

**Материалы VIII всероссийской микологической
школы-конференции с международным участием**

**«КОНЦЕПЦИИ ВИДА У ГРИБОВ:
НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА СТАРЫЕ ПРОБЛЕМЫ»**



Посвящается памяти Юрия Таричановича Дьякова

**Москва
30 июля – 5 августа 2017 г.**

**Московский Государственный Университет
им. М.В. Ломоносова**

Кафедра микологии и альгологии

**Звенигородская биологическая станция
им. С.Н. Скадовского**

**Материалы VIII всероссийской микологической
школы-конференции с международным участием**

**«КОНЦЕПЦИИ ВИДА У ГРИБОВ:
НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА СТАРЫЕ ПРОБЛЕМЫ»**

Посвящается памяти Юрия Таричановича Дьякова

ЗБС МГУ

2017

УДК 582.28

Материалы VIII всероссийской микологической школы-конференции с международным участием «Концепции вида у грибов: новый взгляд на старые проблемы» Посвящается памяти Юрия Таричановича Дьякова. Сборник докладов и тезисов, 2017.

В сборник вошли доклады и тезисы конференции. Доклады опубликованы в виде научных обзоров, посвященных вопросам концепции вида и видообразования у грибов. Сборник рекомендуется студентам, аспирантам и научным сотрудникам биологических институтов и ВУЗов.

Школа-конференция проведена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований — грант РФФИ № 17-04-20198 г

© КОЛЛЕКТИВ АВТОРОВ

СОДЕРЖАНИЕ

Павлинов И.Я. Проблема вида в биологии: истоки и современность.....	5
Шаталкин А.И. Молекулярно-генетические исследования и проблема вида в систематике.....	20
Дьяков Ю.Т. Субъективный взгляд на проблему вида и видообразование у грибов.....	36
Новожилов Ю.К. Проблема скрытого разнообразия миксомицетов (Mухомycetes = Mухогастрия): таксономический и экологический аспекты.....	47
Шнырева А.В. Геносистематика и концепция вида у грибов.....	55
Тарлачков С.В., Стародумова И.П. Метод RNA-SEQ и возможности его применения в систематике грибов.....	59
Ребриев Ю.А. Гастеромцеты — от таксона к биоморфе.....	65
Иванов А.И. Проблемы внутривидовой систематики агарикомицетов (Agaricomycetes).....	73
Морозова О.В. Морфологическая и филогенетическая концепции вида в роде <i>Entoloma</i> (Agaricales, Basidiomycota).....	79
Змитрович И.В. Экотипическая дифференциация и видообразование у грибов (на примере некоторых представителей семейства <i>Polyporaceae</i>).....	87
Благовещенская Е.Ю. <i>Acremonium</i> -подобные грибы: разнообразие таксонов.....	107
Воронин Л.В. Телеоморфы водных гифомицетов.....	123
Тезисы постерных докладов.....	126

Проблема вида в биологии: истоки и современность

Павлинов И.Я.

Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова
igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

*Всякая вещь становится тем,
что она есть, когда названа.*

Чжуан цзы

Аннотация

Охарактеризована общая структура концептуального пространства, в котором фигурирует проблема вида в биологии. Проанализированы исторические изменения содержания этой проблемы. Для её современного состояния характерен видовой плюрализм, подразумевающий равноправие видовых концепций, которые соответствуют разным аспектам видовой единицы в её общем понимании.

Всякая научная дисциплина располагает специфическим базовым тезаурусом, включающим основополагающие для неё понятия и оформляющие их общие концепции. Он выполняет две основные функции: а) очерчивает *концептуальное пространство* данной дисциплины, тем самым определяя её содержание, и б) обеспечивает её концептуальное (понятийное) единство, тем самым задавая интеграционный тренд её развития.

В биологии ключевым элементом базового тезауруса, наряду с понятиями организма, гена, клетки, экосистемы, эволюции и т.п., является *понятие вида* в его общем толковании. Оно фиксирует некую узловую функционально-структурную единицу на индивидуальной организации биоты, выполняющую две фундаментальные взаимодополнительные функции: обеспечивает а) стабильность структуры биоты на локальных пространствах и временах (видовой гомеостаз) и б) эволюционную динамику биоты на глобальных пространствах и временах (видообразование). Соответственно этому понятие вида неустранимо присутствует в самых разных биологических дисциплинах, имеющих дело с изучением структуры и динамики биоты и биологического разнообразия.

В концептуальном пространстве биологической науки этому понятию соответствует *концепция вида*, которая даёт виду содержательное определение (или как минимум «толкование»), пригодное для дальнейшего применения в разного рода теоретических и практических исследованиях. Очевидно, от того, каким образом та или иная концепция конкретизирует общее понятие вида, во многом зависит конфигурация указанного концептуального пространства. По этой причине понятие вида традиционно находится в центре внимания того общего направления естественнонаучной мысли, которое (в традиционных терминах) обозначается как «философия биологии» и занято теоретическим осмыслением предметной области биологии, принципов получения и представления биологического знания.

Данное обстоятельство отражено в активном обсуждении концепции вида (в её общем понимании) в биологической литературе середины – второй половины XX и начала XXI вв. Кроме традиционного для биологии большого внимания к виду в рамках систематики, что отражено в целом ряде руководств (Майр, 1947, 1971; Simpson, 1961; Blackwelder, 1967; Stace, 1989; Quicke, 1993), в последнее время особый интерес к видовой тематике стимулирован повышенным вниманием к биологическому разнообразию (Claridge et al., 1997; Faith, 2003; Sarkar, 2005; Mallet, 2013). Вся эта тематика служит предметом рассмотрения не только многих сотен статей, но и значительного количества монографий и тематических сборников (Синская, 1948, 1961; Майр, 1957; Баранов, 1958; Завадский, 1961, 1968; Майр, 1968; Волкова и Филюков, 1966; Slobodchikoff, 1976; Vrba, 1985; Пармасто, 1986; Roger and Fischer, 1987; Ereshefsky, 1992a; Ghiselin, 1997; Claridge et al., 1997; Howard, Berlocher, 1998; Wilson, 1999; Wheeler, Meier, 2000; Hey, 2001a; Моргун, 2002; Stamos, 2003; Coyne and Orr, 2004; Wilkins, 2010a; Richards, 2010; Pavlinov, 2013a; Zachos, 2016); по современной видовой проблематике защищаются диссертации (Holmes, 2002; Моргун, 2005; Kober, 2010). Признание фундаментального значения вида отражено в предложении организовать весь тот концептуальный каркас, который над ним надстраивается, в *учение о виде*

(Комаров, 1940) или даже в особую биологическую дисциплину — *гексономию* (Скворцов, 1967), или *эйдологию* (Завадский, 1968), или *эйдономию* (Dubois, 2011). Эта дисциплина к настоящему времени так и не сложилась, однако далее по тексту она будет не раз упоминаться (в кавычках). Своего рода апофеозом особого внимания к виду стало учреждение «Международного института по изучению вида» в США (IISE, 2017).

* * *

Один из парадоксов науки заключается в том, что чем более общим и фундаментальным является некоторое понятие, тем менее строго и однозначно оно может быть определено. Это обратное соотношение между фундаментальностью и однозначностью, вообще говоря, выводится из традиционной логики определений, дополненной эпистемологическим *принципом неполноты* (Антипенко, 1986). Названный принцип порождает *концептуальную неопределённость* научного знания на самом базовом его уровне. Хорошим примером может служить таковой уровень «строгой» математики: на нём фигурирует множество *ad hoc* вводимых аксиоматических систем, — и нет надежды на выработку какой-либо единой и единственной системы (Перминов, 2001).

Сказанное в полной мере относится к понятию вида в биологии. На протяжении всей долгой (начиная с XVI в.) истории научное естествознание сталкивалось с множественностью его частных трактовок и невозможностью свести их к общему знаменателю — т.е. с *видовой неопределённостью* (Hey et al., 2003; Pavlinov, 2013b). В первой половине XX в. трудности, связанные с применением единой концепции вида к описанию разнообразия организмов, обозначили как *проблему вида* (Robson, 1928; Hawkins, 1935; Faegri, 1937; Turrill, 1938).

Названная проблема, очевидно, имеет столь же фундаментальное значение, как и само понятие вида. На теоретическом уровне она имеет различные трактовки, которые менялись по мере изменения концептуального пространства биологической науки. В моём понимании эта проблема в общем случае определяется *противоречием между стремлением и невозможностью совместить разнообразие форм организации видов (видовых единиц) в единой теоретической концепции вида* (Павлинов, 2009; Pavlinov, 2013b).

В настоящей статье предлагается кратко рассмотреть истоки и современное состояние проблемы вида в биологии в указанном только что понимании. Основную содержательную часть статьи дополняет довольно обширный (но, разумеется, далеко не исчерпывающий) список литературы: он призван облегчить читателям, заинтересовавшимся той или иной точкой зрения на содержание проблемы вида, поиск соответствующих первоисточников.

Теоретическое рассмотрение

Общий контекст развития проблемы вида в биологии задаётся столь же общими механизмами развития научного знания в целом. Они рассмотрены ниже в самой краткой форме, необходимой (и, хотелось бы надеяться, достаточной) для того, чтобы понять, каким образом формируется, обсуждается и решается названная проблема.

Всякая познавательная (в том числе научная) деятельность в общем случае осуществляется в рамках *трёхкомпонентной познавательной ситуации*. Эти три базовые компоненты суть: *онтологическая* (что исследуется), *эпистемологическая* (как исследуется) и *субъектная* (кем исследуется). Они составляют *когнитивный треугольник* и находятся в сложном взаимодействии, в совокупности определяя некоторую общую концепцию (рис. 1). Первые две компоненты формируют *онто-эпистемологические основания* исследовательской программы при активном (даже если и неявном) участии третьей — субъектной — компоненты. Эти основания, в свою очередь, организуют выше упомянутое концептуальное пространство, которое заполняют конкретные (частные) концепции, составляющие теоретическое ядро познавательной ситуации (рис. 2).

Неустранимое участие субъекта в последней неизбежно влечёт за собой редукцию окружающего нас объективного мира (*Umgebung* = «умгебунг») до некоторого его частного проявления (фрагмента, аспекта, уровня и т.п.), который составляет *предметную область* конкретной научной дисциплины (*Umwelt* = «умвельт») (Князева, 2015). Сказанное верно и в

отношении всякого фрагмента исследуемой реальности: он входит в предметную область не как таковой («умгебунг»), но в редуцированной форме (как «умвельт»).

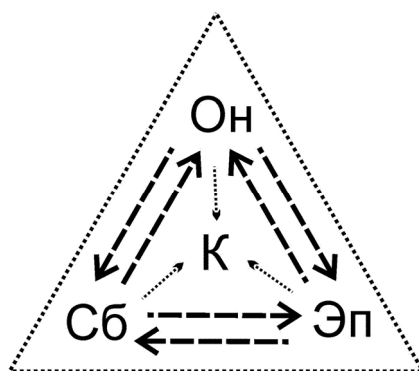


Рис. 1. Когнитивный треугольник:

К — концепция; Он — онтологическая; Сб — субъектная; Эп — эпистемологическая компоненты.

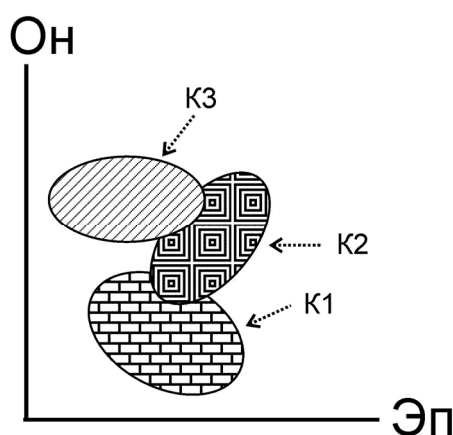


Рис. 2. Структура концептуального пространства, заданного онто-эпистемологически:

K1 – K3 — концепции; Он и Эп — как на рис. 1.

Классическая парадигма познавательной деятельности утверждает *научный монизм*, согласно которому: а) окружающий мир («умгебунг») организован детерминистически на основании действия единой и единственной глобальной причины, б) он как таковой служит предметом познания и определяет предметную область, в) существует единый и поэтому единственный допустимый способ его понимания и описания — некая единая «окончательная теория». В отличие от этого, *неклассическая парадигма* утверждает *научный плюрализм*, согласно которому: а) окружающий мир («умгебунг») организован квазидетерминистически на основании действия сложной совокупности разных локальных причин, б) существует множество допустимых способов редукции всеобщего «умгебунга» до разных локальных «умвельтов», каждый из которых составляет специфическую предметную область для приложения некоторой исследовательской программы, в) каждому «умвельту» соответствует некоторый специфический теоретический конструкт, их совокупность не редуцируема до единой «окончательной теории», но в некотором приближении составляет общую «мозаичную» картину исследованной части «умгебунга».

Синергетическая модель познавательной деятельности рассматривает всякую научную дисциплину как *неравновесную систему*, одно из имманентных свойств которой — развитие, сопровождающееся её структуризацией. Согласно названной модели, это развитие является квазидетерминированным, сочетая элементы новизны и преемственности. В первом случае имеется в виду появление новых теоретических конструктов – теорий, концепций, понятий и т.п. Во втором случае речь идёт о том, что содержание новых конструктов в той или иной мере зависит от предшествующих: как гласит один из афоризмов синергетики, «всякая развивающаяся система есть “жертва” своей истории» (Brooks, Wiley, 1986).

С точки зрения *эволюционной эпистемологии* развитие теоретического содержания научной дисциплины уподобляемо биологической эволюции, где роль основных эволюирующих единиц отводится научным концепциям (Hull, 1988; Меркулов, 1996). Основной фон этой «концептуальной эволюции» задаётся процессами «концептообразования» (по аналогии с видообразованием), структурирующими концептуальное пространство. В них присутствуют два основных тренда — интеграционный и диверсификационный, регулируемые совокупностью разного рода частных и общих причин. Среди последних важнейшее значение имеют изменения естественнонаучного контекста на уровне базовой онто-эпистемологии — развитие натурфилософских представлений о структуре и причинах мироздания («картины мира») и соответствующих им общих принципов исследования (основные схемы аргументации).

* * *

Суммируя кратко изложенные общетеоретические соображения применительно к основному предмету рассмотрения настоящей статьи, получаем следующие заключения о том, в каком качестве фигурируют вид и видовая проблематика в несуществующей науке «эйдологии».

Общая познавательная ситуация этой науки формируется на основе исторически сложившегося общего понятия о виде в биологии, для которого подспудно подразумевается некое единое качество — его *видовость* (specieshood) (Павлинов, 1992, 2009; Griffiths, 1999; Pavlinov, 2013b). Такой «вид вообще» мыслится как часть всеобщего «умгебунга»; как предмет исследований он редуцируется до некоторых частных проявлений («умвельтов»), выделяемых субъектами (научными школами, учёными) исходя из некоторых теоретических воззрений и исследовательских задач.

Указанное общее понятие закономерно развивается вместе с развитием фундаментальных представлений о а) причинах и структуре биоты (онтология) и б) принципах её изучения (эпистемология). Эти изменения порождают разные представления о том, что такое «вид вообще»; им соответствуют разные концепции вида, вычлняющие и изучающие разные воплощения гипотетической «видовости» нашего «вида вообще». При этом современные представления о виде, в силу преемственности развития биологического знания, в той или иной мере нагружены предшественниками.

Видовой монизм признаёт единственно возможную или хотя бы некоторую «главную» концепцию, наиболее полно выражающую подразумеваемую «видовость». *Видовой плюрализм* признаёт равноправие разных видовых концепций — по крайней мере тех, которые соответствуют некоторым проявлениям видового (в общем смысле) разнообразия (Ereshefsky, 1992b, 1998; Павлинов, 2009; Pavlinov, 2013b). При этом важно иметь в виду, что никакое полное определение вида (например, «суммативное» в версии Завадского, 1968) не отменяет его многоаспектности — а тем самым и возможности фиксации разных его аспектов в форме частных видовых концепций.

* * *

Из всего выше изложенного следует, что в общем концептуальном пространстве, которое является предметной областью «эйдологии» и в котором развивается видовая проблематика, фигурирует не «вид вообще», а те или иные проявления (аспекты) надорганизменной структуры биоты, оформляемые конкретными концепциями вида. В результате названное пространство разбивается на подпространства, соответствующие разным концепциям. Эти последние формируются в контексте конкретных исследовательских программ и задач, специфическим образом рассматривающих разнообразие организмов — таксономически, филогенетически, экологически и т.п.

Следует иметь в виду, что возможны познавательные ситуации, не предусматривающие присутствия в структуре биоты «вида» в традиционном таксономическом или в более современном филогенетическом понимании. Так, в некоторых разделах синэкологии основной структурной единицей природных сообществ считаются экоморфы (Арнольди и Арнольди, 1963; Чернов, 1991; Кирпотин, 2005). Однако с некоторой точки зрения эти последние могут рассматриваться и как проявления видовой организации — именно, как *эковиды*, наряду с *филовидами*, *морфовидами* и т.п. (см. далее).

В этой связи представляется разумным и корректным говорить не о «видах», а о неких *видовых единицах* в более общем понятийном смысле, не столь нагруженном исторически и теоретически (Pavlinov, 2013b; = *species* согласно Dubois, 2011). Эти единицы в конкретных познавательных ситуациях (и соответствующих концептуальных пространствах) фигурируют не как «вид вообще», но в форме концептуально выделенных *аспектов* структурной организации биоты некоторого уровня общности. Такими аспектами могут быть протяжённость во времени или в пространстве, место в нишевой структуре биоценозов, связи и отношения (репродуктивные, генеалогические, этологические и т.п.) внутри видов и между видами и т.п. Важность подобного понимания — в указании неустранимого значимого вклада субъектной компоненты в формировании общего концептуального пространства «эйдологии»: оно фигурирует не иначе как в рамках той познавательной ситуации, которая формируется субъектом исходя из конкретных исследовательских и иных задач, и структурируется на основе специфического аспектного рассмотрения структурно-функциональной организации биоты.

Следует подчеркнуть, что для биолога всякая видовая концепция, очевидно, имеет смысл в той мере, в какой она отражает некий биологически содержательный аспект структуры и/или динамики видового разнообразия. С этой точки зрения концепции, апеллирующие к онтологии (филогенетические, экологические и т.п.), значимы больше, чем сугубо эпистемические (например, прагматические): в первых биологического содержания больше, чем во вторых.

* * *

Небольшого отдельного комментария заслуживает субъектная компонента познавательной ситуации. Она иерархически структурирована: включает научное сообщество в целом, разные научные школы — и в конечном итоге конкретных исследователей, изобретающих и применяющих на практике те или иные понятия и концепции.

Активная роль субъектной компоненты заключается в том, что её участники, как подчёркнуто выше, неким специфическим образом конфигурируют «под себя» общую предметную область «эйдологии». В случае конкретных исследователей основанием для этого служит внутренняя интеллектуальная (отчасти и эмоциональная) интенция субъекта: есть «физики» и «лирики», «рационалисты» и «интуитивисты», «морфологи» и «экологи», «типологи» и «эволюционисты», «холисты» и «редукционисты» и т.п. Каждый исследователь, руководствуясь присущей ему субъективной интенцией, выбирает некоторую частную концепцию из множества возможных (или сотворяет новую) — и это во многом определяет его познавательную деятельность в области видового разнообразия.

* * *

Один из «прикладных» моментов, который необходимо принимать во внимание при теоретическом рассмотрении проблемы вида, заключается в том, что соответствующее понятие в силу исторических и иных причин достаточно плотно встроено в тезаурус биологии и используется в качестве фундаментального или хотя бы важного референтного во многих биологических дисциплинах и исследованиях. Поэтому предложение радикально решить названную проблему за счёт отказа от самого этого понятия и выстраивать «биологию без вида» (Kober, 2010) в настоящее время едва ли приемлемо, поскольку влечёт за собой целый ряд других проблем вполне фундаментального характера.

Например, современная эволюционная теория в качестве основного события признаёт *видообразование*. Замена этого понятия каким-либо другим — например, *филиацией* согласно новейшему (кладистическому) толкованию филогенеза — возможно, и решит эту проблему, но только в рамках этого толкования, с которым едва ли согласятся все биологи.

В экологии, как было отмечено выше, понятие «вид», вообще говоря, не обязательно для описания структуры локальных экосистем. Однако в их совокупных исследованиях возникает очевидная потребность в некотором «базисе сравнения», который позволил бы осмысленно соотнести между собой выделяемые в каждой из них экоморфы. Как представляется, в настоящее время с этой функцией достаточно успешно справляется общее понятие «вид»: экоморфы

интерпретируются как манифестации данного вида или разных видов в конкретных экосистемах (Шварц, 1980).

Наконец, согласно современным представлениям, относящимся к сфере «философии биологии», указание видовой принадлежности экземпляров, исследуемых в рамках любой биологической дисциплины, делает знание об этих экземплярах предметным, а тем самым и научно состоятельным (Рьюз, 1977; Мауг, 1988, 1996; Sober, 2000). При этом в первую очередь, разумеется, имеется в виду «классификационный вид», но обычно подразумевается, что он соответствует некоторой природной единице — «виду в природе». Отказ от этой важнейшей референтной функции общего понятия «вид» без замещения его каким-либо другим столь же общим едва ли будет способствовать надлежащей организации биологического знания. А раз так, то зачем «менять шило на мыло» — одну общую концепцию на другую с той же функцией?

Историческое рассмотрение

Как следует из общей теоретической модели, многозначность трактовок того природного объекта, который принято называть видом или видовой единицей, неизбежно возникает с самого начала познавательной деятельности и далее неустранимо присутствует в ней, формируя выше упомянутую видовую неопределённость.

