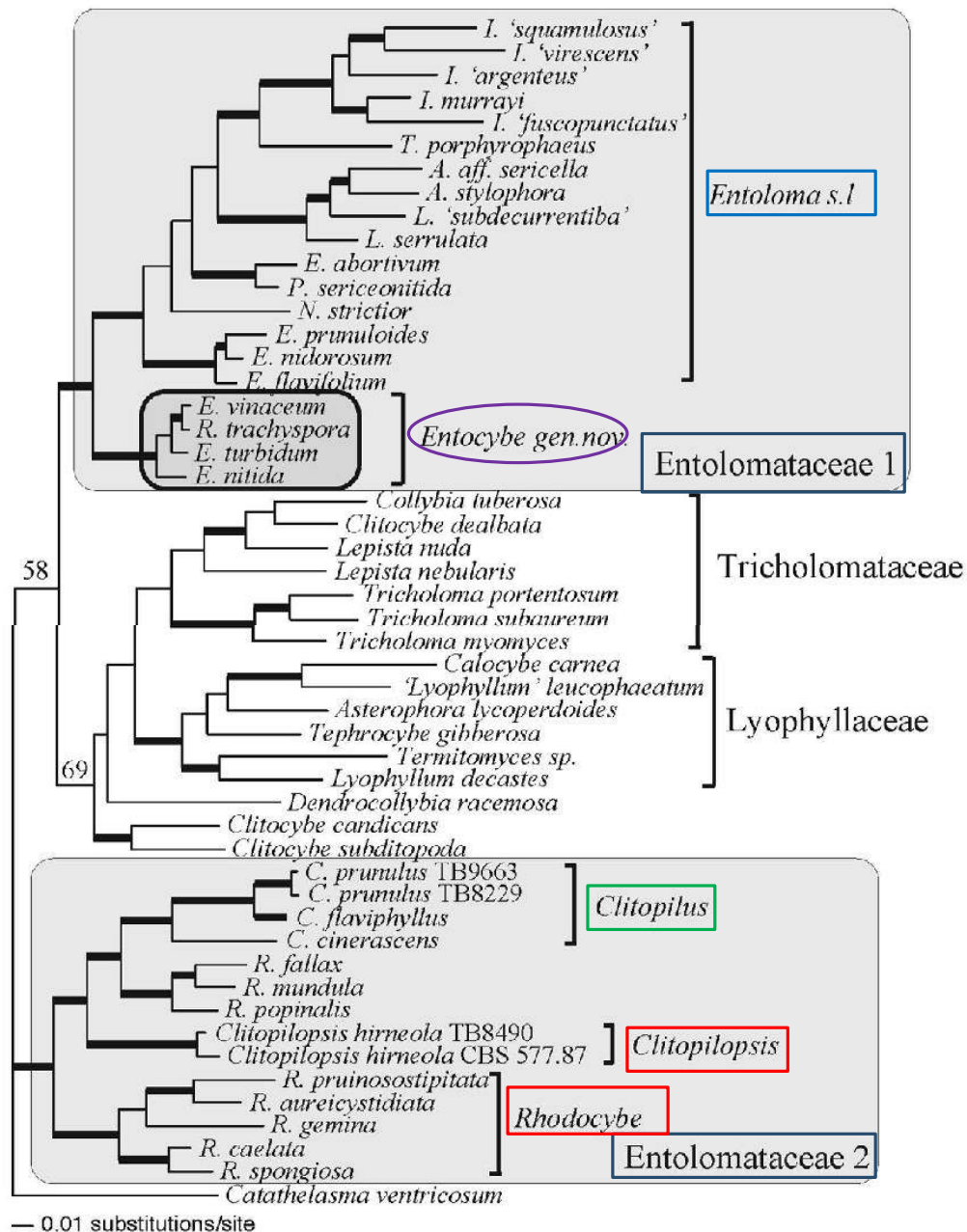
Entocybe,

характеризующийся
примитивной морфологией
базидиоспор,
промежуточной между
таковой в родах *Entoloma* и
Rhodocybe (Baroni et al., 2011).