Она отмечается уже в фолк-биологии, определяясь специфическими особенностями того, на каких основаниях указанные единицы выделяются в разных локальных сообществах (Atran, 1987a,b; Berlin, 1992; Павлинов и Любарский, 2011; Павлинов, 2013, 2015a). В раннеантичной натурфилософии Аристотеля «вид» (греч. *εἶδος*) означает и конкретную группу организмов, и характеризующую их сущность, и соответствующее им единое обобщающее понятие. Впрочем, это едва ли был видовой плюрализм в его современном понимании, скорее — многозначность трактовок вида (видовой единицы), зависящая от контекста рассмотрения (т.е. нечто вроде «лингвистической переменной» в нечёткой логике: Заде, 1976). Иными словами, во времена как ранних фолк-таксономистов, так и Аристотеля, многозначность «вида» была, но «проблемы вида», строго говоря, не было.

Позднеантичные неоплатоники, разработав логическую *родовидовую* схему деления понятий, фактически заложили основания всей последующей исследовательской программы, ориентированной на понятие вида. Так, Бозций заявил, что «если мы не будем знать, что такое вид, ничто не спасёт нас от заблуждений» (цит. по: Бозций, 1990, с. 12); таким образом, современные биологи, занятые видовой проблематикой, — поневоле «бозцианцы». В названной схеме «вид» фигурирует просто как последний шаг логического деления (*species infima*), в каждом конкретном случае определяемый исключительно контекстом классификационной задачи. При этом, в зависимости от базовой натурфилософии, он может трактоваться либо *реалистически* — как действительно существующая природная единица, либо *номиналистически* — как логическая классификационная единица.

Эта общая позиция была доработана и усилена средневековой схоластикой, из которой трудами первых систематизаторов-аристотеликов (Цезальпин, Юнг) перешла в нарождающуюся систематику. Универсальность принятой за основу родовидовой схемы сделала систематику поначалу «царицей биологии», тем самым предопределив фундаментальное значение исходно классификационного, а затем и природного понятия «вид» для всей биологической науки (впрочем, в то время её ещё не было).

На стадиях вызревания (Рэй, Маньоль) и завершения (Турнефор, Линней) схоластической систематики общее понятие «вид» стало обретать современное естественнонаучное (биологическое) содержание. Объективация видов как природных дискретных единиц обосновывалась ссылкой а) на акты божественного сотворения («видов столько, сколько форм создано изначально») и б) на античную формулу «подобное порождает подобное»; позже такое понимание обозначат как *генеративную концепцию вида* (Wilkins, 2003, 2010a). Таким образом, вид стал рассматриваться как некая реальная (объективная) сущность, занимающая вполне фиксированное фундаментальное положение в иерархии Системы природы: формально, как и у схоластов, «конечное», но в прин-

ципиально ином содержательном смысле — скорее, как «начальное» (изначально сотворённая форма).

Очевидной тенденции к утверждению вполне реалистического понимания вида противостояла его номиналистическая трактовка, которая на протяжении XVIII – XIX вв. поддерживалась аргументами двоякого рода. С одной стороны, в рамках естественной истории реальность и дискретность видов отвергали сторонники натурфилософской идеи «Лестницы природы» (Бюффон, Ламарк и др.) со ссылкой на непрерывности последней («Природа не делает скачков»). С другой стороны, общее представление о виде как о «конечной» единице отвергали логики, согласно схоластической традиции считая «вид» номинальным классификационным понятием, которое может быть подвергнуто сколь угодно дробному делению (ранний Бентэм, Милль).

Обсуждение видовой реальности vs. номинальности, начатое схоластами и продолженное в рамках новоевропейской естественной истории, породило проблему вида в первоначальной трактовке. Её содержание, сохранившееся до конца XIX в. и частью до начала XX в., можно свести к основной дилемме: *является ли вид, выделяемый ботаниками и зоологами, природной единицей определённого уровня общности — или это только классификационная единица?* Следует подчеркнуть, что эта дилемма укладывается в общую канву видового монизма: виды (видовые единицы) трактуются либо реалистически, либо номиналистически; некая познавательная ситуация, в которой одни виды «реальны», а другие «номинальны», запрещена бинарной аристотелевой логикой.

* * *

Развитие дарвиновской эволюционной модели во второй половине XIX в. привнесло существенно новый элемент в понимание вида и связанной с ним проблемы. Согласно названной модели, процесс эволюции представляет собой постепенное превращение локальных географических рас в виды, что для «эйдологии» означает следующее. Во-первых, вопреки тому, что утверждают систематики-линнеевисты, виды не постоянны, но возникают и меняются в ходе эволюции. Во-вторых, основными акторами эволюционного процесса, а тем самым и основными структурными единицами природных сообществ, являются не классификационные «конечные» виды, а реально существующие локальные расы и иные формы более низких уровней общности.

Эта эволюционная модель привела к существенно новой трактовке проблемы вида: её основным содержанием стало *«размывание» ранговых границ между видами и внутривидовыми формами* (Комаров, 1940; Завадский, 1968; Stamos, 1996, 2013; Ereshefsky, 2010, 2011), приведшее к отрицанию особой выделенности «линнеевского» вида и объявленное «кризисом вида» (Майр, 1968). В связи с этим произошло важное онтологическое разграничение широко понимаемых «линнеевских» видов, изначально заданных таксономически, и локальных природных форм (Poulton, 1904; Robson, 1928; Hawkins, 1935). Указанное разграничение, нашедшее поддержку в последующих теоретических исследованиях (Майр, 1968; Шаталкин, 1983; Mahner and Bunge, 1997; Zachos, 2016), стало важной предпосылкой к тому, чтобы избежать «ловушек», которые таятся в привязке рассмотрения проблемы вида к традиционному таксономическому контексту (Павлинов, 1992). Широко трактуемые классификационные виды было предложено обозначать как *линнеевские*, узко трактуемые природные видовые единицы — как *жордановские* (Lotsy, 1916, 1931), или *микровиды* (*speciolae*) (Turrill, 1925). В рамках нарождающейся биосистематики подчёркивалось, что все природные единицы должны трактоваться как экологические (Clements and Hall, 1919; Turesson, 1922). Последующее развитие такого способа отражения видового разнообразия привело к довольно дробной иерархии видовых единиц разного уровня общности (Du Rietz, 1930; Sylvester-Bradley, 1952).

Одновременно начался процесс разграничения (категоризации) самих природных видовых единиц согласно их биологическим особенностям. Так, было предложено их различать в зависимости от гипотетического способа эволюционного обретения ими своих признаков (Romanes, 1895) или от того, к каким жизненным формам они относятся (Turesson, 1922). Трактовка вида как *сингамеона* (Poulton, 1904; Lotsy, 1931) привела к принципиально важному заключению, что разным системам скрещивания могут соответствовать разные *категории видов* (Faegri, 1937;

Turrill, 1938; Huxley, 1942; Майр, 1947, 1968; Кэйн, 1958). Логическим продолжением выстроенной на основе «сингамеонной идеи» биологической концепции вида (Dobzhansky, 1935, 1937; Майр, 1947) стало предложение считать собственно «видами» только соответствующие единицы у организмов с амфимиктической системой размножения, разнообразие же прочих организмов было сочтено «вневидовым» (Dobzhansky, 1970). Позже базовые элементы такого «вневидового» разнообразия обозначили как *квазивиды* (Eigen, 1983; Stamos, 2003; Wilkins, 2007; Pavlinov, 2013b).

Современное понимание проблемы вида

Начавшееся выделение разных видовых категорий привело к существенно новому пониманию содержания проблемы вида, в которой уже в явной и вполне завершённой форме присутствует видовой плюрализм. В его основе — признание разнокачественности природных видовых единиц, обусловленной биологической спецификой разных групп организмов. К сущностному толкованию видового плюрализма добавляются более формальные операциональный и отчасти прагматический акценты: предложено выделять разные категории видовых единиц согласно способу их распознавания (Кэйн, 1958; Michener, 1962) или согласно задачам, в решение которых они вовлекаются (Sarkar, Margules, 2001; Tobias et al., 2010).

В свете признания «законности» видового плюрализма основным содержанием рассматриваемой проблемы теперь становится *адекватное представление многоаспектности видового уровня организации, не сводимой к единой общей концепции вида* (Stamos, 2003; Reydon, 2004; Queiroz, 2005; Павлинов, 2009, 2011; Ereshefsky, 2010; Kober, 2010; Wilkins, 2010a,b; Dubois, 2011; Pavlinov, 2013b). При этом, как отмечено выше, проблема порождается не только самой признаваемой многоаспектностью, но и стремлением свести её к какому-то одному базовому аспекту при (пока?) невозможности этого (Hull, 1997; Hey, 2001b; Павлинов, 2009; Pavlinov, 2013b). Такое понимание проблемы вида вполне соответствует неклассической научной парадигме с её установкой на научный плюрализм (Mishler and Donoghue, 1982; Hull, 1997; Ereshefsky, 1998, 2001, 2010; Dupré, 1999; Holmes, 2002; Brigandt, 2003; Павлинов, 2009; Pavlinov, 2013b).

Существенная особенность проблемы вида в современной трактовке заключается в том, что в ней по умолчанию признаётся реальность вида в его достаточно «широком» понимании как (квази)дискретной природной единицы, которая внутренне структурирована и имеет разные воплощения у организмов с разной биологической организацией (Sluys, 1991; Васильева, 2002; Pavlinov, 2013b). В связи с этим отчасти устраняется прежняя проблема, связанная с «размыванием» рангов видовых единиц разного уровня общности: в большинстве современных концепций за видами и локальными формами (подвиды, расы, экотипы и т.п.) признаётся разный ранговый статус, при этом вторые рассматриваются как специфические проявления внутривидовой изменчивости в разных экологических условиях.

На практическом уровне такая трактовка закреплена *политипической* концепцией вида, которая в систематике официально узаконена соответствующими номенклатурными кодексами (Павлинов, 2015а, б). На теоретическом уровне она подкреплена предложением строго разграничивать онтологически таксоны и таксономические категории (Woodger, 1937); в рассматриваемом нами случае оно выглядит как разграничение *видовой единицы* и *видового ранга (видовой ранговой категории)*, каждая со своим способом определения (Wilkins, 2003; Bock, 2004; Zachos, 2016).

Очевидно, что такая переформулировка проблемы вида на основе видового плюрализма не означает «видового нигилизма», а priori отрицающего существование в природе некоторой видовой единицы в её общем понимании (Ereshefsky, 1992b, 1998; Brigandt, 2003; Pavlinov, 2013b). Во всяком случае, она никоим образом не означает солидарности с номинализмом, в настоящее время отстаиваемым сторонниками позитивистской научной парадигмы (Burma, 1954; Michener, 1962; Sokal, Sneath, 1963; Colless, 1967). С другой стороны, такое понимание проблемы вида не подразумевает монистический реализм в его крайнем проявлении, согласно которому существование природного «вида вообще» должно признаваться как несомненное и не нуждающееся в каком-либо дополнительном обосновании (Комаров, 1940; Завадский, 1968); такая позиция по своей сути является априорной натурфилософской (Скворцов, 1967; Павлинов, 2009).

Важной частью современной проблемы вида, понимаемого реалистически как природной единицы, является определение его онтологического статуса в новой трактовке: её общий контекст задаётся не дилеммой «реализм vs. номинализм», а современным концептуализмом, учитывающим субъектную компоненту познавательной ситуации (Хакинг, 1998). В качестве основных вариантов рассматриваются три концепции: вид как (*квази*)индивид (Ghiselin, 1974, 1997; Hull, 1977; Coleman, Wiley, 2001), вид как «естественный род» (Kitts and Kitts, 1979; Dupré, 1981; Holsinger, 1984; Elder, 2008; Brigandt, 2009), вид как *кластер с гомеостатическими свойствами* (Boyd, 1999; Ereshefsky, 2001; Rieppel, 2005, 2007, 2009). Не вдаваясь в детали это дискуссии, отмечу лишь, что в ней недостаточно внимания уделяется видовому плюрализму: как можно полагать, в разных группах организмов, в зависимости от степени развития механизмов поддержания видовой целостности, указанный статус может быть разным (Pavlinov, 2013b).

Концептуальная пирамида

В настоящее время существует около двух десятков частных концепций вида (Крюков, 2003; Wilkins, 2010b; Mallet, 2013; Zachos, 2016); их перечислением едва ли имеет смысл занимать объём статьи и внимание читателей. Ниже указаны основные категории, в которые попадают те или иные концепции в зависимости от того, что считается ключевым в определении вида (видовой единицы) в его общем понимании (Павлинов и Любарский, 2011, с изменениями):

— вид как *общность по сходству*, сюда относятся следующие концепции: типологическая (восходит к началу XIX в.), фенетическая (Cain and Harrison, 1958; Sokal and Sneath, 1963; Colless, 1967, 2006; Eigen, 1983; Boyd, 1999), генетическая (Masters and Spencer, 1989; Baker and Bradley, 2006), «интегративная» (Goulding and Dayrat, 2016), а также все сугубо операциональные (Cracraft, 1983; Pleijel and Rouse, 2000; Sarkar and Margules, 2001; Sites and Marshall, 2004; Blaxter et al., 2005; Hanage et al., 2006);

— вид как *изолированное репродуктивное сообщество*, такова биологическая концепция (Dobzhansky, 1935, 1937; Майр, 1947, 1968; Рубцов, 1996; Mayr, 2000), концепция самораспознавания (Paterson, 1985; Templeton, 1989; Фридман, 2007);

— вид как *историческая общность*, включая классическую генеративную концепцию (Комаров, 1940), концепции филогенетического или генеалогического вида в кладистике (Mishler and Brandon, 1987; Queiroz and Donoghue, 1988; Baum and Shaw, 1995; Pinna, 1999; Queiroz, 1999; Mishler and Theriot, 2000; Kornet and McAllister, 2005);

— вид как специфическая *экологическая общность*, включая концепцию эковида (Turesson, 1922; Van Valen, 1976; Andersson, 1990), функциональную концепцию (Хлебосолов, 2003);

— вид как *онтологическая* природная единица (Mahner, 1993), включая понимание вида как «естественного рода» в смысле Куайна или «гомео-кластера» (см. выше);

— вид как *логическая* классификационная единица, выделяемая на общих основаниях в рамках родовидовой схемы (Mahner and Bunge, 1997).

Наряду с перечисленными, заслуживают внимания следующие концептуальные группировки общего порядка, выделяемые по другим основаниям: видовые концепции бывают *статические* или *динамические* (Dobzhansky, 1935), *структурные* или *процессуальные* (Stamos, 2003), *синхронные* или *диахронные* (Lee and Wolsan, 2002); выше была отмечено разделение видовых концепций на «онтологические» и «прагматические». Кроме того, предложен ряд концепций комплексного характера, пытающихся обобщить несколько критериев, из них здесь стоит упомянуть концепцию *эволюционного вида* (Simpson, 1951, 1961; Wiley and Mayden, 2000; Симпсон, 2006), *геномно-филогенетическую* (Staley, 2006), *системную* (Маликов и Голенищев, 2009, 2016).

* * *

Как видно из предыдущего, видовые концепции могут быть упорядочены в категории согласно разным критериям, поэтому и итоговые категоризации могут быть весьма разными. В связи с этим к числу основных задач современной проблемы вида относится выработка достаточно общих принципов упорядочения этих концепций в некую «естественную систему», в которой они

находили бы не только место, но и обоснование (Hull, 1997; Mayden, 1997; Павлинов, 2009; Naomi, 2011; Pavlinov, 2013b).

Один из возможных таких принципов — иерархическое представление структуры концептуального пространства, надстраиваемого над понятием вида, в форме так называемой «*концептуальной пирамиды*», которая организована следующим образом (Pavlinov, 2013b). Её иерархия задаётся уровнями общности видовых концепций: верхнему уровню соответствует наиболее общая теоретическая, средним уровням — также теоретические, но более частные, нижнему — операциональные (рис. 3). Теоретические концепции общего порядка — рамочные, определяют наиболее значимые параметры видовых единиц, которые уточняются конкретными концепциями частного порядка.

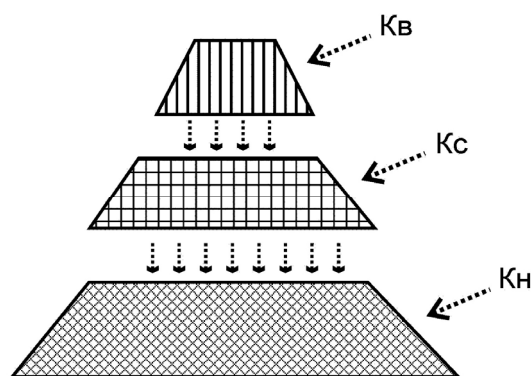


Рис. 3. «Концептуальная пирамида»: Кв, Кс, Кн — концепции высшего, среднего и низшего уровней.

«Пирамидальный» характер всей этой конструкции означает, что по мере продвижения от верхнего уровня к нижнему, как и в любой иерархической классификации, количество концепций последовательно возрастает. Кроме того, из этой иерархии следует, что концепции низших уровней могут быть осмысленно определены лишь в контексте, заданном на более высоких уровнях «пирамиды». Это, в частности, касается операциональных концепций: ни они сами, ни выделяемые на их основе единицы (например, *феноны*) не имеют биологического смысла, если не указана интерпретирующая их биологически содержательная концепция более высокого уровня.

Вершине «пирамиды» соответствует рамочная концепция наиболее общего порядка (*unique beginner*, см.: Вежбицкая, 1996): она должна на общих основаниях определять базовые структурно-функционально-эволюционные единицы биоты. В её контексте может быть в столь же общем случае определён и вид — очевидно, не как один из таксонов (Mishler, 1999), а как одна из природных единиц наряду с прочими — например, наряду с экосистемой, организмом и т.п. Таким образом, указанная «пирамида» подразумевает следующую последовательность дефиниций: сначала определяется, что «базовая единица организации биоты — это...», затем определяется вид как «такая базовая единица, которая...». Подобный вполне дедуктивный способ выстраивания «пирамиды» видовых концепций, как представляется, позволит избежать замкнутого круга, в которую попадают исследователи, исходящие из априорной заданности вида и стремящиеся на этой основе выработать его общее всеохватное определение (Комаров, 1940; Завадский, 1968; Степанян, 1983).

Заключительные соображения

Если верна предлагаемая эволюционной эпистемологией модель развития концептуального пространства, выстраиваемого вокруг общего понятия «вид» и включающего в качестве важного раздела проблему вида в её современном толковании, то можно полагать, что видовой плюрализм является не только важной частью указанного пространства, но и, вероятно, отнюдь не склонен «съезжиться». Данное обстоятельство отражает общий диверсификационный тренд развития современных взглядов на разнообразие живой природы, частью которого является видовое разнообразие: оно выглядит всё более и более сложно организованным (Павлинов, 2011, 2016).

Вопрос о возможности признания единообразно понимаемого природного вида в самом общем смысле в настоящее время остаётся открытым. Наверное, для него в принципе можно выработать какое-то базовое определение, пусть даже и весьма громоздкое «суммативное» (Завадский, 1968), — но оно должно вводиться не *ad hoc*, а в рамках «концептуальной пирамиды» как детализация более общего определения любых базовых единиц организации биоты.

В случае, если такое определение удастся разработать на достаточно конструктивных основаниях, можно будет говорить действительно о *природном виде* как об одной из таких единиц некоторого уровня общности, а) которая наделена особой сущностью — выше упомянутой *видовостью*, отличающей её от других единиц, и б) организация которой эволюирует вместе с глобальной эволюцией биоты, точно так же как эволюирует организация других единиц — экосистем, индивидов и т.п., и соответственно этому реализуется в разных группах в той или иной модификации (Pavlinov, 2013b). Если не удастся, мы вынуждены будем признать, что имеем дело с *сущностно разными видовыми единицами*, обозначение которых общим понятием «вид» будет лишь данью схоластической традиции и следствием тривиального семантического конвенционализма (Sober, 2000).

Вообще же ближайшие перспективы развития проблемы вида в биологии с теоретической точки зрения выглядят достаточно радужно. Основанием для оптимизма служат изложенные выше общие представления о путях развития всякого концептуального пространства, согласно которым в этом развитии присутствуют как интеграционные, так и диверсификационные тренды. Теоретики и дальше будут разрабатывать названное пространство соответственно меняющимся представлениям о развитии и структуре биоты вообще и разнообразия организмов в частности. Важной частью этой разработки будет, надо полагать, поиск единого понимания того, что такое биологическая (в общем смысле) видовая единица — но это понимание, очевидно, не исключит многоаспектности последней. Значит, дальнейшее существование частных концепций вида, а с ними и одноимённой проблемы, неизбежно — разумеется, пока её содержание не изменит или вовсе не «закроет» какое-либо иное фундаментальное понимание структуры и эволюции биоты.

В подобной ситуации исследователю-практику, как представляется, весьма полезно иметь некое представление о структуре концептуального пространства, в котором фигурирует общее понятие вида (видовой единицы), чтобы осмысленно (пусть и в самых общих чертах) ориентироваться в разнообразии видовых концепций, понимать соотношение между ними, их содержание и ограничения. Это послужит рациональным основанием для корректного выбора и применения той или иной частной концепции, *наиболее пригодной для конкретных задач описания видового разнообразия в конкретной группе организмов*.

* * *

В завершение хотелось бы обратить внимание на вполне конкретный, но достаточно важный вопрос, связанный с предметом рассмотрения настоящей статьи, который касается фактологического обеспечения исследований видового разнообразия. Его традиционную основу составляют коллекционные (гербарные) сборы, долговременно хранящиеся в стандартных условиях: в сравнительных исследованиях они являются аналогом экспериментов, в равной с ними мере обеспечивая получение и воспроизведение научного знания (Павлинов, 2008, 2016). Многоаспектность вида в его общем понимании подразумевает, что каждый из его аспектов, выраженный той или иной концепцией, является предметом специального исследования. Очевидно, каждый такой аспект должен быть обеспечен надлежащей фактологией — соответствующим коллекционным (гербарным) материалом.

Это общее соображение служит одним из оснований разработки стратегии коллекционного (гербарного) дела, связанной с обеспечением фактологической базы исследований биологического разнообразия. Руководствуясь содержанием различных видовых концепций, исследователи должны стремиться фиксировать пригодными способами самый разный исходный натурный материал, обеспечивая его сохранность для последующих изысканий в этом важном разделе биологической науки.

Благодарности

Автор признателен оргкомитету VIII Всероссийской микологической школы-конференции «Концепции вида у грибов: новый взгляд на старые проблемы» за приглашение участвовать в её работе, что позволило обратиться к рассмотрению некоторых важных вопросов, относящиеся к проблеме вида в биологии.

Публикация подготовлена в рамках гостемы № АААА-А16-116021660077-3 при частичной поддержке РНФ (грант № 14-50-00029) раздела, касающегося теоретического обоснования развития коллекционной базы исследований биологического разнообразия.

Литература

- Антипенко Л.Г. (1986) Проблема неполноты теории и её гносеологическое значение, Наука, М.
- Арнольди К.В., Арнольди Л.В. (1963) О биоценозе как об одном из основных понятий экологии, его структуре и объёме. *Зоол. журн.*, 42: 161 – 183.
- Баранов П.А. (ред.) (1958) Проблема вида в ботанике, вып. 1, Акад. Наук СССР, М – Л.
- Бозций (1990) «Утешение философией» и другие трактаты, Наука, М.
- Васильева Л.Н. (2002) Кризис проблемы вида: причины и следствия в кн. «Эволюционная биология» (ред. Стегний В.Н.) Том 2, ТГУ, Томск, 31 – 50.
- Вежбицкая А. (1996) Язык. Культура. Познание, Русские словари, М.
- Волкова Э.В., Филюков А.И. (1966) Философские вопросы теории вида, Наука и техника, Минск.
- Завадский К.М. (1961) Учение о виде, ЛГУ, Л.
- Завадский К.М. (1968) Вид и видообразование, Наука, Л.
- Заде Л. (1976) Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений, Мир, М.
- Кирпотин С.Н. (2005) Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы, *Ж. общ. биол.*, 66: 239 – 250.
- Князева Е.Н. (2015) Понятие “Umwelt” Якоба фон Иксюля и его значимость для современной эпистемологии. *Вопр. филос.*, 5: 30 – 44.
- Комаров В.Л. (1940) Учение о виде у растений, Изд-во АН СССР, М – Л.
- Крюков А.П. (2003) Современные концепции вида и роль российских биологов в их разработке., в кн. «Проблемы эволюции» (ред. Крюков А.П. и Якименко Л.В.) Том 5, Дальнаука, Владивосток, 31 – 39.
- Кэйн А. (1958) Вид и его эволюция, Иностран. лит., М.
- Майр Э. (1947) Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога, Иностран. лит., М.
- Майр Э. (1968) Зоологический вид и эволюция, Мир, М.
- Майр Э. (1971) Принципы зоологической систематики, Мир, М.
- Маликов В.Г., Голенищев Ф.Н. (2009) Системная концепция формообразования и проблема вида в сб. «Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций» (ред. Алимов А.Ф. и Степаньянц С.Д.), Зоол. инст. РАН, С-П, 117 – 140.
- Маликов В.Г., Голенищев Ф.Н. (2009) Реальность и относительность видов., в сб. «Аспекты биоразнообразия» (ред. Павлинов И.Я., Калякин М.В. и Сысоев А.В.), *Сб. труд. Зоол. муз. МГУ им. М.В. Ломоносова*, 54: 134 – 145.
- Меркулов И.П. (ред.) (1996) Эволюционная эпистемология: проблемы, перспективы, РОССПЭН, М.
- Моргун Д.В. (2002) Эпистемологические основания проблемы вида в биологии, МГУ, М.
- Моргун Д.В. (2005) Проблема вида в контексте формирования неклассической биологии. Канд. дисс., МГУ, М.
- Павлинов И.Я. (1992) Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики. *Ж. общ. биол.*, 53: 757 – 767.
- Павлинов И.Я. (2008) Музейные коллекции как феномен науки. *Изв. Муз. фонда им. А.А. Браунера* (Одесса), 5 (4): 1 – 4.
- Павлинов И.Я. (2009) Проблема вида в биологии — ещё один взгляд., в сб. «Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций» (ред. Алимов А.Ф. и Степаньянц С.Д.), ЗИН РАН, С-П, 259 – 271.
- Павлинов И.Я. (2011) Как возможно выстраивать таксономическую теорию. *Зоол. исслед.*, 10: 45 – 100.
- Павлинов И.Я. (2013) Таксономическая номенклатура. 1. От Адама до Линнея. *Зоол. исслед.*, 12: 5 – 150.
- Павлинов И.Я. (2015а) Номенклатура в систематике: История. Теория. Практика, Т-во науч. изд. КМК, М.
- Павлинов И.Я. (2015б) Таксономическая номенклатура. Книга 3. Современные кодексы. *Зоол. исслед.*, 17: 5 – 57.
- Павлинов И.Я. (2016) Биоразнообразие и биокolleкции: проблема соответствия., в сб. «Аспекты биоразнообразия» (ред. Павлинов И.Я., Калякин М.В. и Сысоев А.В.), *Сб. труд. Зоол. муз. МГУ им. М.В. Ломоносова*, 54: 733 – 786.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. (2011) Биологическая систематика: эволюция идей. *Сб. труд. Зоол. муз. МГУ им. М.В. Ломоносова*, 51: 5 – 667.
- Пармисто Э. (ред.) (1986) Проблема вида и рода у грибов, Инст. зоол. АН ЭССР, Таллин.
- Перминов В.Я. (2001) Философия и основания математики, Прогресс-Традиция, М.
- Рубцов А.С. (1996) Биологическая концепция вида в орнитологии: анализ теоретических основ. *Ж. общ. биол.*, 57: 747 – 759.
- Рьюз М. (1977) Философия биологии, Прогресс, М.
- Симпсон Дж. Г. (2006) Принципы таксономии животных, Т-во науч. изд. КМК, М.
- Синская Е.Н. (1948) Динамика вида, ОГИЗ, М – Л.
- Синская Е.Н. (1961) Учение о виде и таксонах (конспект лекций). ВИР ВАСХНИЛ, Л.

- Скворцов А.К.** (1967) Основные этапы развития представлений о виде. *Бюлл. Моск. общ. исп. прир.*, отд. биол., 72 (5): 11 – 27.
- Степанян Л.С.** (1983) Вид в пространстве и во времени., в сб. «Теоретические проблемы современной биологии», НЦ биол. исслед. АН СССР, Пущино, 50 – 57.
- Фридман В.С.** (2007) Системы распознавания «свой–чужой» и ренессанс биологической концепции вида., в сб. «XXI Люблинские чтения. Современные проблемы эволюции», УлГПУ, Ульяновск, 201 – 215.
- Хакинг Я.** (1998) Представление и вмешательство. Введение в философию естественных наук, Логос, М.
- Хлебосолов Е.И.** (2003) Функциональная концепция вида в биологии., в сб. «Экология и эволюция животных», Сб. науч. трудов каф. зоологии РГПУ (Рязань): 3 – 22.
- Чернов Ю.И.** (1991) Биологическое разнообразие: сущность и проблемы. *Успехи соврем. биол.*, 111: 499 – 507.
- Шаталкин А.И.** (1983) К вопросу о таксономическом виде. *Ж. общ. биол.*, 54: 172 – 186.
- Шварц С.С.** (1980) Экологические закономерности эволюции, Наука, М.
- Andersson L.** (1990) The driving force: Species concepts and ecology. *Taxon*, 39: 375 – 382.
- Atran S.** (1987a) Origin of the species and genus concepts: an anthropological perspective. *J. Hist. Biol.*, 20: 195 – 279.
- Atran S.** (1987b) The early history of the species concept: an anthropological reading., in “Histoire du concept d’espèce dans les sciences de la vie: Colloq. Intern” (eds Roger J. and Fischer J.L.), Singer-Polignac, Paris, 1 – 36.
- Baker R.J., Bradley R.D.** (2006) Speciation in mammals and the genetic species concept. *J. Mammal.*, 87: 643 – 662.
- Baum D.A., Shaw K.L.** (1995) Genealogical perspectives on the species problem., in “Experimental and molecular approaches to plant biosystematics” (eds. Hoch P.C., Stephenson A.G.), Missouri Bot. Gard., St. Louis, 289 – 303.
- Berlin B.** (1992) Ethnobiological classification: Principles of categorization of plants and animals in traditional societies, Princeton Univ. Press, Princeton.
- Blackwelder R.E.** (1967) Taxonomy. A text and reference book, John Wiley & Sons, New York.
- Blaxter M., Mann J., Chapman T., Thomas F., Whitton C., Floyd R., Abebe E.** (2005) Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B.*, 360: 1935 – 1943.
- Bock W.J.** (2004) Species: the concept, category and taxon. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 42: 178 – 190.
- Boyd R.** (1999) Homeostasis, species, and higher taxa., in “Species: New interdisciplinary essays” (ed. Wilson R.A.), MIT Press, Cambridge (MA), 141 – 185.
- Brigandt I.** (2003) Species pluralism does not imply species eliminativism. *Phil. Sci.*, 70: 1305 – 1316.
- Brigandt I.** (2009) Natural kinds in evolution and systematics: metaphysical and epistemological considerations. *Acta Biotheor.*, 57: 77 – 97.
- Brooks D.R., Wiley E.O.** (1986) Evolution as entropy, Univ. Chicago Pres, Chicago.
- Burma B.H.** (1954) Reality, existence and classification. *Madroño*, 12: 193 – 209.
- Cain A.J., Harrison G.A.** (1958) An analysis of the taxonomist's judgment of affinity. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 131: 85 – 98.
- Claridge M.F., Dawah H.A., Wilson M.R.** (eds) (1997) Species. The units of biodiversity, Chapman & Hall, London.
- Clements F.E., Hall H.M.** (1919) Experimental taxonomy. *Carnegie Inst. Wash. Yearb.*, 18: 334 – 335.
- Colless D.H.** (1967) An examination of certain concepts in phenetic taxonomy. *Syst. Zool.*, 16: 6 – 27.
- Colless D.H.** (2006) Taxa, individuals, clusters and a few other things. *Biol. Philos.*, 21: 353 – 367.
- Coleman K.A., Wiley E.O.** (2001) On species individualism: A new defense of the species-as-individuals hypothesis. *Phil. Sci.*, 68: 498 – 517.
- Coyne J.A., Orr H.A.** (2004) Speciation, Sinauer Assoc., Cambridge (MA).
- Cracraft J.** (1983) Species concepts and speciation analysis in “Current Ornithology” (ed. Johnston R.F.) Vol. 1, Plenum, New York, 159 – 187.
- Dobzhansky T.** (1935) A critique of the species concept in biology. *Philos. Sci.*, 2: 344 – 355.
- Dobzhansky T.** (1937) Genetics and the origin of species, Columbia Univ. Press, New York.
- Dobzhansky T.** (1970) Genetics of evolutionary process, Columbia Univ. Press, New York.
- Du Rietz G.E.** (1930) The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk Botan. Tidskrift.*, 24: 333 – 428.
- Dubois A.** (2011) Species and “strange species” in zoology: Do we need a “unified concept of species”? *Comptes rendus Palevol.*, 10 (2 – 3): 77 – 94.
- Dupré J.** (1981) Natural kinds and biological taxa. *Philos. Rev.*, 90: 66 – 90.
- Dupré J.** (1999) On the impossibility of a monistic account of species., in “Species: New interdisciplinary essays” (ed. Wilson R.A.), MIT Press, Cambridge (MA), 3 – 21.
- Eigen M.** (1983) Viral quasispecies. *Sci. Amer.*, 269, 1: 42 – 49.
- Elder C.L.** (2008) Biological species are natural kinds. *South. J. Philos.*, 46 (3): 339 – 362.
- Ereshefsky M.** (ed.) (1992a) The units of evolution: Essays on the nature of species, MIT Press, Cambridge (MA).
- Ereshefsky M.** (1992b) Eliminative pluralism. *Phil. Sci.*, 59 (4): 671 – 690.
- Ereshefsky M.** (1998) Species pluralism and anti-realism. *Phil. Sci.*, 65 (1): 103–120.
- Ereshefsky M.** (2001) The poverty of the Linnaean hierarchy: A philosophical study of biological taxonomy, Cambridge Univ. Press, New York.
- Ereshefsky M.** (2010) Species., in “The Stanford encyclopedia of philosophy” (ed. Zalta E.N.): <http://plato.stanford.edu/entries/species/>
- Ereshefsky M.** (2011) Mystery of mysteries: Darwin and the species problem. *Cladistics*, 27 (1): 67 – 79.
- Faegri K.** (1937) Some fundamental problems of taxonomy and phylogenetics. *Bot. Rev.*, 3: 400 – 423.

- Faith D.P.** (2003) Biodiversity., in “The Stanford encyclopedia of philosophy”, Summer 2003 Edition (ed. Zalta E.N.): <http://plato.stanford.edu/archives/sum2003/entries/biodiversity/>
- Ghiselin M.T.** (1974) A radical solution to the species problem. *Syst. Zool.*, 23: 536 – 544.
- Ghiselin M.T.** (1997) Metaphysics and the origin of species, SUNY Press, New York.
- Goulding T.C., Dayrat B.** (2016) Integrative taxonomy: Ten years of practice and looking into the future., в сб. «Аспекты биоразнообразия» (ред. Павлинов И.Я., Калякин М.В. и Сысоев А.В.), *Сб. труд. Зоол. муз. МГУ им. М.В. Ломоносова*, 54: 116 – 133.
- Griffiths P.E.** (1999) Squaring the circle: Natural kinds with historical essences., in “Species: New interdisciplinary essays”, (ed. Wilson R.A.), MIT Press, Cambridge (MA), 209 – 228.
- Hanage W.P., Fraser C., Spratt B.G.** (2005) Fuzzy species among recombinogenic bacteria. *BMC Biology*, 3: 6: <http://www.biomedcentral.com/1741-7007/3/6>
- Hawkins H.L.** (1935) The species problem. *Nature*, 136: 574 – 575.
- Hey J.** (2001a) Genes categories and species. The evolutionary and cognitive cause of the species problem, Oxford Univ. Press, New York.
- Hey J.** (2001b) The mind of the species problem. *Trends Ecol. Evol.*, 16 (7): 326 – 329.
- Hey J., Waples R.S., Arnold M.L., Butlin R.K., Harrison R.G.** (2003) Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 18 (11): 597 – 603.
- Holmes J.A.** (2002) Species pluralism. Dissertation. Michigan State Univ.: <https://philpapers.org/rec/HOLSP-3>.
- Holsinger K.E.** (1984) The nature of biological species. *Phil. Sci.*, 51 (2): 293 – 307.
- Howard D.J., Berlocher S.H.** (1998) Endless form: species and speciation, Oxford Univ. Press, New York.
- Hull D.L.** (1977) The ontological status of species as evolutionary unit., in “Foundational problems in the special sciences” (eds Butts R. and Hintikka J.), D. Reidel, Dordrecht.
- Hull D.L.** (1988) Science as a process, Univ. Chicago Press, Chicago.
- Hull D.L.** (1997) The ideal species concept – and why we can’t got it., in “Species. The units of biodiversity” (eds Claridge M.F., Dawah A.H., and Wilson M.R.), Chapman & Hall, London, 357 – 380.
- Huxley J.S.** (1942) Evolution: The modern synthesis, G. Allen & Unwin Ltd., London.
- IISE** (2017) International Institute for Species Exploration (IISE): <http://www.esf.edu/species/>
- Kitts D.B., Kitts D.J.** (1979) Biological species as natural kinds. *Phil. Sci.*, 46: 613 – 622.
- Kober G.** (2010) Biology without species: A solution to the species problem, Thesis Ph.D. Diss. Abstracts International: <http://las.sinica.edu.tw:1085/search~S0?/d0305/d++++0305/-3%2C-1%2C0%2CB/frameset&FF=d++++0306&14%2C%2C117/indexsort=->
- Kornet D.J., McAllister J.W.** (2005) The composite species concept: A rigorous basis for cladistic perspective., in “Current themes in theoretical biology. A Dutch Perspective” (eds Reydon T.A.C. and Hemerik L.), Springer, Amsterdam, 95 – 127.
- Lee M., Wolsan M.** (2002) Integration, individuality and species concepts. *Biol. Philos.*, 17: 651 – 660.
- Lotsy J.P.** (1916) Evolution by means of hybridization, M. Nijhoff, The Hague.
- Lotsy J.P.** (1931) On the species of the taxonomist in its relation to evolution. *Genetica*, 13: 1 – 16.
- Mahner M.** (1993) What is a species? *J. Gen. Philos. Sci.*, 24: 103 – 126.
- Mahner M., Bunge M.** (1997) Foundations of biophilosophy, Springer Verlag, Frankfurt.
- Mallet J.** (2013) Species, concepts of in “Encyclopedia of biodiversity” (ed. Levin S.A.) Vol. 6, Academic Press, Waltham (MA), 679 – 691.
- Masters J.C., Spencer H.G.** (1989) Why we need a new genetic species concept. *Syst. Zool.*, 38: 270 – 279.
- Mayden R.L.** (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem., in “Species. The units of biodiversity” (eds Claridge M.F., Dawah A.H. and Wilson M.R.), Chapman & Hall, London, 381 – 424.
- Mayr E.** (1957) The species problem. A symposium presented at the Atlanta meeting of the American Association for the Advancement of Science, 28 – 29 Dec. 1955. Publ. 50, Amer. Assoc. Advanc. Sci., Washington.
- Mayr E.** (1988) Toward a new philosophy of biology, Cambridge Univ. Press, New York.
- Mayr E.** (1996) What is a species, and what is not? *Phil. Sci.*, 63: 262 – 277.
- Mayr E.** (2000) The biological species concept., in “Species concepts and phylogenetic theory: a debate” (eds Wheeler Q.D. and Meier R.), Columbia Univ. Press, New York, 17 – 29.
- Michener C.D.** (1962) Some future developments in taxonomy. *Syst. Zool.*, 12: 151 – 172.
- Mishler B.D.** (1999) Getting rid of species? in “Species: New interdisciplinary essays” (ed. Wilson R.A.), MIT Press, Cambridge (MA), 307 – 315.
- Mishler B.D., Brandon R.N.** (1987) Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biol. Philos.*, 2: 397 – 414.
- Mishler B.D., Donoghue M.J.** (1982) Species concepts: a case for pluralism. *Syst. Zool.*, 31: 491 – 503.
- Mishler B.D., Thirot E.C.** (2000) The phylogenetic species concept: monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concept., in “Species concepts and phylogenetic theory: a debate” (eds Wheeler Q.D. and Meier R.), Columbia Univ. Press, New York, 44 – 54.
- Naomi S.-I.** (2011) On the integrated frameworks of species concepts: Mayden’s hierarchy of species concepts and de Queiroz’s unified concept of species. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 49: 177 – 184.
- Paterson H.E.H.** (1985) The recognition concept of species., in “Species and speciation” (ed. Vrba E.S.), Transvaal Mus. Monogr. (Pretoria), 4: 21 – 29.