Baroni T.J., Hofstetter V., Largent
D.L., Vilgalys R.

Entocybe is proposed as a new
genus in the Entolomataceae
(Agaricomycetes, Basidiomycota)
based on morphological and
molecular evidence

// North American Fungi. 2011.
Vol. 6. P. 1–19.



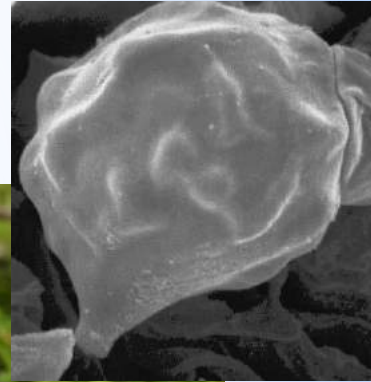
*Entocybe T.J. Baroni, V. Hofst. et Largent



Entoloma nitidum (Quél.) Noordel.
=*Entocybe nitida* (Quél.) T.J. Baroni,
Largent et V. Hofst.



Entoloma turbidum (Fr.) Noordel.
=*Entocybe turbida* (Fr.) T.J. Baroni, V.
Hofst. & Largent



Рассмотрим несколько случаев, когда данные морфологического и филогенетического распознавания видов вошли в противоречие друг с другом. Обсуждаемые ниже работы основаны на анализе филогенетических деревьев, построенных для разных подразделений рода *Entoloma* с использованием полученных в ходе исследований и/или взятых из базы GenBank молекулярно-генетических данных (последовательностей ITS1-5.8S-ITS2, *tef1* α , nLSU, *rpb2*, mtSSU). Топология полученных деревьев и молекулярные дистанции между анализируемыми последовательностями сопоставлялись с морфологическими описаниями образцов и принятыми систематическими схемами, выявлялись диагностические признаки таксонов, оценивалась их таксономическая значимость.

Subgenus

Rhodopolia (Fr.) Noordel. ex Kokkonen



E. sericatum (Britzelm.) Sacc.



E. majaloides P.D. Orton

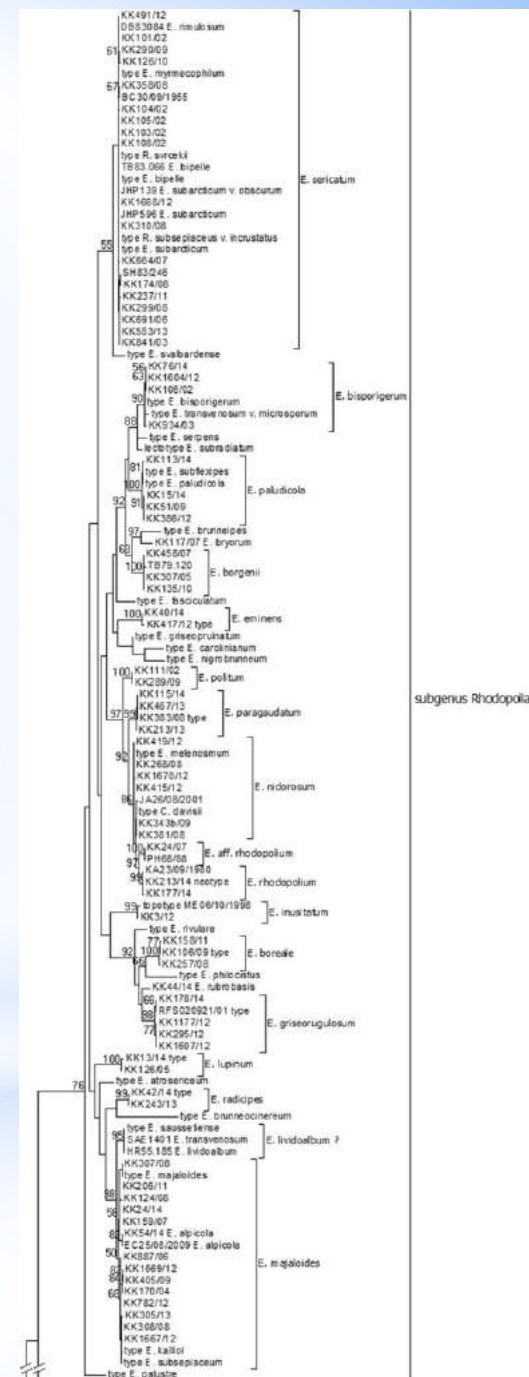
Kokkonen K. (2015) A survey of boreal *Entoloma* with emphasis on the subgenus *Rhodopolia*. Mycol. Progr. 14: 1–116.