- Pavlinov I.Ya.** (ed.) (2013a) The species problem: Ongoing issues, InTech Open Publ., Rijeka: <http://www.intechopen.com/books/the-species-problem-ongoing-issues>
- Pavlinov I.Ya.** (2013b) The species problem: Why again? in "The species problem: Ongoing issues" (ed. Pavlinov I.Ya.), InTech Open Publ., Rijeka, 3 – 37: <http://www.intechopen.com/books/the-species-problem-ongoing-issues/the-species-problem-why-again->
- Pinna de M.C.C.** (1999) Species concepts and phylogenetics. *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 9: 353 – 373.
- Pleijel F., Rouse G.W.** (2000) Least-inclusive taxonomic unit: a new taxonomic concept for biology. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.*, 267: 627 – 630.
- Poulton E.B.** (1904) What is a species? *Proc. Entomol. Soc. Lond.* (1903): lxxvii – cxvi.
- Queiroz de K.** (1999) The general lineage concept of species and the defining properties of species category., in "Species: New interdisciplinary essays" (ed. Wilson R.A.), MIT Press, Cambridge (MA), 49 – 89.
- Queiroz de K.** (2005) Different species problems and their resolution. *BioEssays*, 27: 1263 – 1269.
- Queiroz de K., Donoghue M.J.** (1988) Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*, 4: 317 – 338.
- Quicke D.L.J.** (1993) Principles and techniques of contemporary taxonomy, Chapman & Hall, London.
- Reydon T.A.C.** (2004) Why does the species problem still persist? *BioEssays*, 26: 300 – 305.
- Richards R.A.** (2010) The species problem: A philosophical analysis, Cambridge Univ. Press, Cambridge (UK).
- Rieppel O.** (2005) Monophyly, paraphyly, and natural kinds. *Biol. Philos.*, 20: 465 – 487.
- Rieppel O.** (2007) Species: kinds of individuals or individuals of a kind. *Cladistics*, 3: 373 – 384.
- Rieppel O.** (2009) Species as a process. *Acta Biotheor.*, 57: 33 – 49.
- Robson G.C.** (1928) The species problem: An introduction to the study of evolutionary divergence in natural populations, Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Roger J., Fischer J.L.** (1987) Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie. Colloq. Intern., Singer-Polignac, Paris.
- Romanes G.J.** (1895) Darwin, and after Darwin: An exposition of the Darwinian theory and a discussion of the post-Darwinian questions Vol. 2. Post-Darwinian questions: Heredity and utility, Longmans & Green, London.
- Ruse M.** (1987) Biological species: natural kinds, individuals, or what? *Brit. J. Philos. Sci.*, 38: 225 – 242.
- Sites J. W., Marshall J.C.** (2004) Operational criteria for delimiting species. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35: 199 – 227.
- Sarkar S.** (2005) Biodiversity and environmental philosophy: An introduction, Cambridge Univ. Press, New York.
- Sarkar S., Margules C.** (2001) Operationalizing biodiversity for conservation planning. *J. Biosci.*, 27, Suppl. 2: 299 – 308.
- Simpson G.G.** (1951) The species concept. *Evolution*, 5: 285 – 298.
- Simpson G.G.** (1961) Principles of animal taxonomy, Columbia Univ. Press, New York.
- Slobodchikoff C.N.** (1976) Concepts of species. Benchmark papers in systematics and evolutionary biology Vol. 3, Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg (PA).
- Sluys R.** (1991) Species concepts, process analysis, and the hierarchy of nature. *Experientia*, 47: 1162 – 1170.
- Sober E.** 2000. Philosophy of biology, 2nd ed., Westview Press, Boulder.
- Sokal R.R., Sneath R.H.A.** (1963) Principles of numerical taxonomy, W.H. Freeman & Co, San Francisco.
- Stace C.A.** (1989) Plant taxonomy and biosystematics, 2d ed., Cambridge Univ. Press, London.
- Staley J.T.** (2006) The bacterial species dilemma and the genomic-phylogenetic species concept. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B.*, 361, 1899 – 1909.
- Stamos D.N.** (1996) Was Darwin really a species nominalist? *J. Hist. Biol.*, 29: 127 – 144.
- Stamos D.N.** (2003) The species problem. Biological species, ontology, and the metaphysics of biology, Lexington Books, Oxford.
- Stamos D.N.** (2013) Darwin's species concept revisited., in "The species problem: Ongoing issues" (ed. Pavlinov I.Ya.), InTech Open Publ., 251 – 280: <http://www.intechopen.com/books/the-species-problem-ongoing-issues/darwin-s-species-concept-revisited>
- Stuessy T.F.** (2008) Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. 2d ed., Columbia Univ. Press, New York.
- Sylvester-Bradley P.C.** (1952) The classification and coordination on infraspecific categories. Syst. Assoc., London.
- Templeton A.R.** (1989) The meaning of species and speciation: a genetic perspective., in "Speciation and its consequences" (eds. Otte D. and Endler J.A.), Sinauer Assoc., Sunderland, 3 – 27.
- Tobias J.A., Seddon N., Spottiswoode C.N., Pilgrim J.D., Fishpool L.D.C., Collar N.J.** (2010) Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis*, 152: 724 – 746.
- Turesson G.** (1922) The species and the varieties as ecological units. *Hereditas*, 3 (1): 100 – 113.
- Turrill W.B.** (1925) Species. *J. Botany (Lond.)*, 63: 359 – 366.
- Turrill W.B.** (1938) The expansion of taxonomy with special reference to spermatophyta. *Biol. Rev.*, 13: 342 – 373.
- Van Valen L.M.** (1976) Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 25: 233 – 239.
- Vrba E.S.** (1985) Species and speciation. Transvaal Mus. Monogr., 4, Transvaal Mus., Pretoria.
- Wheeler Q.D., Meier R.** (eds) (2000) Species concepts and phylogenetic theory: a debate, Columbia Univ. Press, New York.
- Wiley E.O., Mayden R.L.** (1981) The evolutionary species concept. (eds Wheeler Q.D. and Meier R.) Species concepts and phylogenetic theory: a debate, Columbia Univ. Press, New York, 70 – 89.
- Wilkins J.S.** (2003) The origins of species concepts. History, characters, modes, and synapomorphies: <https://webpace.utexas.edu/deverj/personal/test/species.pdf>
- Wilkins J.S.** (2007) The dimensions, modes and definitions of species and speciation. *Biol. Philos.*, 22: 247 – 266.
- Wilkins J.S.** (2010a) Species: a history of the idea, Univ. California Press, Berkeley.
- Wilkins J.S.** (2010b) Philosophically speaking, how many species concepts are there? *Zootaxa*, 2765: 58 – 60.
- Wilson R.A.** (ed.) (1999) Species: New interdisciplinary essays, MIT Press, Cambridge (MA).
- Woodger J.H.** (1937) The axiomatic method in biology, Cambridge Univ. Press, Cambridge (UK).
- Zachos F.E.** (2016) Species concepts in biology. Historical development, theoretical foundations and practical relevance, Springer, Basel.

Молекулярно-генетические исследования и проблема вида в систематике

Шаталкин А.И.

Зоологический музей Московского Государственного университета имени М.В. Ломоносова
shatalkin@zmmu.msu.ru

Введение

Эволюционная биология переживает важный и интересный период в своем развитии — идет становление новой парадигмы в ее ключевых областях, собственно эволюционном учении, генетике, биологии развития и в связанных с последними новых дисциплинах — геномике, эпигенетике и молекулярной систематике. В генетике произошло качественное изменение представлений о наследственности и ее изменчивости. Наряду с нуклеиновыми кислотами к информационным системам с наследственными функциями принадлежат некоторые белки (в частности, прионы), сложные структурные композиции (например, кортикальная наследственность, проявляющаяся в преемственности паттернов цитостомальных ресничек у парамеций, положения жгутика относительно внутреннего скелета у трипаносом), регуляторные механизмы, объединяемые под общим названием эпигенетической наследственности. По крайней мере, в теории говорят о сетевых репликаторах.

Пришло понимание динамической природы генома, его большой подвижности, проявляющейся в случаях межвидового, внутривидового, межклеточного (внутри одного организма), внутриклеточного и внутригеномного перемещения нуклеиновых кислот. Геном, по мысли пионеров научного поиска, является одновременно и читаемым и записывающим устройством (read-write genome — Shapiro, 2013, 2016).

Сейчас уже можно говорить о трех составляющих наследственности — собственно генетической, связанной с изменением генов и нарабатываемых ими продуктов в результате случайных мутаций, эпигенетической (надгенетической), относящейся к сфере управления генами, в которой решающую роль играют некодирующие РНК¹, и номогенетической, определяющей закономерный и, следовательно, целесообразный характер многих эволюционных преобразований. В последнем случае речь идет в первую очередь о цис-действующих форматирующих элементах в качестве главной причины закономерных изменений организмов в процессе эволюции. Форматирование генома — упорядочение организмом его структуры в целях придания ей большей функциональности — представляет собой новую перспективную область исследований, находящуюся на стыке генетики и физиологии (Noble, 2013; Shapiro, 2013).

Отмеченные революционные сдвиги в эволюционной биологии не могли обойти стороной систематику, которая стала активно использовать в сравнительных исследованиях организмов молекулярные маркеры. За свою недолгую историю молекулярная систематика заявила о себе как о необычайно перспективном направлении. Полученные ею филогенетические реконструкции по своим результатам оказались во многом неожиданными. Они привели к новому пониманию основных этапов развития органического мира (Шаталкин, 2005). Все это создало основу для ревизии основных понятий систематики, включая понятие вида. Прежде чем начинать разговор об этом, нам надо соотнести традиционные представления о виде с современными исканиями. Для этого охарактеризуем основные подходы в понимании вида, сложившиеся ранее.

¹ Приведем на этот счет мнение Эвелин Келлер: «Оказывается, что транскрипты некодирующих РНК из остающихся 98 – 99 % генома, являются решающими в контроле транскрипции, альтернативного сплайсинга, динамики хромосом, эпигенетической памяти, и еще много чего. Они даже причастны к редактированию других РНК-транскриптов, и к синхронизации (модуляции) параметров регуляторных сетей, которые эти транскрипты образуют. Короче говоря, они обеспечивают средства, благодаря которым экспрессия генов может отвечать как на краткое, так и на долговременное воздействие среды и подходящим образом приспосабливаться к возникшему средовому контексту» (Keller, 2016, p. 140).

Три подхода в описании таксономического вида

В XIX и XX столетиях сложилось три подхода в понимании таксономического вида.

1. Теоретико-множественный подход, рассматривающий вид как совокупность (класс, множество) организмов, выделяемых по тем или иным таксономическим признакам. Вид в рамках данного приближения был мыслимым (т.е. абстрактным) объектом и в этом своем качестве он считался равнозначным надвидовым таксонам, отличаясь от них лишь тем, что представлял собой конечную совокупность, далее не делился на подмножества по таксономически значимым признакам.

2. Альтернативой теоретико-множественному описанию вида было его представление в качестве реального объекта, наделенного если не всеми, то некоторыми атрибутами существования. Часто говорят, что в отличие от теоретико-множественного описания вида, включающего особи, сходные по выделяющему вид признаку, в рассматриваемом случае реальность виду придают отношения, которыми связаны между собой сочлены видовой популяции. В качестве общего положения это утверждение нельзя признать правильным. Отношения широко используются в математике и в логике для описания связей абстрактных объектов. Сочлены популяции могут быть упорядочены, например, по отношению «— больше —», но это отношение, очевидно, не делает данную совокупность реально существующим объектом. В противном случае нам придется признать возможность реального существования числовой оси или последовательности целых чисел.

Отсюда следует, что основная проблема в рассматриваемом приближении состоит в том, чтобы концептуально отделить логические и иные абстрактные отношения от реальных связей (являющихся формально также отношениями), благодаря которым объект, в нашем примере популяция живет. Эта проблема не решена и усилия по ее разрешению, видимо, будут продолжаться в текущем столетии.

3. Вид в системе родо-видовых отношений. Независимо от первых двух подходов со времен Аристотеля существовало третье приближение, в котором понятие вида жестко увязывалось с понятием естественного рода. Когда мы говорим, что вид в общем случае не разделяется на подгруппы по таксономически значимым признакам, то это и означает, что вид в отличие от надвидовых таксонов обладает особым статусом. Источником этой особенности вида может быть только генетическое сложение особей, принадлежащих конкретному виду.

В определении естественного рода ученые не были едины (Шаталкин, 2012, гл. 3, раздел 15.2.4.). Но общим для всех них было понимание естественного рода в качестве класса объектов, выделяемого по объективным природным основаниям. Согласно одному из определений, естественный род является областью действия природных закономерностей. Соответственно виды, составляющие естественный род, представляют собой те наименьшие единицы, через которые эти природные закономерности проявляются. В наше время систему родо-видовых отношений обычно трактуют в логическом (теоретико-множественном) ключе — вид как подмножество множества, обозначаемого по отношению к виду родом.

Выделенное нами третье приближение в понимании вида в основном и будет предметом нашего дальнейшего изложения. В нем находят непосредственный отклик как раз те сдвиги концептуального плана, о которых было сказано во введении.

Внутренняя и внешняя характеристики биологического вида

Как сложный (составной) объект вид может быть охарактеризован со стороны его внутренней организации (внутренний критерий вида), а также с точки зрения его положения в системе, к которой он принадлежит (внешний критерий вида).

Представление о внутренней организации вида нашло выражение в понятиях биологического вида (Майр, 1968, 1971) и вида как континуума особей (Смирнов, 1938). Э. Майр (1971, с. 40) определял вид как «группу скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп». Биологический вид, следовательно, есть репродуктивное сообщество, члены которого способны скрещиваться между собой и одновременно репродуктивно изолированы в природе от особей других видов. Майр придерживался политипического стандарта

вида, т.е. признавал подвиды в качестве «географической определенности», «географического своеобразия» конкретного вида. Это означает, что майровский критерий репродуктивной изоляции скорее относится к характеристике подвида, нежели вида. Поэтому определение вида Э. Майра в свое время столкнулось с серьезными возражениями особенно со стороны ботаников, которым трудно было отказаться от монотипического вида как реально существующей отдельности. Вопрос о политипическом и монотипическом стандартах вида далек от окончательного решения. Возможно, что правы обе стороны, и здесь мы сталкиваемся с двумя разными по происхождению видами. Географические (викарирующие) виды возникают в пределах обширного ареала материнского вида, на котором имеются устойчивые различия в совокупном действии физических факторов среды, обусловленные географическим положением. Область действия частной совокупности этих факторов, чтобы оказывать устойчивое влияние на популяции, должна существенно превышать дисперсионные возможности вида. С возрастом географические виды постепенно преобразуются в нормальные виды с пересекающимися ареалами.

В предложении Е.С. Смирнова (1967: с. 421) подчеркивается морфологическая специфика вида: вид «...есть элементарная категория естественной иерархической системы; она характеризуется наличием континуума особей, составляющих популяцию данного вида». Если особи, составляющие вид, по некоторой совокупности количественных признаков образуют непрерывное распределение, тогда распределение по той же системе признаков особей, принадлежащие разным видам, будет характеризоваться разрывом (гиатусом). Определение может быть соотнесено с эмпирическими наблюдениями. В некоторых группах описания видов включают обязательное указание на пределы изменения тех или иных количественных признаков. Однако насколько данное определение является общим, имеющим значение для характеристики любых видов, это, конечно, никто не проверял.

Сама по себе идея определять виды на основании того, что они включают объекты, различающиеся между собой лишь количественными вариациями, возникла еще в античности. Н.Н. Васькович (2009, с. 93), выявляя смысловые оттенки слов через арабский язык, отметил в своем этимологическом словаре сокрытых значений, что термин «индивид» означает «против вида». Т.е. помимо того, что индивид представляет собой неделимую сущность (внутренняя сторона его организации), он противостоит виду, как совокупности индивидов, закономерно различающихся лишь количественными флуктуациями. В итоге мы получаем следующую систему:

индивид $\subset$ вид $\subset$ естественный род,

в которой индивид и вид являются фиксированными объектами.

Логические и онтологические основания для различения видов

Аристотель в *Метафизике* различал индивиды, виды индивидов, роды и общие понятия. Аристотелю следует Порфирий (1939, гл. 3 *О виде*), который дает следующее определение: «... как о виде говорится также о том, что подчинено разъясненному выше роду, в соответствии с чем мы обычно говорим, что человек есть вид живого существа, причем живое существо, это — род...». Далее он уточняет понятие вида: «... вид есть то, что сказывается о многих отличных по числу <вещах> при указании существа этих вещей...». В понимании Порфирия, объекты внутри вида отличаются лишь по числу, т.е. по количественным показателям. Это важная характеристика вида, как было сказано, взята за основу определения таксономического вида Е.С. Смирновым (1938).

Позже в схоластике, а именно в том направлении средневековой мысли, которое получило название реализма, категория вида была уравнена с родами в понятии универсалий. Правда, вид еще выделялся, но более формально, как наименьший род. Этот формальный момент и стал определяющим в современной логике, в которой класс (множество) называют родом по отношению к его подклассу (подмножеству), обозначаемому как вид. Например, с логической точки зрения таксон Fungi является родом по отношению к филуму Chytridiomycota, который должен рассматриваться как один из видов первого таксона, что для систематика неприемлемо.

В схоластике интересовались также природой общих свойств. В итоге стали отличать свойство в качестве универсалии от того же свойства, характеризующего отдельно взятый объект.

Индивидуализированные свойства называют тропами, или модусами. В качестве поясняющей иллюстрации приведем один из вариантов онтологического квадрата Лёве (рис. 1а).

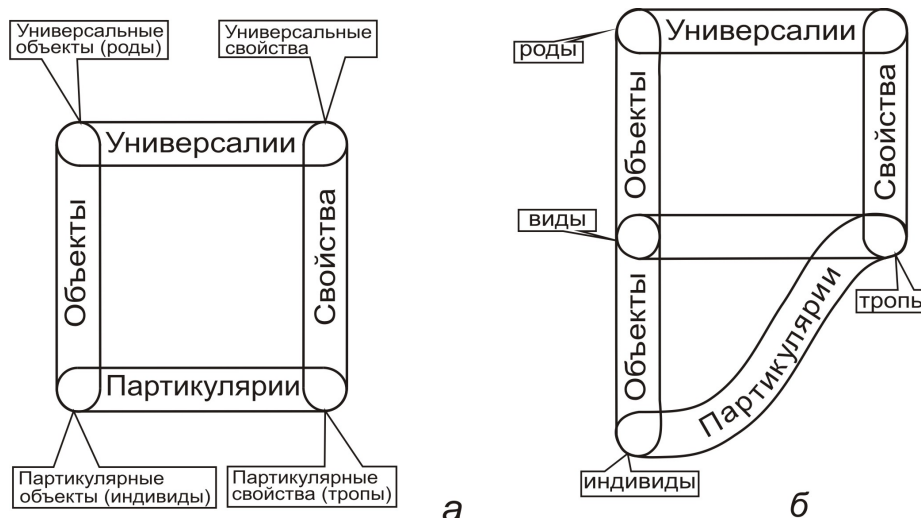


Рис. 1. 4-категориальный онтологический квадрат Лёве (а) и его 5-категориальная версия (б). Объяснения в тексте.

Средневековый реализм различал две категории объектов — универсалии и партикулярии. Лёве (Lowe, 2006) рассматривает четыре категории сущностей (4-категориальная онтология — the four-category ontology): (1) отдельные объекты, (2) роды объектов, (3) общие свойства, отвечающие родам, и (4) модусы, выражающие признаковое состояние отдельного объекта по тому или иному общему свойству. Категории 1 и 4 образуют класс партикулярий. Поэтому говорят о партикуляризованных свойствах (тропах, модусах) и партикуляризованных объектах (индивидах). Две другие категории составляют класс универсалий, представленных универсальными объектами (родами) и универсальными свойствами.

Обычно мы рассматриваем лишь левую часть онтологического квадрата Лёве. Но в этом случае уходит на задний план онтологическая природа отношений между индивидами и их группами (классами). Понятие универсалий охватывает естественные группы индивидов и реализм в качестве одной из главных задач пытался решить вопрос о том, как отличить природные группы от дела рук человека, который может произвольно объединить неродственные объекты в одну группу. Понятно, что естественные группы должны обладать какой-то независимой от человека реальностью.

Онтологический квадрат Лёве как раз и позволяет более четко осознать, что вопрос касается определения **естественных** групп, выделяемых по каким-то естественным **общим** свойствам. Если мы возьмем такое общее свойство как «белизна», то оно будет выделять разнородные объекты. Но среди них окажутся родственные между собой объекты, например, особи какого-то вида белокрылки. Это означает, что тропы свойства белизны являются разнородными и, следовательно, само это свойство, если и может считаться общим, то, как понятие, придуманное человеком. Примером из биологии могут служить сходства, основанные на конвергенциях и параллелизмах.

В то же время онтологический квадрат Лёве не дает представление о главной особенности связи индивидов и тропов. Реально изменяются не тропы (инстанцированные свойства, в терминологии Лёве), но индивиды (реальные объекты). Причем минимальные изменения выражаются в количественных флуктуациях. Можно ли признать эти флуктуации тропами некоторой средней величины в качестве общего свойства флуктуаций. Конечно, можно. Но это решение не имеет никакого отношения к проблеме разграничения объектов. Дело в том, что количественные ненаследуемые² флуктуации отражают действие на объект большого числа случайных, неповторя-

² Проблема наследуемых количественных флуктуаций требует отдельного рассмотрения и здесь мы ее рассматривать не будем

ющихся в каждом конкретном случае факторов среды, т.е. количественные флуктуации не являются собственной характеристикой объекта. Поэтому их следует вывести из анализа.

В качестве пробного шага я предлагаю следующую модификацию онтологического квадрата Лёве, которую можно назвать 5-категориальной онтологией, или укорененным (в индивидах) онтологическим квадратом Лёве (рис. 1б).

Соотношение между индивидами, видами и тропами может быть расшифровано следующим образом. В корне рассматриваются индивиды, различающиеся по количественным флуктуациям. Соответственно виды охватывают те индивиды, которые не различаются по тропам, т.е. по характеризующим особи таксономическим признакам. Хотя тропы соотносятся с индивидами, составляя вместе с ними категорию партикулярный, но различают они виды. Поэтому виды составляют особую категорию объектов, которые нельзя отнести ни к чисто партикулярным объектам (индивидам), ни к чисто универсальным сущностям. Во-первых, только вид является областью определения индивидов следующего после особой уровня. Таковы, в частности, популяционные и эколого- и/или этолого-пространственные группировки. В предельном случае эти группировки могут по объему совпадать с видом. Дальше мы не будем касаться этой темы, с которой можно ознакомиться по нашей книге (Шаталкин, 2012, гл. 15, 16 и особенно 17). Во-вторых, через виды, но не через индивиды и роды, проявляются эволюционные закономерности формообразования, о чем мы будем говорить дальше. Эту сторону вида можно соотнести со второй характеристикой вида, данной Порфирием, когда он говорил, что виды различаются по существу принадлежащих ему (виду) вещей.

Если правую сторону укорененного квадрата Лёве исключить, то мы получим 3-категориальную естественную онтологию Аристотеля. Аристотель наряду с родами и видами рассматривал также общие понятия (Шаталкин, 2012). Но они соотносятся либо с искусственными группами, либо с родами в системе соподчиненных групп естественной иерархии. Перейдем теперь к современному этапу развития представлений о виде.

Молекулярная систематика и ее решение проблемы вида

Сравнительный анализ нуклеиновых кислот, белков и других молекулярных маркеров дал в руки исследователей новый мощный инструмент изучения организмов на единой основе. Молекулярные признаки, если соотносить их с нуклеотидными основаниями или аминокислотами в структуре белка, универсальны и не допускают разночтений при сопоставлении даже далеких форм. Они дискретны, не нуждаются во взвешивании, среди них практически нет отрицательных признаков. Все это делает их необычайно удобными для исчисления межтаксонных связей. В силу универсальности молекулярных маркеров возможно использование единой «линейки», пригодной для измерения филетических расстояний между группами организмов в пределах прокариот или эукариот.

Шкала различий может быть взята с известными оговорками в качестве определения ранга групп. Так, пороговый уровень различий 16S рРНК, принятый для типов (филюмов) прокариот, составляет 25 %. Различия последовательностей 16S рРНК для отнесения двух штаммов к одному виду оценивались ранее в 3 % и менее, позже принятый порог был снижен до 1 % (Barracough et al., 2012); при сравнении белок-кодирующих генов соответствующее пороговое значение составляет 6 % (Venter et al., 2004, p. 70). Наконец, по результатам гибридизации ДНК число гомологий, определяющее внутривидовое сходство геномов, не должно быть меньше 70 %. Отметим, что гибридизация ДНК и сравнение последовательностей 16S рРНК в качестве методов оценки границ видов у прокариот часто дают несогласованные решения. Например, если по первому методу, сравниваемые штаммы бактерий оказались разными видами, то согласно второму методу они в ряде случаев будут представлять один вид. Причину такой несогласованности результатов видят в процессах горизонтального обмена генетическим материалом.

В систематике эукариот использовались разные генетические маркеры для разграничения видов. Хорошо себя зарекомендовал метод сравнения последовательностей митохондриальной ДНК гена первой субъединицы цитохром *c* оксидазы (COI). Метод получил название ДНК-баркодинга (англ. barcode — штрих-код). При сравнении по гену COI принятый стандарт различий

для отнесения особей к одному виду не должен превышать 3 %. Отметим, что уровень гомологий между близкими видами позвоночных животных, исчисляемый по результатам гибридизации ДНК, в ряде случаев не отличался от соответствующих оценок уровня гомологического сходства ДНК между близкими родами (Медников, 1974).

Проблема числа уровней таксономической иерархии

Эволюция есть процесс последовательного образования новых видов в результате разделения материнского вида на дочерние и дивергенции последних. Дивергенция является основным способом эволюции. Дивергентный характер эволюции находит отражение в кладограммах. Для сестринских видов на кладограмме, равно как и для больших по объему монофилетических групп, выделяемых на ней, всегда можно найти признаки, по которым виды, входящие в эти группы сходны. Если мы нашли признаки, выделяющие монофилетическую группу, то это является серьезным основанием зафиксировать этот научный результат, выделив соответствующую группу в самостоятельный таксон. А любой таксон, согласно Номенклатурному кодексу, должен получить свое место в системе организмов, т.е. должен быть наделен ранговой оценкой. Публикуемые кладограммы характеризуются выраженной асимметрией. Поэтому, если каждую монофилетическую группу на кладограмме считать таксоном, то число иерархических уровней в системе организмов станет невообразимо большим. Понятно, что практической надобности в этом нет. Сведения о выявленных монофилетических группах легко научно отразить в структуре кладограммы.

К этому следует добавить, что и вид допускает членение на монофилетические подгруппы, которые при хорошем обосновании легко конвертировать в самостоятельные виды. Таксономическая практика уже с этим сталкивалась в первой половине XX века. Согласно С.А. Чернову (1941, с. 12) практика дробительства привела к тому, что число видов медведей в Северной Америке исчислялось 78, число видов лисиц выросло до 14, волков — до 10 (другие примеры см. Симпсон, 2006). Поэтому с линнеевских времен перед систематикой стояла задача ограничения возможного числа иерархических уровней в классификации.

Исключительную остроту этой проблеме придавала филогенетическая систематика В. Хеннига (Hennig, 1966), которая ставила своей задачей описать последовательность появления новых групп в процессе эволюции. Именно эту задачу ставит перед собой и молекулярная систематика. Разрешающая способность традиционного морфологического метода в части реконструкции филогении была относительно низкой. Например, в крупном по числу видов роде систематик мог выделить подроды, но часто затруднялся сказать что-либо определенное о кладиристических связях каждого вида. И такая картина неопределенности была характерна и для других уровней иерархии. Напротив, в молекулярных реконструкциях получались кладограммы с большим разрешением, в которых практически каждый вид находился в родстве либо с другим видом (сестринским для него), либо с монофилетической группой видов (Шаталкин, 2005).

Один путь уменьшения числа уровней таксономической иерархии, используемый со времен Линнея, заключался в разделении иерархических уровней на основные и дополнительные (вспомогательные). Связанные с этим подходом проблемы были детально разобраны в нашей книге по таксономии (Шаталкин, 2012). Объективные основания для такой практики стали понятны лишь в XX столетии. Основных уровней немного и они отражают иерархическую организацию онтогенеза, а через него и филогенеза. В деле прояснения составной природы филогенеза большой вклад был внесен А.Н. Северцовым (1939) в разработанной им теории ароморфоза о чередовании этапов морфофизиологического прогресса и морфофизиологического приспособления. Этим двум этапам морфологической эволюции должны соответствовать две последовательные стадии онтогенетического развития. Появление, например, нового отряда, исходно представленного одним семейством, откроет возможность эволюционной диверсификации этого семейства на новые. Те, в свою очередь, будут давать новые семейства при полном или частичном вымирании ранее возникших и т.д. вплоть до современных семейств. Поскольку эволюция семейств в данном примере жестко связана с изменениями соответствующей онтогенетической стадии, то процесс порождения новых семейств теоретически не имеет ограничений во

времени. Мы можем, конечно, объединить современные семейства в какие-то иерархически упорядоченные группы, но эта иерархия групп будет выражать не стадиальность онтогенеза, но лишь этапы развертывания семейств во времени.

В системе организмов, если распространить идею А.Н. Северцова на все уровни основной иерархии, каждый таксон, например, конкретный отряд будет связан с системой развертывающихся во времени таксонов низшего основного уровня, в нашем примере с временной последовательностью семейств. Каждое конкретное семейство будет связано с упорядоченной по времени появления системой родов и каждый конкретный род будет связан с упорядоченной по времени появления системой видов. Упорядоченные по времени появления родственные семейства, т.е. семейства, связанные с одним отрядом, можно также объединять в группы. Но это будет классификация, дополнительная к основной.

Источником вскрытых А.Н. Северцовым эволюционных закономерностей может быть только сам организм при возможном участии среды в качестве дополнительного фактора (в виде ландшафтных, зональных, широтных и других устойчивых географических и планетарных влияний). Если анализ морфологических признаков при изучении организма на разных стадиях его развития, не позволяет строго и однозначно описать эти закономерности, то этот вопрос может оказаться решаемым при изучении глубинных уровней строения развивающегося организма, на которых собственно и происходит формирование признаков взрослого организма. Иными словами, от собственно признаков надо перейти к изучению их становления в онтогенезе, начиная с уровня генов и генных сетей.

Исследования по гибридизации ДНК (Медников и др., 1973; Медников, 1974), проведенные на позвоночных животных, показали наличие у них четырех уровней родства (рис. 2). Б.М. Медников (1974) связывал уровень гибридизации, отвечающий первому максимуму (11 % гомологий), с межклассовыми различиями; второй максимум (27 % гомологий) отвечает различиям между отрядами (внутри одного класса), третий максимум — различиям между семействами, четвертый максимум — межродовым и межвидовым различиям. Этот метод оказался нечувствительным для разграничения видов и родов.

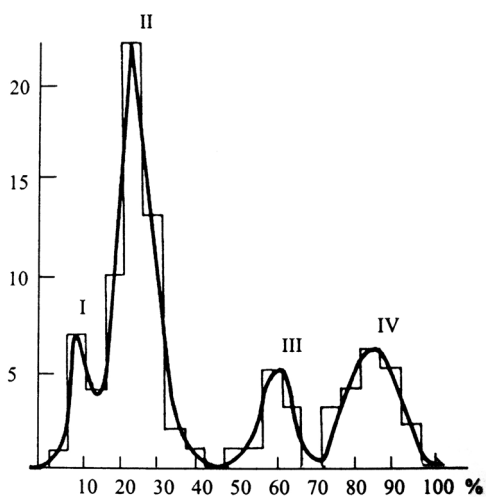


Рис. 2. Дискретность степеней родства позвоночных.

На оси абсцисс — процент гомологий в ДНК; на оси ординат — встречаемость (по Медников, 1974, с. 664).

Несколько отличающиеся результаты были получены при анализе генных сетей (Davidson and Erwin, 2006; Erwin and Davidson, 2009; см. подробнее — Шаталкин, 2012, раздел 14.4.). Авторы показали, что в раннем развитии морского ежа (первые 30 часов), генная регуляторная сеть представляет собой иерархию из четырех типов модулей. Система генов, отвечающих высшему иерархическому уровню, была ими названа ядром (kernel). Гены ядра кодируют только белки с регуляторными функциями, т.е. транскрипционные факторы и сигнальные молекулы. Они определяют планы строения, отвечающие типам животных. На следующих двух уровнях действуют

гены так называемой плагин-системы (от англ. plug-in), которые существенно дополняют и расширяют возможности онтогенетической программы генов ядра, и системы «ввод-вывод» (input-output), которые обеспечивают связь данной генной сети с параллельно работающими сетями. Эти гены определяют признаки классов, отрядов и семейств. Дифференциация на уровне генных кассет (четвертый иерархический уровень, связанный с производством ферментов и структурных белков) определяет признаки видов и надвидовых групп. Картина, как видим, получается менее четкая, и о выделении таксонов категории вида речь также не идет.

Итак, в системе эукариот некоторые уровни таксономической иерархии определяются иерархической организацией работы генных сетей, «в которых порядок и время включения модулей соответствуют формированию компартментов из клеток эмбриона» (Гунбин и др., 2007, с. 373). Эти уровни таксономической иерархии, следуя традиции, можно назвать основными. К сожалению, таксоны категории вида в рамках данного приближения выделить пока не удалось. Возможно, следует искать иные решения. Одно из них обсуждается ниже.

Эволюционная роль изменений в регуляторных последовательностях ДНК

Еще один путь минимизации числа возможных уровней таксономической иерархии связан с поиском регулярностей в распределении признаков. Смысл задачи заключается в том, чтобы выявить закономерности в эволюционном становлении новых признаков и объединить в один таксон те виды, через которые соответствующие закономерности проявляются или выражаются. В таком таксоне, если он включает более трех видов, регулярности в распределении признаков будут сквозными для тех уровней кладистической иерархии, посредством которых может быть описана упорядоченность выявленных внутри таксона монофилетических подгрупп. Определенный таким образом таксон будет отвечать понятию естественного рода в качестве области действия природной закономерности; в видах, принадлежащих естественному роду проявляется искомая закономерность.

Регулярности в распределении таксономических признаков неоднократно отмечались систематиками. Предположительно они могут определяться какими-то закономерностями в изменении генов. Одна из таких закономерностей была раскрыта недавно и связана с эволюцией регуляторных последовательностей ДНК.

Эукариотический ген имеет сложное строение и включает кодирующую последовательность, с которой считывается информация в процессе транскрипции мРНК, и регуляторную некодирующую последовательность, выполняющую, как это следует из названия, регуляторные функции (Wray, 2007). Регуляторная область представлена рядом функциональных последовательностей, среди которых выделяют промоторы, энхансеры, инсуляторы, сайленсеры и локусы контроля (locus control regions). Эти некодирующие участки гена, регулирующие, как правило, его собственную экспрессию, называют цис-действующими, или цис-регуляторными элементами (модулями) гена. Их следует отличать от транс-действующих элементов — транскрипционных факторов, посредством которых регулируется работа данного гена со стороны других генов, кодирующих эти транскрипционные факторы. Изменения транс-действующих элементов связаны с классическими мутациями — молекулярными нарушениями в кодирующей области гена, продуктом которого является данный транс-действующий элемент (т.е. транскрипционный фактор). Цис-действующий элемент не является кодирующей последовательностью. Поэтому молекулярные изменения в нем имеют принципиально иной характер и иные последствия. О чем будет сказано дальше.

Регуляторная область генов эукариот обычно содержит несколько сайтов связывания для разных транскрипционных факторов. Благодаря этому у частного гена появляется возможность использовать разные транскрипционные факторы и, следовательно, разные гены в качестве индукторов его собственной активности. А поскольку работающие гены проявляют свою активность в разных частях развивающегося эмбриона, то индуцированная ими экспрессия частного гена (в случае транскрипционного активатора) или, наоборот, глушение активности гена (в случае действия транскрипционного репрессора) будут наблюдаться в разных частях эмбриона, как одномоментно, так и в разные периоды эмбриогенеза.

Например, работу гена двухсегментной периодичности *ever-skipped*, участвующего в определении семи нечетных парасегментов³ у *Drosophila melanogaster*, контролируют пять независимых энхансеров. Из них энхансер stripe 2, необходимый для производства Eve-белка во второй полосе личинки, в свою очередь содержит цис-регуляторные сайты для пяти транс-действующих элементов, двух активаторов (транскрипционные белки Bicoid, Hunchback) и трех репрессоров (белки Sloppy-paired, Kruppel, Giant). Наконец, в одном энхансере может быть несколько сайтов для связывания молекул одного и того же транскрипционного фактора. Так, в рассматриваемом энхансере stripe 2 имеется пять сайтов для связывания белка Bicoid и три для связывания Hunchback, шесть для связывания Kruppel (Ludwig et al., 2005). По этому показателю близкие виды могут различаться. Наличие нескольких сайтов для связывания одного и того же транскрипционного фактора увеличивает скорость наработки кодируемого продукта, что особенно важно для производства сигнальных белков — межклеточных переносчиков сигналов, и среди них для так называемых морфогенов, передающих сигнал только при достижении ими определенного уровня концентрации.

Примеры действия цис-регуляторных изменений

С цис-регуляторными изменениями связаны преобразования морфологических паттернов, образующих пространственные конфигурации и рисунки. В качестве примера можно рассмотреть эволюцию крылового рисунка у высших мух (Wittkopp et al., 2004; Gompel et al., 2005; Prud'homme et al., 2007; Кэрролл, 2007). Высшие акалитратные мухи многих семейств имеют на крыльях рисунок из пятен и полос. Генетически изученные самцы *Drosophila biarmipes* характеризуются апикальным черным пятном в передней части крыла (рис. 3). Этим данный вид отличается от филогенетически близкого *D. melanogaster* и от более далекого от обоих видов *D. pseudoobscura*.

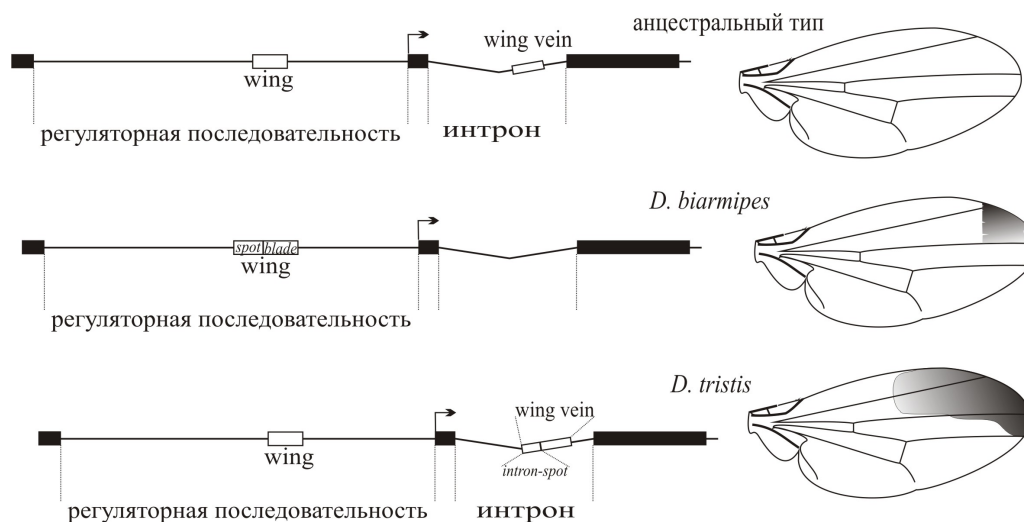


Рис. 3. Структура локуса *yellow* у видов *Drosophila* с вершинным пятном на крыле. Объяснения в тексте.

Важная роль в пигментации мух принадлежит, наряду с другими, гену *yellow*. Этот ген кодирует фермент, регулирующий реакции синтеза меланина. Фенетически значимые мутации в кодирующей последовательности гена *yellow* будут менять паттерны окраски во всем теле, включая крыло, грудь, брюшко и ноги. Цис-регуляторные изменения будут проявляться в каком-то одном компартменте, например в крыле. У дрозофилид ген *yellow* экспрессируется в крыловом зачатке на низком уровне как у пятнистых, так и лишенных пятен видов, но у самцов *D. biarmipes* этот ген показывает повышенную экспрессию в том месте, где должно появиться пятно (Gompel et al., 2005). Общая слабая экспрессия *yellow* связана с его энхансером *wing* (рис. 3) в крыле *D.*

³ Парасегменты (общее число которых равно 14) являются последовательными единицами членения эмбриона дрозофилы, имеющими ту же длину, что и сегменты, но сдвинутыми относительно будущих сегментов. Границы парасегментов определяют области экспрессии генов *engrailed*, *wingless* и *hedgehog* (два последних кодируют сигнальные белки) (Корочкин, 1999; Шаталкин, 2003).

melanogaster и предположительно у анцестора группы, в которую этот вид и *D. biarmipes* входят. У *D. biarmipes* в энхансере *wing* появилась новая значащая последовательность *spot* в дополнение к уже действующему модулю, обозначенному на рисунке *blade*. Соответственно длина энхансера (*spot* + *blade* = *wing*/большой/) увеличилась и стала равной 1542 п.о. Трансгенные особи *D. melanogaster* с встроенным репортерным геном, кодирующим зеленый флуоресцентный белок и содержащим некодирующую последовательность гена *yellow* из *D. biarmipes*, показывали экспрессию флуоресцентного белка (на куколочной стадии) близкую к таковой *D. biarmipes*.

Благодаря модулю *spot* транскрипционная активность гена *yellow* резко возросла. Модуль *spot* *D. biarmipes* несет также два сайта для связывания транскрипционного фактора Engrailed (эти сайты отсутствуют у *D. melanogaster*). Ген посегментной полярности *engrailed* (Arnosti, 2003; Шаталкин, 2003) играет важную роль в процессах сегментации, специфицируя заднюю половину сегментов. В крыле он также специфицирует его заднюю половину. Для гена *yellow* белок Engrailed является репрессором. Поэтому в задней половине крыла темная окраска не развивается. Что касается базальной части крыла, в которой темная окраска не развита, то гены, репрессирующие активность *yellow* пока точно не выявлены. Но из примерно 350 транскрипционных факторов, действующих в зачатке крыла на поздней куколочной стадии, выявлены 5 белковых молекул в качестве наиболее вероятных активаторов гена *yellow*. Для одного активатора, кодируемого геном *distal-less*, это было доказано (Arnoult et al., 2013). Ген активен как раз в апикальной части крыла. Еще два гена *bifid* и *spalt* также имеют апикальную экспрессию (Prud'homme et al., 2007).

Появление в регуляторной области гена *yellow* сайта, имеющего сродство с каким-то новым для этого гена транскрипционным фактором, является необходимым, но недостаточным условием для возникновения нового признака. В образовании крыловых пятен, кроме гена *yellow*, принимают участие и другие гены. В частности ген *ebony* кодирует белок, ингибирующий процесс образования меланина. Показано, что высокая экспрессия *yellow* в *D. biarmipes* и других пятнистокрылых видах (например, в *D. guttifera*) сопряжена с очень слабой активностью гена *ebony*; отмечена, в частности, роль гена *distal-less*: повышенное производство этим геном Dll-белка сопряжено с уменьшением уровня экспрессии *ebony* (Arnoult et al., 2013). Это означает, что для появления нового признака, в частности, черных пятен в крыле *Drosophila*, необходимы сопряженные изменения цис- и транс-действующих элементов.

К сказанному следует добавить, что активация эукариотических генов транскрипционными факторами возможна лишь после декомпактизации (разуплотнения) хроматина (см. подробнее Шаталкин, 2009, раздел 8.4.). Этот процесс, обеспечивающий доступ транскрипционных факторов к цис-регуляторным сайтам ДНК, связан с ацетилированием и деметилированием лизиновых остатков гистоновых хвостов хроматина (Carroll et al., 2005; Ong, Corces, 2011).

Число действующих в крыле транскрипционных факторов, имеющих сродство с регуляторной областью гена *yellow* и способных в силу этого вызвать его экспрессию в конкретной области развивающегося крыла, можно назвать генетическим (транскрипционным) контекстом данного гена (Шаталкин, 2016, раздел 7.8.). Для цис-регуляторных элементов гена и транскрипционного контекста, в котором ген действует, характерны, как было сказано, сопряженные изменения.

Можно предположить, что рассмотренная модель контекстно зависимого появления крылового пятна в процессе эволюционного изменения цис-регуляторных элементов *yellow*, приложима к описанию также других генов, в том числе и тех из них, которые определяют сам транскрипционный контекст. Это предположение, по-видимому, оправдывается в недавно изученном примере развития пятен на жилках крыла *Drosophila guttifera*.

Самцы и самки *D. guttifera* из группы *D. quinaria* имеют крыло с 16 черными пятнами на жилках (рис. 4) и 4 межжилковыми затемнениями (не показаны). Формирование всех 16 пятен контролируется в гене *yellow* одной регуляторной последовательностью *vein spot* длиной 277 пар нуклеотидов. Эта последовательность имеется у всех видов группы *D. quinaria*, но не представлена в гене *yellow* у *D. melanogaster*. Было показано (Werner et al., 2010; Koshikawa et al., 2015; Koshikawa, 2016), что положение крыловых пятен у *D. guttifera* сопряжено с областями экспрессии гена *wingless* (*wg*). У куколки *D. melanogaster* ген *wg* экспрессируется в зачатках

крыльев по их краю и в поперечных жилках. У *D. guttifer* к этому добавляется экспрессия *wg* на концах продольных жилок, а также в местах расположения колоколовидных сенсилл на тех участках жилок R₄₊₅ (четыре пятна), M₃₊₄ (одно пятно) и r-m (одно пятно), которые не соприкасаются с другими жилками.

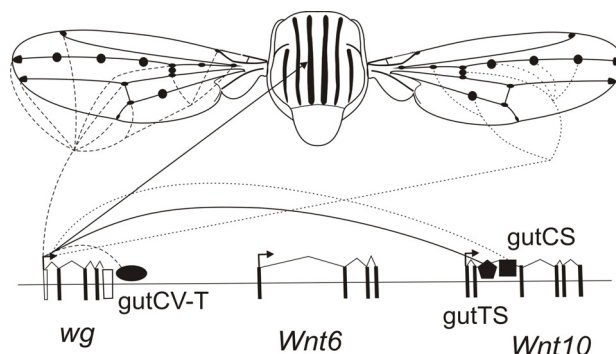


Рис. 4. Цис-регуляторные элементы в локусе *wingless* у *Drosophila guttifer*. Объяснения в тексте. *wg* (*wingless*), *Wnt6* и *Wnt10* — гены; gutCV-T, gutCS и guts — энхансеры гена *wingless*.