Многие морфологические виды подрода представляют собой комплексы филогенетически близких таксонов, которые и были описаны на основании преимущественно молекулярных данных:

близкий к *E. rhodopolium* (Fr.) P. Kumm. вид *E. paragaudatum* Kokkonen характеризуется произрастанием на карбонатных почвах,

в */majaloides-lividoalbum* кладе описаны *E. lupinum* Kokkonen и *E. radicipes* Kokkonen,

близкий к неморальному *E. griseorugulosum* Noordel. et Fernández Sas. - северный вид *E. boreale* Kokkonen



Внутривидовая изменчивость



E. mirum Kokkonen

Проблемы типификации.

Что есть *Entoloma caccabus* (Kühner) Noordel.?



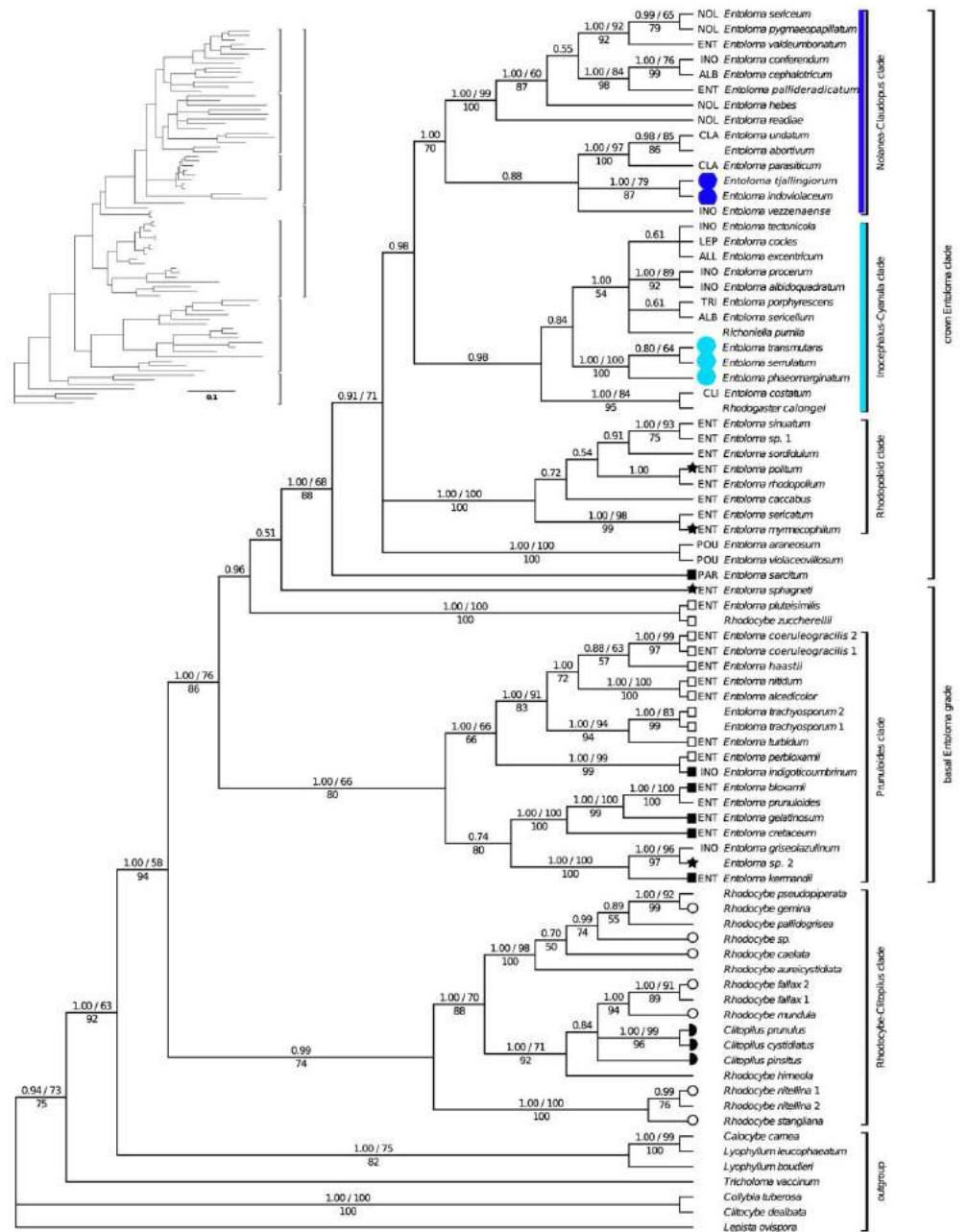
E. bryorum Romagn.