Ген *wingless* обладает широким спектром функций в развитии дрозифилы; на ранних стадиях эмбриогенеза он участвует в образовании парасегментов, позже при становлении имагинальных дисков у личинки — в формировании ног и усиков, еще позже, на куколочной стадии — в формировании крыльев. *D. melanogaster* и *D. guttifer* не различаются цис-регуляторными последовательностями (энхансерами), которые управляют экспрессией гена *wg* в личиночных имагинальных дисках. Напротив, в регуляторной области гена *wg* на куколочной стадии имеется три новых энхансера, которые отсутствуют в регуляторной области гена *wg* у *D. melanogaster*. Один из этих новых энхансеров (*vein-tip* энхансер) индуцирует экспрессию *wg* на концах продольных жилок. Этот энхансер пересекается с другим, более древним по происхождению энхансером (*crossvein*-энхансер), который определяет экспрессию *wg* на поперечных жилках. Две другие новые цис-регуляторные последовательности гена *wg* у *D. guttifer* интересны тем, что расположены от контролируемого ими гена очень далеко, в интроне гена *Wnt10*, который отделен от гена *wg* геном *Wnt6* (рис. 4). Активность одного из этих энхансеров сопряжена с появлением у *D. guttifer* трех черно-бурых полос с каждой стороны среднеспинки, активность другого — с появлением упомянутых выше шести пятен на внутренних участках жилок.

Отметим еще один важный момент. Энхансер *vein spot* гена *yellow* имеется, как было сказано, у всех видов группы *D. quinaria*, в том числе у сестринских к *D. guttifer* видов *D. deflecta* и *D. nigromaculata*. Наиболее сходный с *D. guttifer* по рисунку крыла *D. deflecta* имеет кроме затемненных поперечных жилок лишь точковидные пятна на концах продольных жилок, а также межжилковые затемнения. Это означает, что ключевые изменения, обусловившие появление сложного рисунка из 16 черных пятен у *D. guttifer*, не связаны с цис-регуляторными изменениями гена *yellow*, но произошли в транс-действующем факторе, регулирующем экспрессию этого гена у данного вида.

Хотя определение специфического для *D. guttifer* рисунка крыла осуществляется через транс-действующие факторы, эти последние, однако, связаны с изменениями в цис-регуляторных последовательностях гена *wg*. Иными словами, активность самих генов генетического контекста, контролирующих работу низовых генов через транс-действующие факторы, определяется через изменение их цис-действующих последовательностей, т.е. в свою очередь зависит от генетического контекста следующего иерархического уровня. Отмеченное соотношение цис- и транс-действующих факторов привело исследователей к выводу, что «цис-регуляторные изменения являются доминирующим источником эволюционных изменений в генах, обладающих плеiotропным действием на многие признаки, поскольку благодаря им появляется возможность изменения одной функции гена без изменения других» (Massey and Wittkopp, 2016).

Номогенетический характер морфологической эволюции, связанной с изменениями цис-регуляторных элементов

Итак, появление крылового рисунка у видов *Drosophila* и его изменение в процессе эволюции связаны с мутациями в цис-регуляторных последовательностях гена *yellow*, а также с сопряженными цис-регуляторными изменениями генов контекста, которые воздействуют на ген *yellow* через транс-действующие факторы, представленные на конечных этапах регуляции этого гена транскрипционными белками.

К настоящему времени выявлено больше 10 генов, участвующих в определении паттернов пигментации разных участков тела мух. Из них четыре гена (*yellow*, *ebony*, *tan* и *Dat*) контролируют биосинтез меланина, остальные являются регуляторами формы пигментированных участков, образующих специфический, часто сложный узор. Оказалось, что роль отдельных генов неодинакова в определении различий рисунков пигментации между видами и между особями одного вида (Massey and Wittkopp, 2016). Так, ген *ebony* в клетках груди отвечает за внутривидовые различия, в брюшке — за внутривидовые и межвидовые различия. Аллели *ebony* и *tan* влияют на клинальную изменчивость в пигментации внутри *D. americana* (Wittkopp et al. 2009). Гены *bab2* (*bric-a-brac*) и *omb* (*optomotor-blind*), ответственные за форму пятен в тергитах брюшка, определяют внутривидовые различия. Все эти гены лишь «модулируют активность уже существующих цис-регуляторных элементов». Напротив, ген *yellow* и связанные с ним регуляторы пигментации определяют во всех отделах тела межвидовые различия. Это связано с появлением новых энхансеров в гене *yellow* или с их потерей (сравни локусы *yellow* у разных видов на рис. 3). Поэтому ген *yellow* может использоваться в качестве молекулярного маркера видов: изменения в его регуляторной области, если они впишутся в транскрипционный контекст, будут сопряжены с появлением нового вида. Отметим, что анализируя сами признаки меланиновой окраски мы не смогли бы объяснить, почему в одних случаях эти признаки определяют внутривидовые различия, в других — межвидовые.

Изученные случаи цис-регуляторных изменений показывают, что новый энхансер чаще всего возникает на базе уже действующего энхансера. Так, у *D. biarmipes* в анцестральном энхансере *wing* гена *yellow* появилась новая значащая последовательность *spot* в дополнение к уже действующему модулю, получившему в этом случае название *blade* (рис.3). Новый энхансер *vein-tip* гена *wingless* у *D. guttifera* пересекается с анцестральным энхансером *crossvein*, присутствующим также в гене *wingless* у *D. melanogaster*.

Во всех этих примерах транс-регуляторные факторы, равно как и соответствующие хроматиновые регуляторы уже были опробованы в предшествующей эволюции в качестве регуляторов анцестральной цис-регуляторной области гена и, следовательно, относительно небольшое число мутаций, связанных в основном с изменением цис-регуляторных последовательностей, требуется, чтобы индуцировать новую формообразовательную функцию данного гена.

Возникновение истинно новых энхансеров является, видимо, редким событием. Но если оно произошло, результатом чего стало появление у гена новой формообразовательной функции, то дальнейшая эволюция будет связана с развитием этой новой функции гена, ее совершенствованием и усложнением, как и ее возможной потерей и последующим восстановлением у новых видов. Поскольку новые цис-регуляторные сайты будут с большей вероятностью возникать на базе анцестрального энхансера, то уже это приведет к существенному ограничению числа значимых, т.е. имеющих фенотипическое проявление, изменений некодирующих нуклеотидных последовательностей.

Предельное число некодирующих последовательностей, несущих регуляторные функции и, следовательно, имеющих фенотипическое выражение, определяется числом действующих транскрипционных факторов. Транскрипционные факторы, активные в том или ином компартменте развивающегося организма, существенно ограничивают, таким образом, возможный спектр морфологического разнообразия в сравнении с общим числом возможных изменений в некодирующей области гена, если бы все они имели фенотипическое выражение. Сходные ограничения показаны

и в других случаях геномных изменений (Martin and Orgogozo, 20013; Stern and Orgogozo, 2009)⁴, подтверждая тем самым вывод о том, «что эволюционные траектории в ряде случаях предсказуемы» (Massey and Wittkopp, 2016).

Резюмируем сказанное. Даже если изменения в регуляторной области гена происходят случайно, сама морфологическая эволюция не является случайной, но осуществляется закономерно, поскольку морфологически будут проявляться лишь те изменения некодирующих последовательностей генома, которые вписываются в структуру транскрипционных сетей и, следовательно, в предшествующее морфологическое сложение организма. Организм как бы не замечает изменения в некодирующей области гена, если они не имеют сродства с его транскриптомом (т.е. с действующей, активной на данный момент и в данном зачатке системой транскрипционных факторов).

В цис-регуляторной эволюции сложно сделать первый шаг — приобрести цис-регуляторный элемент *de novo*, но как только он сделан, то дальнейшая эволюция цис-регуляторных последовательностей становится рутинным процессом. Именно этим объясняется факт существования семейств высших двукрылых, в которых за миллионы лет эволюции так и не появились формы с пятнистыми крыльями. Этим же объясняется факт широкого распространения пятнистокрылых форм в некоторых близких семействах двукрылых.

Наконец, различные филетические линии, унаследовавшие новый анцестральный энхансер, на фоне ограничения спектра изменений цис-регуляторных последовательностей будут показывать примеры параллелизма в изменении морфологических структур.

Мы, таким образом, возвращаемся к идеям Л.С. Берга (1922) о номогенетическом характере некоторых типов эволюционных преобразований, повторяющихся и ограниченных по своему спектру генетическим контекстом.

У многочисленных гавайских представителей *Drosophila*, предположительно возникших от одного континентального вида, вселившегося в свое время на поднимающиеся из моря острова, шло усложнение крылового рисунка от прозрачного с разным числом темных пятен до темного с разным набором прозрачных пятен (Edwards et al., 2007). Параллельное развитие сходных типов окраски крыла мы видим не только в других родах *Drosophilidae*, но, что более удивляет, в других семействах высших двукрылых — *Sciomyzidae*, *Lauxaniidae*, *Otitidae*, *Platystomatidae*, *Trypetidae* и в ряде других. Связано это с сетевой организацией генов (Гунбин и др., 2007) и изменением в первую очередь структуры генной сети, которая применительно к нашему примеру «изменялась многократно в различных филетических линиях, давая начало полиморфной пигментации в пределах вида равно как дивергентные паттерны пигментации между видами» (Massey and Wittkopp, 2016).

Возможна и потеря пятен, если в результате мутаций в регуляторных последовательностях последние окажутся нечувствительными к действию транскрипционных факторов. Так, в группе *D. melanogaster* переднее апикальное пятно на крыле, аналогичное таковому у *D. biarmipes*, терялось, по меньшей мере, пять раз, в том числе оно было предположительно утеряно при возникновении самого вида *D. melanogaster* (Prud'homme et al., 2006). Авторы исследовали механизмы потери данного пятна у двух, филогенетически далеких видов *D. mimetica* и *D. gunungcola*. Они оказались сходными и были связаны с изменением последовательности модуля *spot*. Однако, приобретение пятна у *D. tristis* из группы *D. obscura*, сестринской к группе *D. melanogaster*, было связано с изменением модуля *intron-spot* энхансера *wing-vein*, расположенного в интронной области гена *yellow* (рис. 3). И это отличает данный вид от *D. biarmipes*, у которого соответствующее пятно определяется модулем *spot*. Крыловое пятно у обоих видов возникло параллельно в результате изменений разных цис-регуляторных модулей. Заметим, что для систематики эти пятна у *D. biarmipes* и *D. tristis* представляют разные признаки. Достаточно сказать, что у *D. tristis* вершинное пятно занимает треть длины крыла и частично захватывает заднюю часть крыла (рис. 3), т.е. область действия транскрипционного белка *Engrailed*, значимого в определении положения

⁴ В частности, мутации в кодирующей области гена в своем распределении по геному имеют точки сгущения, давая примеры параллельной генетической эволюции.

черного пятна в крыле у *D. biarmipes*. Следовательно, эти пятна и генетически определяются различно. Заметим, что энхансер *wing-vein* имеется у анцестора упомянутых в этом абзаце видов (рис. 3), но был утерян у *D. biarmipes*, *D. gunungcola*, *D. melanogaster* и *D. mimetica*.

Эволюция цис-регуляторной области и определение вида

Миколог Лар.Н. Васильева (1987, 1993) ввела представление о различающем, или иерархическом типе, под которым она понимала «... определенную совокупность признаков, которая обнаруживается особым методом апостериорного взвешивания или оценки рангового значения признаков: по частоте их участия в разграничении групп организмов. Графически этот тип можно изобразить в виде комбинативной таблицы, строчки и колонки которой соответствуют различным состояниям взвешенных признаков» (1993, с. 65). Первое название типа говорит о том, что в типовую характеристику, например, данного рода грибов входят признаки, по состояниям (модальностям) которых различаются виды рассматриваемого рода. Второе название подразумевает, что совокупность различающих признаков является своей для каждого уровня иерархии, разграничивая виды внутри конкретного рода, роды внутри конкретного семейства и т.д.

Род помимо того, что он характеризуется общим признаком, проявляется в специфическом спектре признаков, изменяющихся от вида к виду. Это морфологическое своеобразие внутригрупповой организации рода определяется, как мы видели на примере развития крылового узора у мух, ограниченными по своему размаху изменениями цис-регуляторных последовательностей генов. Новый род предположительно появляется тогда, когда в гене, участвующем в формообразовании, появляется новый цис-регуляторный элемент, меняющий спектр межвидовой изменчивости.

Идея различающего типа не нашла особого отклика у систематиков. Скажем, в систематике животных те более или менее четкие закономерности, выявленные на грибах, никак не получают. У меня на этот счет есть свой не совсем удачный опыт, когда я пытался описать различающие закономерности на примере насекомых (Шаталкин, 1988).

Однако теперь идею Лар.Н. Васильевой о различающем типе можно выразить на молекулярном языке. На генетическом уровне рассмотрения, как оказалось, эволюционные закономерности довольно четко прослеживаются. Эволюция гена *yellow* как раз и представляет собой тот признак, различные модальности которого, отражающие последовательность появления в гене цис-регуляторных сайтов, различают виды внутри рода. Иными словами, эволюция генов хорошо вписывается в понятие различающего типа.

Заключение

Вернемся снова к онтологическому квадрату Лёве (рис. 1). В нем не отражена иерархия естественных родов, которую мы видим в системе организмов. И это объяснимо. Если естественный род связывает в единое целое виды, диверсификация которых определяется в рамках каких-то общих закономерностей, то для этих видов род может быть лишь один. Невозможно существование на базе одних и тех же видов двух естественных родов, виды которых изменяются независимо, сообразуясь с какими-то своими закономерностями.

Этот принцип единственности естественного рода для входящих в него видов, видимо, следует распространить на иерархию организмов, если оценивать описываемые ею группы строго в историческом ключе. Таксономические категории отражают исторически сложившуюся структуру иерархии. Но ведь в момент возникновения в далеком прошлом нового вида, который по современным меркам мы бы оценили как представителя нового типа (филума) никаких соподчиненных классов, отрядов, семейств организмов не существовало. Можно предположить, что высшие таксоны, какими мы их видим сейчас, возникали как виды внутри (естественных) родов, определяемые своими закономерностями развертывания признаков. Иными словами, анцестральные формы современных типов животных дифференцировались в период Кембрийской революции как виды единого (естественного) рода. И лишь с течением времени эти древние виды и древний естественный род «растворились» в высших таксонах современной системы организмов.

Сложившиеся в Средневековые представления о виде, современным выражением которых является онтологический квадрат Лёве, определяют ориентиры рассмотрения вида, которые, как оказалось, значимы до сих пор.

Итак, вид представляет собой особую категорию объектов, определяемую тремя ключевыми особенностями:

1. Составляющие вид индивиды (в нашем случае особи) образуют по суммарной оценке количественных различий континуальное единство, не совпадающее с таковым близких видов.

2. Категория вида занимает промежуточное положение между родами и индивидами. Это находит выражение в том, что вид выступает в качестве области определения индивидов следующего после особей уровня. Их примерами могут служить популяционные и пространственные группировки.

3. Через вид проявляются эволюционные закономерности формообразования. Мы еще только в начале пути изучения этой стороны вида. Очевидна ее связь с номогенетической составляющей наследственности. Можно не сомневаться, что на этом пути будет сделан еще один важный шаг к лучшему и более полному пониманию природы таксономического вида.

Работа частично выполнена при финансовой поддержке РФФИ (молекулярные приближения — тема 16-04-01358) на базе Зоологического музея МГУ (классические подходы — гостема АААА-А16-116021660077-3).

Список литературы

- Берг Л.С. (1922) Номогенез, или эволюция на основе закономерностей, Гос. изд-во, Пг.
- Васильева Лар.Н. (1987) Пиреномицеты и локулоаскомицеты севера Дальнего Востока, Наука, Л.
- Васильева Лар.Н. (1993) Платон и систематика. *Вестн. ДВО РАН*. 47: 63 – 73.
- Вашкевич Н.Н. (2009). Словарь этимологических и сокрытых значений. Вып. 3, Издатель С. Ландышев, Владимир.
- Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А. (2007) Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция. *Вестник ВОГиС*. 11: 373 – 400.
- Корочкин Л.И. (1999) Введение в генетику развития, Наука, М.
- Кэрролл С.Б. (2007) Эволюция на двух уровнях. О генах и формах. *Вестник ВОГиС*. 11: 401 – 415.
- Майр Э. (1968) Зоологический вид и эволюция, Мир, М.
- Майр Э. (1971). Принципы зоологической систематики, Наука, М.
- Медников Б.М., Попов Л.С., Антонов А.С. (1973). Характеристика первичной структуры ДНК как критерий для построения естественной системы рыб. *Журн. общей биол.* 34: 516 – 529.
- Медников Б.М. (1974) О реальности высших систематических категорий позвоночных животных. *Журн. общей биол.* 35: 659 – 665.
- Порфирий (1939) Введение к категориям финикийца Порфирия ученика ликополитанца Плотина. В кн. Аристотель. Категории. Соцэкгиз, М. 53 – 76.
- Северцов А.Н. (1939) Морфологические закономерности эволюции, Изд. АН СССР, М.-Л.
- Симпсон Дж.Г. (2006) Принципы таксономии животных, КМК, М.
- Смирнов Е.С. (1938) Конструкция вида с таксономической точки зрения. *Зоол. журнал*. 17: 387 – 418.
- Смирнов Е.С. (1967) Систематика живого, в сб. «Структура и формы материи» (ред. Овчинников Н.Ф.) Наука, М. 401 – 431.
- Чернов С.А. (1941) Проблема вида. *Тр. Зоол. инст. АН СССР*. 6 (4): 5 – 15.
- Шаталкин А.И. (1988). Биологическая систематика, Изд-во МГУ, М.
- Шаталкин А.И. (2003). Регуляторные гены в развитии и проблема морфотипа в систематике насекомых, в сб. «Чтения памяти Н.А.Холодковского» ЗИН РАН, СПб. 56 (2): 1 – 109.
- Шаталкин А.И. (2005). Молекулярные филогении — революционный прорыв в систематике, в сб. «Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира» (ред. Воробьева Э.И., Стриганова Б.Р.) КМК, М. 30 – 42.
- Шаталкин А.И. (2009) «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века, КМК, М.
- Шаталкин А.И. (2012) Таксономия. Основания, принципы и правила, КМК, М.
- Шаталкин А.И. (2016). Политические мифы о советских биологах. О.Б. Лепешинская, Г.М. Бошнян, конформисты, ламаркисты и другие, КМК, М.
- Arnold D.N. (2003). Analysis and function of transcriptional regulatory elements: Insights from *Drosophila*. *Annu. Rev. Entomol.* 48: 579 – 602.
- Arnould L., Su K.F.Y., Manoel D., Minervino C., Magriña J., Gompel N., Prud'homme B. (2013) Emergence and diversification of fly pigmentation through evolution of a gene regulatory module. *Science*. 339: 1423 – 1426.
- Barracough T.G., Balbi K.J., Ellis R.J. (2012) Evolving concepts of bacterial species. *Evol. Biol.* 39: 148 – 157.

- Carroll S.B., Grenier J.K., Weatherbee S.D.** (2005) From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design, Blackwell Scientific, Malden.
- Davidson E.H., Erwin D.H.** (2006). Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans. *Science* 311: 796 – 800.
- Edwards K.A., Doescher L.T., Kaneshiro K.Y., Yamamoto D.** (2007) A database of wing diversity in the Hawaiian *Drosophila*. *PLoS One*. 2: e487.
- Erwin D.H., Davidson E.H.** (2009). The evolution of hierarchical gene regulatory networks. *Nat. Rev. Genet.* 10: 141 – 148.
- Gompel N., Prud'homme B., Wittkopp P.J., Kassner V.A., Carroll S.B.** (2005) Chance caught on the wing: cis-regulatory evolution and the origin of pigment patterns in *Drosophila*. *Nature* 433: 481 – 487.
- Hennig W.** 1966. Phylogenetic systematics, Univ. Illinois Press, Urbana.
- Keller E.F.** (2016) Genes, genomes, and codes. Revisiting some key terms with multiple meaning. *Monograph. Mèt. Sci. Stu. J.* 6: 135 – 141.
- Koshikawa S., Giorgianni M.W., Vaccaro K., Kassner V.A., Yoder J.H., Werner T., Carroll S.B.** (2015) Gain of cis-regulatory activities underlies novel domains of wingless gene expression in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 112: 7524 – 7529.
- Koshikawa S.** (2016) Enhancer modularity and the evolution of new traits. *Fly*. 9: 155 – 159.
- Lowe E.J.** (2006) The four-category ontology: a metaphysical foundation for natural science, Oxford University Press, Oxford.
- Ludwig M.Z., Palsson A., Alekseeva E., Bergman C.M., Nathan J., Kreitman M.** (2005) Functional evolution of a cis-regulatory module. *PLoS Biol.* 3: e93.
- Martin A., Orgogozo V.** (2013). The Loci of repeated evolution: a catalog of genetic hotspots of phenotypic variation. *Evolution* 67: 1235 – 1250.
- Massey J., Wittkopp P.J.** (2016) The genetic basis of pigmentation differences within and between *Drosophila* species. *Curr. Top. Dev. Biol.* 119: 27 – 61.
- Noble D.** (2013) Physiology is rocking the foundations of evolutionary biology. *Exp. Physiol.* 98: 1235 – 1243.
- Ong C.-T., Corces V.G.** (2011) Enhancer function: new insights into the regulation of tissue-specific gene expression. *Nat. Rev. Genet.* 15: 234 – 246.
- Prud'homme B., Gompel N., Carroll S.B.** (2007) Emerging principles of regulatory evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 104. Suppl. 1: 8605 – 8612.
- Prud'homme B., Gompel N., Rokas A., Kassner V.A., Williams T.M., Yeh S.D., True J.R., Carroll S.B.** (2006) Repeated morphological evolution through cis-regulatory changes in a pleiotropic gene. *Nature* 440: 1050 – 1053.
- Shapiro J.A.** (2013) How life changes itself: The Read-Write (RW) genome. *Phys. Life Rev.* 10: 287 – 323.
- Shapiro J.A.** (2016) Nothing in evolution makes sense except in the light of genomics: Read-Write genome evolution as an active biological process. *Biology* 5: 1 – 27.
- Stern D.L., Orgogozo V.** (2009) Is genetic evolution predictable? *Science* 323: 746 – 751.
- Venter J.C., Remington K., Heidelberg J.F., Halpern A.L., Rusch D., Eisen J.A., Wu D., Paulsen I., Nelson K.E., Nelson W., Fouts D.E., Levy S., Knap A.H., Lomas M.W., Nealson K., White O., Peterson J., Hoffman J., Parsons R., Baden-Tillson H., Pfannkoch C., Rogers Y.-H., Smith H.O.** (2004). Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. *Science* 304: 66 – 74.
- Werner Th., Koshikawa Sh., Williams Th.M., Carroll S.B.** (2010) Generation of a novel wing colour pattern by the Wingless morphogen. *Nature* 464: 1143 – 1148.
- Wittkopp P.J., Haerum B.K., Clark A.G.** (2004) Evolutionary changes in cis and trans gene regulation. *Nature* 430: 85 – 88.
- Wittkopp P.J., Stewart E.E., Arnold L.L., Neidert A.H., Haerum B.K., Thompson E.M., Akhras S., Smith-Winberry G., Shefner L.** (2009) Intraspecific polymorphism to interspecific divergence: genetics of pigmentation in *Drosophila*. *Science* 326:540 – 544.
- Wray G.** (2007) The evolutionary significance of cis-regulatory mutations. *Nat. Rev. Genet.* 8: 206 – 216.

Субъективный взгляд на проблему вида и видообразование у грибов

Ю.Т. Дьяков

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
yuridyakov@yahoo.com

Особенности грибных популяций

Грибы — важнейший компонент сапротрофного блока в круговороте веществ и энергии, эволюционно связанный с разложением и утилизацией растительного субстрата. Через тело грибов проходит 2/3 связанного углерода. Грибы паразиты вызывают разрушительные эпидемии полезных растений, экономический урон от которых может сопровождаться и угрозой здоровью людей и сельскохозяйственных животных вследствие накопления микотоксинов в зараженных растениях. Мониторинг численности и изменения генотипического состава популяций этих грибов — важнейшее условие для управления их популяциями. Природные популяции — важный источник новых генотипов полезных грибов — объектов биотехнологии и культивирования. Наконец, в популяциях зарождаются эволюционные процессы, приводящие не только к адаптациям, но и видообразованию. На структуру популяций грибов оказывает влияние ряд факторов:

1. Короткие репродуктивные генерации. Промежуток между двумя генерациями бесполого спороношения у многих видов микромицетов — несколько дней. В связи с перекрываемостью коротких генераций такие грибы непрерывно споруют длительное время.

2. Высокая продуктивность, образование миллионов спор колонией микромицета или плодовым телом макромицета.

3. Быстро сменяемые процессы колебания численности. Волны численности увеличивают роль дрейфа генов и быстрое накопление генотипов, приспособленных к изменившимся условиям.

4. Разнообразие систем размножения — от панмиксиса до строгой клональности.

5. Наличие нескольких ядер в клетке обуславливает явление гетерокариоза, при котором возможно хранение вариабельности в виде рецессивных аллелей, причем в отличие от гетерозиготности диплоидов, концентрация отдельных ядер и, соответственно, частоты аллелей могут меняться, что обеспечивает быструю адаптацию к меняющимся условиям жизни.

6. Большая роль неканонических способов рекомбинации — парасексуальной рекомбинации, генной конверсии, горизонтального переноса генов.

7. Высокая спонтанная изменчивость, вплоть до реплицирующей нестабильности.

Эти факторы надо учитывать при оценке возможности и границ применения в отношении грибов видовых концепций, разработанных на основе исследования высших эукариот.

Морфологические концепции вида у грибов

В задачи классификации входят, во-первых, установление филогенетических связей между организмами (этому служат естественные системы), и, во-вторых, описание максимально коротким путем биологического разнообразия (этому служат искусственные системы).

В связи с различными задачами, методы и подходы к классификации организмов различны. Приведу простой пример. Владелец личной библиотеки может расставлять книги на полках по их тематике, чтобы легче найти желательную, а может — по высоте и окраске корешков, чтобы было красиво. Каждая классификация имеет право на существование, так как удовлетворяет цели классификатора.

Поскольку человек 80 % информации получает через зрение, первые классификаторы, начиная с Аристотеля, в качестве главного критерия для разделения видов использовали морфологические различия. Для грибов морфологические концепции вида сталкивались с рядом проблем:

1. Параллельная морфологическая эволюция в разных группах, обусловленная экологическими адаптациями. Например, грибы и актиномицеты имеют сходное строение таллома (мицелий) и удивительные параллелизмы в морфологии спор и спороносов (Калакуцкий, Красильников,

1965). Необходимы дополнительные цитологические критерии, чтобы развести актиномицеты и грибы по высшим таксонам (про- и эвкариотам), а морфологические параллелизмы объяснить адаптациями к общей экологической нише (адсорбционному питанию всеми клетками и обитанию в почве).

2. Бедность морфологических признаков низших организмов по сравнению с высшими. Дрожжевые грибы, относящиеся к различным таксонам, вплоть до отделов, чрезвычайно похожи друг на друга, вегетативное тело мицелиальных грибов также не может служить критерием разделения не только видов, но и надвидовых таксонов.

3. Наличие в жизненном цикле нескольких морфологически различающихся типов спороншений (плеоморфизм), вследствие чего один организм может быть включен в разные роды. Необходимость, в связи с этим изучения жизненных циклов вновь описанных видов в чистых культурах, что может быть технически сложно, а иногда и невозможно. Кроме того, организация мицелия, форма и размеры спор могут меняться в зависимости от температуры, влажности, питания и других факторов (Money, 2013).

4. Чрезвычайно высокая меж- и внутривидовая вариабельность морфологических признаков (таблица).

Таблица

Спонтанная изменчивость культурально-морфологических признаков у возбудителя пирикулярриоза риса *Pyricularia oryzae* (Дарага, Дьяков, 1988)

Показатели	Приморский край	Краснодарский край
Доля нестабильных штаммов	0,63	0,27
Из них с реплицирующей нестабильностью (%)	39	49

Это явление вызвало две тенденции, направленные на объединение или, наоборот, на дробление морфологически варьирующих штаммов. Объединители рассматривали вид как сумму широко варьирующих групп штаммов. Дробители, в свою очередь, рассматривали полиморфный морфологический вид как совокупность генетически родственных видов-двойников, имеющих перекрывающиеся морфологические признаки. Например, в лесах встречается несколько морфологических типов плодовых тел осеннего опенка *Armillaria mellea*, поэтому давно были предприняты попытки разбить этот вид на несколько близкородственных (Gullaumin et al., 1985). Однако, перекрываемость признаков у разных видов усложняет практическое использование подобных предложений.

Генетическая концепция вида

На помощь морфологам пришли генетики, предложившие биологическую концепцию вида: «Виды это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп» (Майр, 1974, с. 21). Возвращаясь к примеру с осенним опенком, в 1978 г. с помощью скрещиваний в Европе было описано 6 интерстерильных групп штаммов *A. mellea* (Korhonen, 1978). В 1979 г. 10 интерстерильных групп описано в Северной Америке (Anderson and Ullrich, 1979). Опыты, проведенные с ауксотрофными мутантами, показали, что изоляты из разных групп не формируют даже гетерокарионов, следовательно, между ними не возможен поток генов, что подтверждает существование биологических видов внутри сложного морфологического вида. Тем самым был подтвержден видовой статус морфологических вариантов внутри сложного вида, обозначаемого как осенний опенок. Эти данные позволили более четко определить биологические особенности и географическое распространение некоторых видов. Так, *A. mellea* s. stricto поражает широколиственные (лесные и плодовые) породы и виноградники на юге ареала; *A. ostoyae* — сосны; *A. bulbosa*, *A. cepistipes* и *A. borealis* — слабые патогены, причем два последних вида распространены в северной части ареала (Korhonen, 1987). Этими особенностями обусловлена, по-видимому, распространенность отдельных видов в разных странах. Так, в Великобритании половина изученных изолятов (77 из 145) принадлежала к виду *A. ostoyae*, в то время как *A. mellea*

составили лишь три изолята (Gregory, 1989), а во Франции преобладает *A. mellea* и *A. bulbosa*, а *A. cepistipes* и *A. borealis* встречались редко (Guillaumin et al., 1985). В европейской части бывшего СССР выделено 4 вида: *A. borealis* (группа А) — в Московской области и в Белоруссии; *A. cepistipes* (группа В) — Московской области; *A. bulbosa* (группа Е) — в Западной Украине и в Грузии; *A. mellea* (группа D) — в Краснодарском крае и в Грузии (Радзиевская, 1986; Радзиевская, Дьяков, 1987). Как видно, *A. borealis* и *A. cepistipes* распространены в северной части обследованной зоны, а *A. bulbosa* и *A. mellea* — в южной, что подтверждает их распределение в Западной Европе.

Большое число новых видов *Armillaria* описано в Южном Полушарии (Goetzee et al., 2001; 2003).

Биологические виды описаны не только у осеннего опенка, но также у многих других грибов (Дьяков, 2003).

Биологическая концепция вида была разработана зоологами для животных. Менее успешной она оказалась при анализе видов растений и еще менее — для микроорганизмов, в частности, грибов по следующим причинам:

1. Огромное число грибов из разных отделов утратили половой процесс и размножаются исключительно вегетативно.

2. Многие виды грибов имеют в годовом жизненном цикле множество генераций бесполого размножения и только одну — половую, цель которой в жизненном цикле не столько генерация изменчивости, сколько сохранение при наступлении неблагоприятных условий. При изменении жизненных условий она легко теряется.

3. Межвидовые гибриды у грибов возникают так же редко, как и у других групп эукариот. И даже в отсутствии премейотических барьеров, при образовании жизнеспособных гибридов у них часто не формируется половых структур. Поэтому Г.И. Наумов (1978) сформулировал следующее определение рода у грибов: «род — это группа скрещивающихся видов, гибриды которых размножаются вегетативно». Однако, во-первых, грибы — не ослы и не лошади; отсутствие полового размножения не мешает им оставлять потомство, к тому же гибридная особь, которая получила комбинацию генов, повысившую ее приспособленность, в отсутствии полового размножения сохранит эту удачную комбинацию у потомков.

Во-вторых, аллопатрические виды часто сохраняют способность к нормальному скрещиванию и образуют гибриды при повторных перекрываниях ареалов. Поэтому межвидовая гибридизация у грибов, во-первых, возможна, и, во-вторых, может быть причиной видообразования. «Перекрестное оплодотворение между видами обычно сопровождается появлением новых, суперпатогенных или физиологически измененных генотипов» (Nelson, 1963). Межвидовые гибриды получены экспериментально у головневых грибов (Fischer, 1951), видов рода *Typhula* (Christensen, Bruehl, 1979), *Microbotryum* (Gibson et al., 2014), фитофторовых оомицетов (Воробьева, Гриднев, 1983; Ersek et al., 1995; Ersek, Nagy, 2008; Goodwin, Fry, 1994) и др.

Межвидовая гибридизация возникает и в природе и может увеличивать приспособленность грибов. Так, по данным Бразьер и Мехротра (Brasier, Mehrotra, 1995), агрессивная раса *Ophiostoma novo-ulmi* появилась в результате редкой межвидовой гибридизации между *O. ulmi* и *O. himalai-ulmi*.

В 90-х годах XX века в Южной Англии появилось новое заболевание ольхи, которое вскоре распространилось по Европе, вплоть до Венгрии (Brasier et al., 1995; Szabo et al., 2000). За несколько лет новый паразит *Phytophthora alni* погубил около 10 % деревьев в Южной Британии. Еще более разрушительное действие на прибрежные экосистемы вызвано в северо-восточной Франции и в Баварии (Ersek, Nadi, 2008). Изолированный из пораженных участков дерева оомицет имел морфологическое сходство с *P. cambivora*, но отличался типом скрещиваний (был гомо-, а не гетероталличным и имел высокий уровень абортивных зигот). ITS-сиквенс и геномный полиморфизм свидетельствовали в пользу возникновения нового вида вследствие гибридизации гетероталлического вида *P. cambivora* с гомоталлическим *P. fragariae* (Brasier et al., 1999). Внутри *P. alni* обнаружено три подвида: высоковирулентный *P. alni* ssp. *alni* (Paa) и менее вирулентные, часто встречаемые в почвах под ольхой *P. alni* ssp. *uniformis* (Pau) и *P. alni* ssp. *multiformis* (Pam) (Brasier

et al. 2004). Виды рода *Phytophthora* диплоидны, в то время как Раа оказался тетраплоидом, а Раи и Раи — анеуплоидами. Они отличаются также структурой ДНК. У Раа в ITS области обнаружены диморфные сайты с последовательностями ДНК, присущими *P. cambivora* и *P. fragariae*, а ITS-области Раи и Раи гомологичны и принадлежат *P. fragariae* или *P. cambivora*, соответственно. Таким образом, гибрид, названный *P. alni*, освоивший нового хозяина, находится в состоянии эволюции, расхождения исходной гибридной популяции в сторону усиления вирулентности или, наоборот, усиления сапротрофных свойств.

Новые декоративные и древесные растения были освоены гибридами между *P. cactorum* и *P. nicotianae* в Нидерландах и Тайване (Ersek, Nagy, 2008).

По-видимому, гибриды между родственными видами грибов и оомицетов постоянно возникают в природе, но вследствие снижения (в большинстве случаев) их приспособленности, отбор оперирует против их накопления. Однако, в некоторых случаях, в частности при гибридизации растений-хозяев, возможно накопление гибридов их паразитов. Например, тополя во многих странах преобладают в виде искусственных посадок. Посадки *Populus deltoids* сильно страдают от ржавчины, вызываемой *Melampsora medusa*, а посадки *P. trichocarpa* поражаются родственным видом ржавчинных грибов *M. occidentalis*. В 1997 г. был получен гибрид этих видов тополей, устойчивый к обоим видам ржавчины, который стал доминировать в посадках в Канаде, однако, вскоре он поразился ржавчиной. Анализ ДНК показал, что вирулентный штамм оказался гибридом между *M. medusa* и *M. occidentalis* (Newcomb et al., 2000).

Этот пример — интересное свидетельство эволюционных преобразований фитопатогенных грибов, связанных с гибридизацией. Много лет назад произошло разделение предка рода *Populus* на современные виды. Вслед за этим событием предковый вид рода *Melampsora* разделился на современные виды, специализированные к поражению разных видов тополей. После введения тополей в культуру началась их селекция, включая искусственную межвидовую гибридизацию, стимулирующую, во-первых, гибридизацию специализированных видов паразита вследствие совместного выращивания растений-хозяев, и, во-вторых, отбор гибридного потомства, вирулентного к гибридам растений-хозяев.

Филогенетические концепции вида

Важнейших прорыв в биологическую систематику и теорию эволюции произошел во второй половине XX века после внедрения в эти направления биологии ДНК-методологий. Эти методологии расширили возможности выбора генов, полиморфизм которых несет наиболее адекватную поставленной задаче информацию, улучшает математический аппарат обработки полученных данных. В рамках рассматриваемой проблемы ДНК-технологии позволяют подтвердить или корректировать состав интерстерильных групп, выделенных другими методами, и установить филогенетические связи между интерстерильными группами и видами. Например, вернувшись к рассмотренному выше осеннему опенку, использование сравнения последовательностей оснований у генов ITS, LSU и EF-1 α методами парсимонии и максимального подобия позволило провести географическое разделение видов *Armillaria* на два кластера: в первый вошли голарктические и австралийские виды и во второй — африканские (Goetzee et al., 2011). По-видимому, предковые виды были распространены по всей Пангее. Удаленность африканских видов от остальных обусловлено ранним отделением Африки. Разделение предковых видов на голарктические и южноамериканские — австралийские произошло около 40 млн. лет назад. Процесс географического видообразования в роде *Armillaria* продолжается до сих пор. Так, показано, что вид *A. mellea* по данным сиквенирования ITS локуса распадается на четыре группы штаммов: 1 — штаммы из Европы, 2 — из Азии, 3 — из восточных районов США и 4 — из западных районов США (Gotzee et al., 2000; 2001).

Использование разных подходов к разделению видов превратило морфологические виды грибов в матрешки, внутри которых могут помещаться несколько биологических видов (интерстерильных групп), каждый из которых может, в свою очередь, состоять из нескольких филогенетических видов.

Непрерывное ветвление кладограмм ломает линнеевскую иерархическую систему, теряется понятие вида, ибо внутривидовые вариации секвенируемых генов имеют лишь количественные различия с надвидовыми вариациями, а число исследованных штаммов может менять точки ветвления (Guarino et al., 1999). Еще больше сложностей возникает при разделении таксонов высокого порядка. Филогенетическая система не упростила некоторые сложности морфологической (например, выделение нетаксономического понятия *группы порядков* — пиреномицеты, гастеромицеты и проч.) но еще усилила их, причем на основе менее наглядных показателей. Таким образом, молекулярная филогенетика, возникнув как инструмент кладистики, фактически явилась ее разрушителем. Тем не менее, успехи филогенетических исследований привели многих ее сторонников к отказу от линнеевской иерархии, замена ее кладами; переходу целиком на анализ ДНК и установление видового состава на основе данных, помещенных в ген-банк. Сторонники “genetic barcoding” («штрих-кодов») вместо линнеевских видов предлагают низшую классификационную единицу в виде *геновида* «маркированной операционной таксономической единицы» (MOTU).

К «геномным видам» бактерий относят штаммы, имеющие более 70 % гибридизирующихся участков. По сравнительным результатам секвенирования генов рДНК предложены следующие критерии сходства клонов бактерий: «вид» — 97 %; «род» — 94 %; «семейство» — 92 %; «порядок» — 90 %; «класс» — 85 %; «фила» — 80 % (Заварзин, 2011).

Для грибов консорциум UNITE предлагает унификацию грибов по данным сиквенса ITS области рДНК. Видовая гипотеза (SH) принимается при 97 – 99 % сходстве (Kojalg et al., 2013) без учета культуральных, морфологических и физиологических показателей.

Но у некоторых грибов вариабельность ITS-локуса оказалась более или, наоборот, менее высокой, чем у большинства других, вследствие чего межвидовая общность может иметь место при 100 % сходстве внутри ITS (Taylor, Hibbett, 2014). F и S типы корневой губки неотличимы по IGS и ITS. 2 вида *Ceratocystis*, *C. polonica* и *C. lariciola* идентичны по ITS, но интерстерильны, различаются по изоферментам и хозяевам (Harrington, Rizzo, 1993). То же показано для штаммов *P. ostreatus* и *P. pulmonarius* (Шнырева, 2005).

Taylor et al., (2000) полагают, что концепция вида будет улучшена после анализа филогении многих генов. Фактически это эхо старых утверждений, что чем больше признаков вовлечено в видовой анализ, тем лучше. Еще Дарвин (Дарвин. 1991) писал: «Нет никакого сомнения, что организмы, подобно другим предметам, могут быть классифицированы различно: или искусственно, на основании отдельных признаков, или более естественно, на основании суммы признаков».

Экологические концепции видообразования

Кроме чисто методических проблем, видовые характеристики, полученные по результатам секвенирования ITS, ничего не говорят экологу. Это при том, что экологические факторы, такие как хозяйская специализация фитопатогенных грибов, мутуалистические ассоциации микоризных и эндофитных грибов, симбионтов насекомых, типы гнилей ксилотрофов и проч. играют важнейшую роль в видообразовании.

Рассмотрим роль смены экологических ниш в видообразовании фитопатогенных грибов.

Мультилокусный метод установления границ между кластерами индивидуумов с использованием аппроксимации Bayesian’a (Nielsen, Wakeley, 2001) широко используемый в исследованиях XXI века, позволил установить, что виды многих современных инвазивных фитопатогенных грибов, — *Pyricularia oryzae* (Salech et al., 2014), *Mycosphaerella graminicola* (Stukenbrock et al., 2007), *Rhizosporium secalis* (Zaffarano et al. 2008), *Venturia inaequalis* (Gladieux et al, 2008) и др., — были сформированы 10 – 4 тысячи лет назад, то есть в период неолитической революции. В этот период произошел переход людей от охоты и собирательства к земледелию и животноводству. По мере совершенствования культуры земледелия начались изменения все больше и больше удаляющие искусственное выращивание растений от их существования в природной обстановке.

1. Началась внутривидовая селекция культивируемых растений, заключавшаяся в индивидуальном отборе и оставлении на семена особей, отклонившихся в результате мутаций или гибридизации от среднего показателя в желательную для потребителей сторону. Такая селекция привела

к серьезным последствиям не только для самих растений, но и для их паразитов. В частности, произошло снижение внутривидового генетического разнообразия, вследствие отбора из природных популяций небольшого числа генотипов, наиболее соответствующих запросам людей. Например, культивируемые эммеры имеют около 50 % генетического разнообразия по сравнению с дикорастущими. Разнообразие D-генома мягкой пшеницы составляет около 10 % от разнообразия донора D-генома, дикорастущей *A. taushii* из Закавказья (Dubcovsky, Dvorak, 2007). Потери генетического разнообразия перевели культивируемые пшеницы в «зону риска» сильного поражения болезнями.