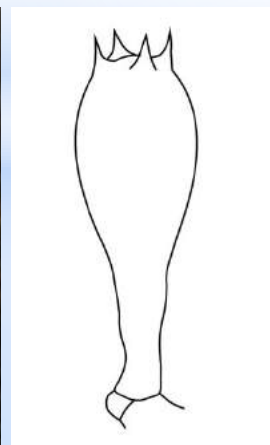
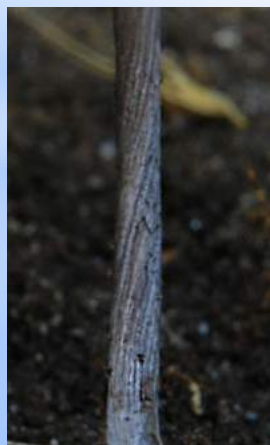
E. fridolfingense Noordel. et
Lohmeyer

Leptonia и Cyanula

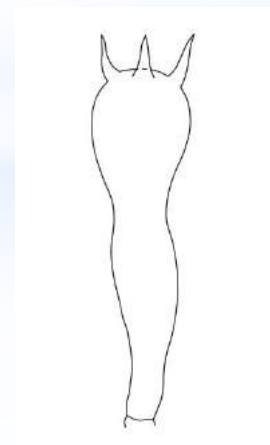
// Persoonia. 2009. Vol. 23. P. 147-176.



Подрод *Leptonia*



Подрод *Cyanula*



* Subgenus *Leptonia* (Fr.) Noordel.



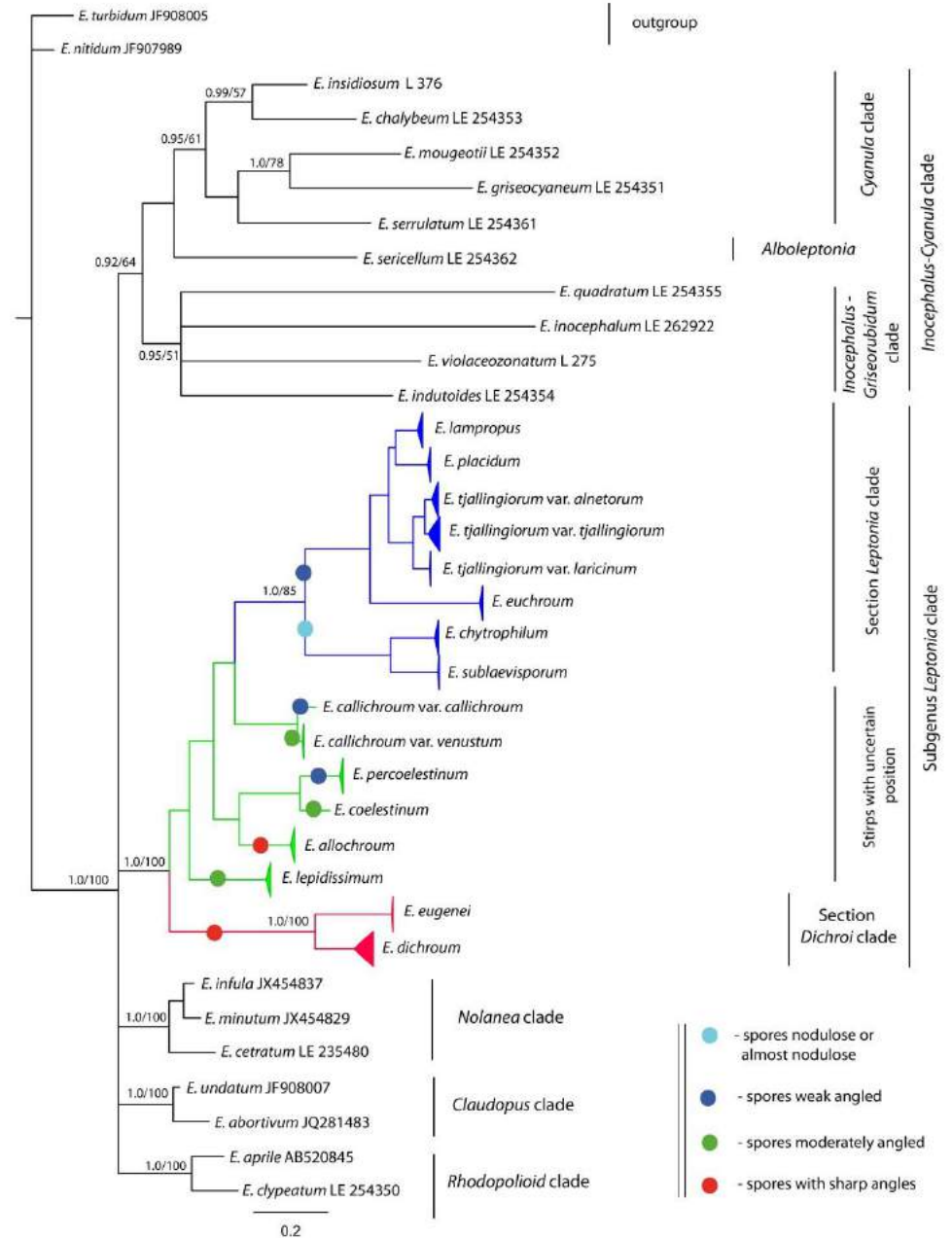
a, b – *Entoloma chytrophilum*;
c, d, e, f - *E. euchroum*



a, b – *E. tjallingiorum* var. *tjallingiorum*;
c, d, e, *E. tjallingiorum* var. *alnetorum*;
f, g - *E. tjallingiorum* var. *laricinum*

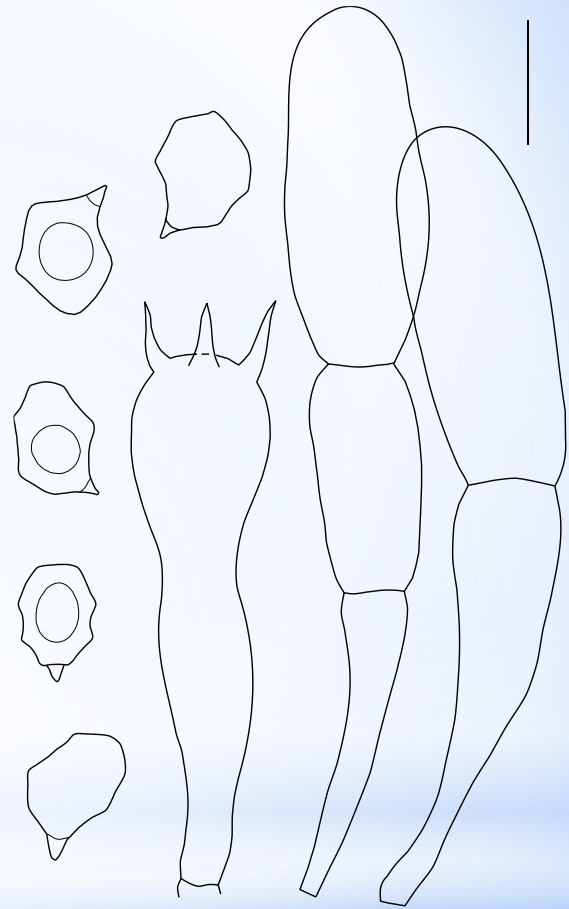
Subgenus *Leptonia* (Fr.) Noordel.

Morozova O.V., Noordeloos M.E.,
Vila J.
Entoloma subgenus *Leptonia* in
boreal-temperate Eurasia:
towards a phylogenetic species
concept
// Persoonia. 2014. Vol. 32. P. 141–
169.



*Подрод *Cyanula*





Entoloma cf. caeruleum (P. D. Orton) Noordel.

Внутривидовая изменчивость



Entoloma cf. *corvinum*
(Romagn.) Noordel.

* Subgenus *Nolanea* (Fr.) Noordel.



Vila J., Carbó J., Caballero F.,
Català S., Llimona X.,
Noordeloos M.E.
A first approach to the study
of the genus *Entoloma*
subgenus *Nolanea* sensu lato
using molecular and
morphological data // *Fungi*
non Delineati. 2013. LXVI.
Edizione Candusso, Italy.



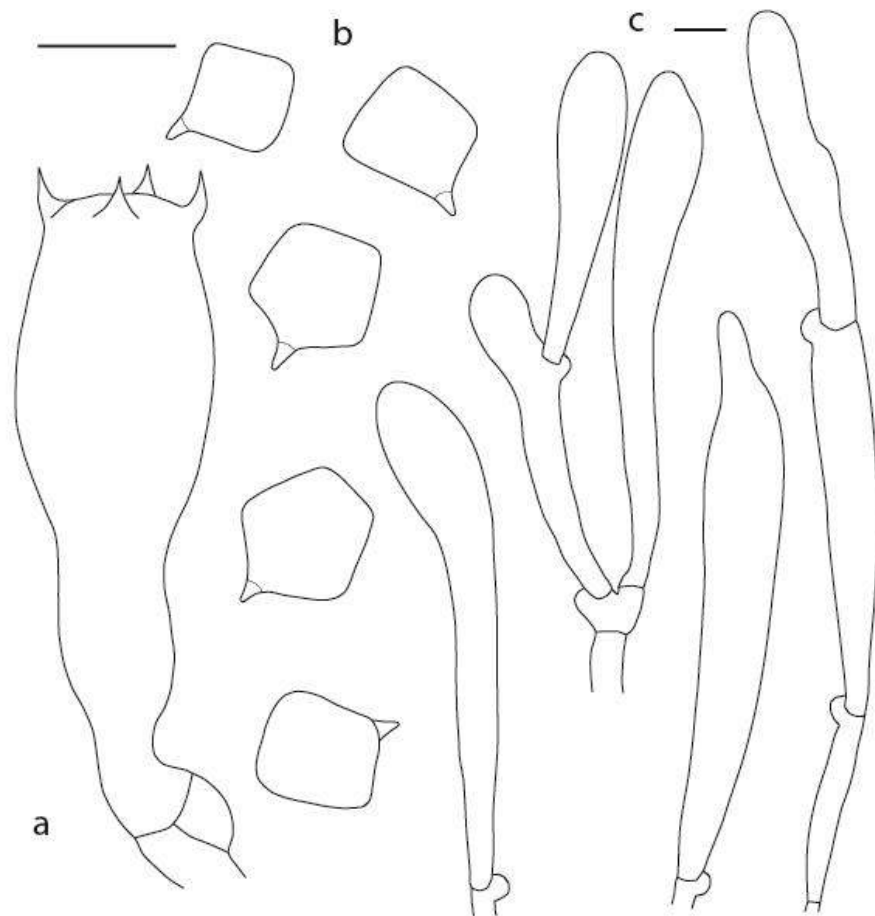
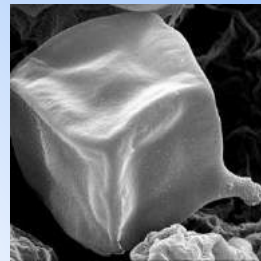
* Subgenus *Pouzarella* (Mazzer) Noordel.



He X.L., Li T.H., Xi P.G., Jiang Z.D., Shen Y.H.
Phylogeny of *Entoloma* s.l. subgenus *Pouzarella*,
with descriptions of five new species from China
// Fungal Diversity. 2013. Vol. 58. P. 227–243.

E. araneosum

* Subgenus *Inocephalus* Noordel.



Entoloma quadratum (Berk. et M.A. Curtis) E. Horak



Entoloma altissimum Horak

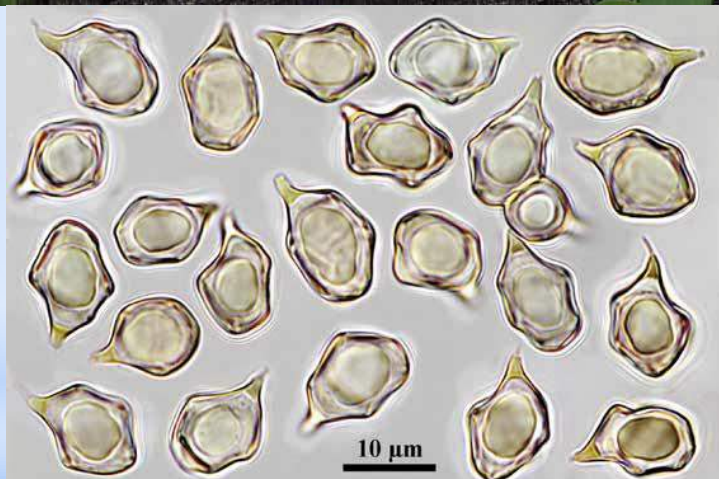


E. hochstetteri (Reichardt) G. Stev.

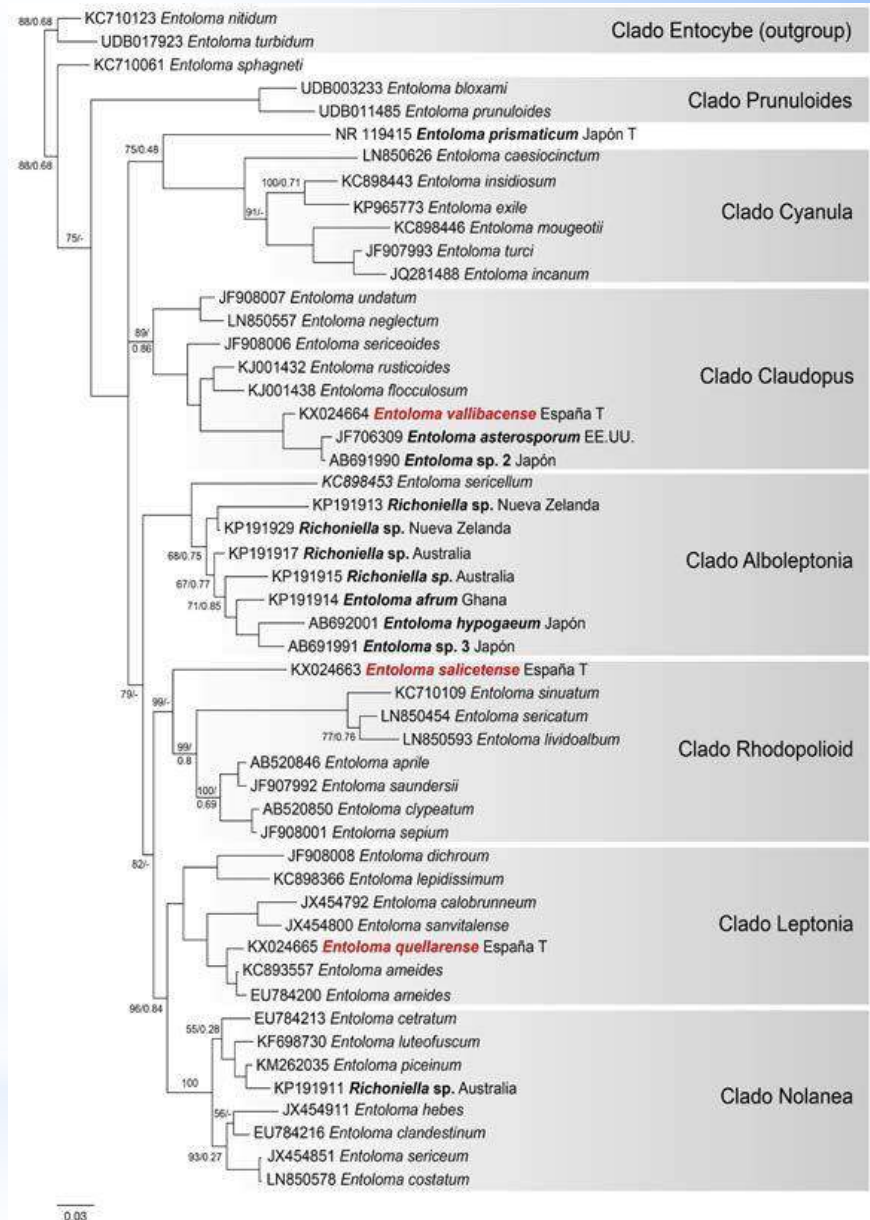


E. azureovivride Horak et Singer

Классической иллюстрацией несовпадения данных морфологического и филогенетического анализа могут считаться гастероидные таксоны. До начала филогенетических исследований в семействе *Entolomataceae* секотиоидные виды объединялись в отдельный род *Rhodogaster* E. Horak, а гастероидные – в род *Richoniella* Constantin et L.M. Dufour. Co-David et al. (2009), а затем Baroni и Matheny (2011), Kinoshita et al. (2012) показали их положение в пределах различных клад *Entoloma* s.l. На настоящий момент описано 14 видов энтоломовых грибов с замкнутыми плодовыми телами



Entoloma quellarensis J.M. Vidal & F. García



Vidal J.M., Bellanger J.-M., Moreau P.-A. (2016) Tres nuevas especies gasteroides del género *Entoloma* halladas en España // Bol. Micol. FAMCAL 11: 53–78.

Построение новой системы сем. *Entolomataceae* возможно при выполнении следующих условий:

- объединения в морфологическом и филогенетическом анализе данных из различных регионов Земного шара;
- корректного проведения типификации, тщательного изучения и секвенирования типовых образцов;
- согласования филогенетической и морфологической концепций вида, обязательный поиск морфологических маркеров для разграничения филогенетических видов;
- достижение консенсуса между учеными разных стран и регионов в оценке результатов филогенетических исследований – топологии филогенетических деревьев и рангов полученных операционных таксономических единиц.

Спасибо!