2. Изменились способы посева растений. Бросание зерна в лунку сменилось предварительным рыхлением почвы мотыгой, а затем — сохой. Было обнаружено благотворное влияние на урожай внесения навоза, золы. В зонах с частыми засухами возникло поливное земледелие. Вспашка и рыхление почвы повышают аэрацию, усиливают скорость минерализации растительных остатков и органических веществ почвы, облегчают рост мицелия почвообитающих грибов, передвижение в почве мелких животных (насекомых, нематод, клещей) по направлению к корням. Эти новые условия вызывают изменения численности и паразитической активности многих организмов. К тому же, внесение удобрений подкармливает не только растения, но микроорганизмы. В пахотной почве, обогащенной органическим удобрением, произошли кардинальные изменения микробного населения. Концентрация доминирующих в нативных почвах бактерий и базидиальных грибов — антагонистов фитопатогенов упала, а численность сумчатых грибов и оомицетов — выросла (Великанов, Сидорова, 1988). Почвообитающие бактерии и сапротрофные грибы подавляют рост потенциальных фитопатогенов вследствие ингибирования прорастания спор своими метаболитами (*почвенного фунгистазиса*) (Сидорова, Великанов, 2000; Bonanomi et al., 2014), но численность их упала, что сказалось на снижении эффекта почвенного фунгистазиса. Вследствие этого в условиях пахотной культуры многие виды почвообитающих микроорганизмов (главным образом, грибов), которые всегда жили в почвах, но встречались там в низкой концентрации и питались главным образом растительными остатками, увеличили свою численность; а с увеличением численности ускоряются эволюционные процессы в их популяциях, поэтому они не только накопились в массе, но и стали возбудителями одного из самых опасных заболеваний культурных растений — корневой гнили. Грибы из родов *Fusarium*, *Bipolaris*, *Drechslera*, *Rhizoctonia* и др., выделенные из пахотных почв, имеют более высокую паразитическую активность, чем виды этих же грибов из целинных земель (Gubler, Gordon, 1976). Корневые гнили — заболевание, обязанное своим возникновением и накоплением пахотному земледелию.

3. По мере совершенствования земледелия происходило расширение посевных площадей под наиболее урожайными, удобными для возделывания и удовлетворяющими вкусы местного населения культурами. Из случайного набора местных растений были выбраны и размножены лишь отдельные виды. Увеличение площадей, занятых одной культурой, к тому же генетически более однородной, чем ее дикие предки, не могло не оказать влияние на структуру популяций, физиологию и образ жизни паразитов. Например, жизненная стратегия разнохозяйных ржавчинных грибов выработалась в дикой природе, где злаковые травы росли в окружении других растений, а фитоценозы были очень сложными, многочисленными. Но человек начал возделывать пшеницу, ячмень или овес на огромных полях, стал уничтожать сорные и другие сопутствующие растения, так что вероятность попадания гаплоидных базидиоспор на листья промежуточного хозяина стала проблематичной. В результате этого некоторые возбудители злаковых ржавчин частично, а некоторые — полностью потеряли стадии жизненного цикла, вызывающие заражение промежуточного хозяина.

4. *Homo sapiens* — биологический вид, склонный к кочевому образу жизни (Марков, 2011). «Охота к перемене мест», записанная в наших генах, позволила человечеству выйти из Африки и постепенно заселить всю землю. В позднем неолите и в начале бронзового века усиление миграций было обусловлено хозяйственными требованиями. Отсутствие колесных транспортных средств делало невозможным перевозку продуктов питания на значительные расстояния, поэтому поля располагались только вблизи жилищ; то же относится и к ограниченным возможностям хранения продуктов. Поэтому увеличение размеров общины не могло быть беспредельным.

Недостатки питания и внутренние конфликты приводили к уходу части членов коллектива в поисках новых мест. Начало бронзового века (III тысячелетие до н.э.) — это время великих переселений, изменивших этнокультурную карту Европы (История Европы, т. 1, 1988). Мигрирующее население переносило в новые районы семена сельскохозяйственных растений, распространяя тем самым растения в новые районы. Вместе с растениями распространялись в новые районы и их паразиты, у которых в результате попадания в новые экологические условия усиливались процессы видообразования вследствие отбора и генного дрейфа (эффекта «бутылочного горлышка»).

Переход грибных паразитов из дикой флоры на культурные растения, сопровождающийся видообразованием, был не одномоментным, а продолжался длительное время, в ходе которого происходили существенные генетические изменения. Эти изменения заключались в следующих потерях и приобретениях:

1. Эволюция в сторону К-стратегии, характерная для грибов, консортивно связанных с дикой флорой и направленная от острого паразитизма к умеренному и далее — к мутуализму, сменилась эволюцией в сторону r-отбора, направленного к усилению патогенных свойств (Andrew, 1984; Дьяков, 1992).

2. Эволюция в сторону r-стратегии повлекла за собой увеличение числа пропативных структур за счет уменьшения роли вегетативных и покоящихся. Большую роль стали играть полициклические паразиты, причем число их генераций в течение сезона на культурных посевах стало значительно большим, нежели на дикарях. На многих растениях (рис, озимые злаки, тропические культуры) они не имеют межсезонного периода покоя, что также увеличивает эффективный размер популяций (Stukenbrock, McDonald, 2008). Численность популяций грибов, имеющих открытое спороношение, достигает гигантских размеров (Дьяков, 1998).

У бесполой формы грибов фактор экологической ниши поддерживает внутривидовые связи, а возникновение и распространение новых генетических вариантов контролируется генным дрейфом и естественным отбором. У половых форм отбор к нишам снижает межвидовую фертильность. Эксперименты по скрещиванию ржавчинных и мучнисторосяных грибов показывают, что если специализированные формы имеют общих хозяев, на которых может проходить гибридизация, то приспособленность гибридов (в терминах агрессивности) ниже приспособленности родителей, хотя специализация шире (Cotter, Roberts, 1963). Это приводит к постепенной потере таких сортов-мостиков, более быстрой для постоянно скрещивающихся грибов, чем для агамных, и кладогенезу.

С адаптациями к нише неразрывно связаны морфологические и физиологические признаки, которые филогенетическая систематика просто игнорирует. Поэтому филогенетическая система, несомненно, будучи естественной системой, не является единственно верным основанием для многоцелевых проблем, связанных с классификацией организмов; она не способна обслуживать многие задачи, стоящие перед биологией. Поэтому предложены компромиссные варианты, сочетающие различные подходы на разных этапах определения. Например: «Вид грибов — наименьшая группировка популяции, обладающая общностью происхождения и набором уникальных диагностических фенотипических признаков» (Harrington, Rizzo, 1993). Данное определение объединяет филогенетическую концепцию вида (общность происхождения) с популяционными и фенотипическими дефинициями. Согласно этому определению система голотипов не адекватна популяционным концепциям внутривидового разнообразия.

«Микологические» проблемы вида

Помимо общебиологических проблем в систематике грибов имеются свои «микологические» проблемы.

1. У позвоночных животных и высших растений описание биологического разнообразия практически закончено и занятия систематиков посвящены установлению статуса описанных видов (разбивке подвидов на виды и проч.). Число известных грибов по расчетам (Blackwell, 2011) составляет доли от числа неизвестных. Поэтому для микологов важна задача описания новых видов, следовательно, концепция вида должна иметь практический смысл. К тому же большинство исследователей, работающих с грибами, прикладные микологи — фитопатологи, медицинские

микробиологи, биотехнологи и др. Их не интересует филогения *per se*, но в большей степени фенотипические признаки — морфология, физиология, метаболизм.

2. Грибы — единственный таксон, виды которого могут иметь два законных бинарных названия (телеоморфы и анаморфы) и относиться к разным более крупным таксономическим образованиям — порядкам, классам и проч. И хорошо еще, если обе морфы более или менее регулярно встречаются в природе. Для видов, утративших телеоморфу, ранее законным было единственное название по анаморфе. Молекулярными методами оказалось возможным восстановить родовую принадлежность телеоморф таких грибов. И поскольку группа порядков Deuteromycetes в современных филогенетических системах была ликвидирована, законным стало название сумчатой стадии, даже если оно не существует в природе. При этом эклектизм прикладных микологов иногда невозможно понять. Возьмем два гриба дейтеромицета — *Pyricularia oryzae* и *Aspergillus nidulans*. Первый вызывает важную болезнь риса и в последние годы стал популярной моделью для изучения молекулярных механизмов взаимоотношений с хозяином, второй — классическая модель общей и молекулярной генетики, поэтому им посвящено много публикаций. Например, в Abstracts of XXII Fungal Genetics Conference (2003) эти грибы встречаются почти на каждой странице. Но во всех публикациях первый гриб назван по телеоморфе *Magnaporthe grisea* (или *M. oryzae*), хотя она на рисе не встречается, а второй — по анаморфе, хотя его телеоморфа, *Emericella nidulans* встречается в почве и легко воспроизводится в лаборатории. Почему фитопатологи хотят быть более святыми, чем римский папа, а генетикам присущ известный консерватизм, не понятно. Но этот эклектизм и стремление все менять в связи с появлением новых данных, полученных молекулярными методами, не так безобиден, как кажется. Например, было показано, что по данным сиквенса ITS и tub-генов *M. grisea* кластеризуется не с родом *Magnaporthe*, а с родом *Geumannomyces* (Goodwin et al., 2003), так что бедному возбудителю ожога риса придется снова менять гавань, а фитопатологам приспособливаться к новому названию старого гриба? Слепое следование моде всегда было признаком дурного вкуса. Мне кажется, что не надо опережать события. Филогенетические связи, по мере увеличения числа секвенированных генов, будут уточняться, а, возможно, и меняться. Поэтому для прикладных работ следует сохранить традиционные названия (указывая в скобках телеоморфу, если она обнаружена), тем более что ботанический кодекс номенклатуры позволяет это делать.

Заключение

В заключение — несколько цитат.

В 1898 г. через 40 лет после выхода знаменитой книги Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» известный миколог У.Г. Фарлоу написал по поводу этого юбилея: «Теоретические исследования, связанные с эволюцией грибов оказались значительно менее важными, чем их использование. Хотя генеалогические деревья появляются иногда в ботанических журналах, они затмеваются статьями, в которых вопросы эволюции рассмотрены с позиций цитологии, физиологии, жизненных циклов» (цит. Glawe, 2003). Приводя эту цитату, Главе полагает, что современный взрыв энтузиазма к филогенетическим исследованиям — это эхо описанного Фарлоу взрыва, возникшему после появления книги Дарвина, и, как и прежде, появившийся взрыв интереса к филогении будет преодолен теми же интересами к цитологии, жизненным циклам и физиологии. Думаю, автор ошибается, ибо за 150 лет после выхода книги Дарвина ситуация в биологии существенно изменилась. Дарвин предложил идею происхождения и эволюции видов, но в то время не было практически никаких иных методов определения генетических связей между видами, кроме морфологического сходства. Поэтому построение генеалогических деревьев было умозрительным, во многом спекулятивным занятием, не способным удовлетворить пытливые умы. Вот несколько высказываний на этот счет:

«Филогения, т.е. реконструкция того, что имело место в прошлом, не является наукой, а представляет собой продукт спекулятивной фантазии, которая может иметь под собой реальную основу, но практически не может быть проверена, из-за невозможности картин прошлого. Те, которые знают, что я посветил значительную часть моей жизни изучению филогении растительного царства, понимают, что не так легко было написать эти строки: никто не хочет разрушать его

собственные построения». Эти горькие строки написал знаменитый ботаник Ян Паулюс Лотси (Lotsi, 1916). А вот язвительное высказывание одного из основателей генетики Бэтсона «Легко себе представить, как человек произошел из амебы, но мы никак не можем составить правильное представление о том, как эволюционировали *Veronica agrostis* и *Veronica polita* — либо одна произошла из другой, либо обе из какой-то простой формы. У нас нет также ни малейшей догадки, каким путем «Светлый Виандот» произошел от банкивских кур и вряд ли мы можем поверить, что это имело место в действительности». В. Бэтсон “Problems of Genetics”, p. 97 (цит. Вавилов, 1918, цит. по 1986).

Наконец, высказывание классика биологии А.А. Любищева (1966, цит. по 1982): «Целесообразно излагать отдельно фрагменты филогении, а системы строить «типологически», до тех пор, пока не будет выработана методика филогенетической систематики... Пока перспективы в этом отношении настолько неутешительны, что один из ревностных защитников филогенетической систематики С.Г. Кирьяков приходит к весьма неутешительному выводу, что единственная строго объективная, строго научная система не реализуема на практике».

Положение изменилось после того, как:

1. Систематики стали использовать для построения эволюционных деревьев методы *кладистики*, в которых на смену интуитивного сравнительного анализа таксономически значимых признаков, пришли математические методы определения предковых и производных форм, расчета мест ветвления дерева и длины его ветвей (Hennig, 1966; Шаталкин, 1988).

2. На смену анализа фенотипических признаков сравниваемых организмов пришел анализ кодирующих молекул — ДНК и РНК. Возникла принципиально новая наука *геномика*, которая произвела переворот в основных принципах биологической методологии (Антонов, 2000).

Поскольку молекулярная биология — наиболее быстро развивающаяся отрасль биологии — идейно, методически и инструментально, — она являет собой все новые возможности решения различных проблем, связанных, в том числе, с систематикой и филогенией. Поэтому интерес к ней не угаснет в обозримое время. Надо только понимать, что она не может решить все проблемы и должна быть увязана с иными, более традиционными направлениями. Перефразируя высказывание самого афористичного физика Л.А. Арцимовича о теоретической физике, можно применить это высказывание и к молекулярной биологии: «Экспериментатор (в данном контексте — систематик) должен относиться к теории (в нашем случае — к молекулярной биологии), как к хорошенькой женщине: с благодарностью принимать то, что она ему дает, но не доверять ей безрассудно».

Список литературы

- Антонов А.С. (2000) Основы геносистематики высших растений. МАИК, М.
- Вавилов Н.И. (1986) Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. В кн. «Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям». Наука, М, 133 – 314.
- Великанов Л.Л., Сидорова И.И. (1988) Экологические проблемы защиты растений от болезней. *Итоги науки и техники. ВИНТИ*, Т. 6, с. 143.
- Воробьева Ю.В., Гринев В.В. (1983) Генетика фитофторозов грибов. Сообщ. 2, *Генетика*, 19, 1786 – 1789.
- Дарага А.В., Дьяков Ю.Т. (1989) Внутриклональная изменчивость природных штаммов *Pyricularia oryzae*. *Микол. фитопатол.*, 23, 138 – 143.
- Дарвин Ч. (1991) Происхождение видов путем естественного отбора. Наука, Л.
- Дьяков Ю.Т. (1992) Жизненные стратегии фитопатогенных грибов и их эволюция. *Микол. и фитопатол.*, 26 (4), 309 – 318.
- Дьяков Ю.Т. (1998) Популяционная биология фитопатогенных грибов. Муравей, М.
- Дьяков Ю.Т. (2003) Структура комплексных видов базидиальных грибов. В «Новое в систематике и номенклатуре грибов» (Ред. Ю.Т. Дьяков и Ю.В. Сергеев.). М, 382 – 401.
- Заварзин Г.А. (2011) Естественные классификации бактерий. В кн. «Какосфера». М, 425 – 459.
- История Европы. Т.1. 1988, Т. 2. 1992. М. «Наука».
- Калакуцкий Л.В., Красильников Н.А. (1965) О систематическом положении лучистых грибов среди низших организмов. В кн. «Биология отдельных групп актиномицетов». Т. 3, 13 – 27.
- Любищев А.А. (1982) Систематика и эволюция. В кн. «А.А. Любищев. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов». Наука, М, 67 – 82.
- Марков А.В. (2011) Эволюция человека. Книга первая: обезьяны, кости и гены. Corpus, М.
- Майр Э. (1974) Популяции, виды и эволюция. Мир, М.
- Наумов Г.И. (1978) Генетическая концепция рода у грибов. *Докл. АН СССР*, 241, 952 – 954.

- Радзиевская М.Г.** (1986) Биологическая концепция вида у гименомицетов: род *Armillaria*. В кн. «Проблемы вида и рода у грибов» (ред. Э.Х. Пармасто), Таллин, 139 – 148.
- Радзиевская М.Г., Дьяков Ю.Т.** (1987) Генетическая структура комплекса *Armillaria* (опенок осенний) на территории Советского Союза. *Докл. АН СССР*, 292 (6), 1489 – 1491.
- Сидорова И.И., Великанов Л.Л.** (2000) Биологически активные вещества агариковых базидиомицетов и их возможная роль в регуляции структуры мико- и микробиоты почв лесных экосистем. *Микол. и фитопатол.*, 34, 10 – 16.
- Шаталкин А.И.** (1988) Биологическая систематика. МГУ, М.
- Шнырева А.В.** (2005) Популяционная биология грибов с гаплоидным и гапло-дикариотическим жизненными циклами. Автореф. докт. дисс., МГУ, М.
- Andersen J.B., Ullrich R.C.** (1979) Biological species of *Armillaria mellea* in North America. *Mycologia*, 71, 402 – 414.
- Andrews J.H.** (1984) Life history strategies of plant parasites. *Adv. Plant. Pathol.*, 2, 105 – 130.
- Blackwell M.** (2011) The fungi: 1, 2, 3... 5,1 million species? *Amer. J. Bot.*, 98, 426 – 438.
- Brasier C.M., Mehrotra M.D.** (1995) *Ophiostomayes himalai-ulmi* sp. nov., a new species of Dutch elm disease fungus endemic to the Himalayas. *Mycol. Res.*, 99, 205 – 215.
- Brasier, C.M., Rose, J., Gibbs, J.M.** (1995) An unusual *Phytophthora* associated with widespread alder mortality in Britain. *Plant Pathology*, 44, 999 – 1007.
- Brasier C.M., Cooke D.E.L., Duncan J.M.** (1999) Origin of a new *Phytophthora* pathogen through interspecific hybridization. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96, 5878 – 5883.
- Brasier, C.M., Kirk, S.A., Delcan, J., Cooke, D.E.L., Jung, T., Man in't Veld, W.A.** (2004) *Phytophthora alni* sp. nov. and its variants: Designation of emerging heteroploid hybrid pathogens spreading on *Alnus* trees. *Mycol. Res.*, 108, 1172 – 1184.
- Christensen A.A., Bruehl G.W.** (1979) Hybridization of *Typhula ishikariensis* and *T. idahoensis*. *Phytopathology*, 69, 263 – 266.
- Cotter R.U., Roberts B.J.** (1963) A synthetic hybrid of two varieties of *Puccinia graminis*. *Phytopathology*, 53, 344 – 346.
- Dubcovsky J., Dvorak J.** (2007) Genome plasticity a key factor in the success of polyploidy wheat under domestication. *Science*, 316, 1862 – 1866.
- Érsek T., Nagy Z.A.** (2008) Species hybrids in the genus *Phytophthora* with emphasis on the alder pathogen *Phytophthora alni*: a review. *Eur. J. Plant Pathol.*, 122, 31 – 39.
- Fischer G.W.** (1951) Induced hybridization in colour smut fungi. I. *Ustilago hordei* × *U. bullata*. *Phytopathology*, 41, 839 – 853.
- Gibson A.K., Retregier G., Hood M.E., Giraud T.** (2014) Performance of hybrid fungal pathogen on pure species and hybrid host plants. *Int. J. Plant Sci.*, 175, 724 – 730.
- Gladieux P., Zhang X.-G., Afoufa-Bastien D., Sanhueza R.-M.V., Sbadhi M., Le Cam B.** (2008) On the origin and spread of the scab disease of apple: out of central Asia. *PLoS ONE*, 3 (1), E1455. DOI: 10371/.
- Glawe D.A.** (2003) Much more than phylogenesis: A utilitarian view of the taxonomy of plant pathogenic fungi. *APS Net Featury On line*, DOI 1094/AP Snel Feature, 2002 – 0902.
- Goetzee M.P.A., Bloomer P., Wingfield B.D., Wingfield M.J.** (2011) Paleogene radiation of a plant pathogenic mushroom. *PLoS ONE*, DOI: 10.1371.
- Goetzee M.P.A., Wingfield B.D., Bloomer P., Ridley C.S., Wingfield M.J.** (2003) Molecular identification and phylogeny of *Armillaria* isolates from South America and Indo-Malaysia. *Mycologia*, 95, 285 – 293.
- Goetzee M.P.A., Wingfield B.D., Harrington T.C., Dales D., Countinho T.A., Wingfield M.J.** (2000) Geographic diversity of *Armillaria mellea* sensu lato based on phylogenetic analysis. *Mycologia*, 92, 105 – 113.
- Goodwin, S.B., Fry, W.E.** (1994) Genetic analysis of interspecific hybrids between *Phytophthora infestans* and *Phytophthora mirabilis*. *Exp. Mycol.*, 18, 20 – 32.
- Goodwin S.B., Levy M., Cavaletto J.R., Tian Y.** (2003) Multi-gene phylogenies reveal taxonomic confusion in the genus *Magnoportha*. *XXII Fungal Genet. Conf.*, P. 146.
- Gregory S.C.** (1989) *Armillaria* species in Northern Britain. *Plant Pathol.*, 8, 93 – 97.
- Guarro J., Gene J., Stchigel A.M.** (1999) Developments in fungal taxonomy. *Clinic. Microbiol. Rev.*, 12, 454 – 500.
- Gubler W.D., Grogon R.G.** (1976) *Fusarium* wilt of muckmelon in the San Voaquin valley of California. *Plant. Dis. Rep.*, 60, 742 – 744.
- Gullaumin J.J., Lung B., Romagnesi M. et al.** (1985) Armillaries du groupe mellea. Consequences phytopathologiques. *Eur. J. Forest Pathol.*, 21, 268 – 277.
- Harrington T.C., Rizzo D.M.** (1993) Defining species in the fungi. In “Structure and Dynamics of fungal populations”. Kluwer Press. 43 – 71.
- Hennig W.** (1966) Phylogenetic systematics. Urbana. Univ. Illinois Pr.
- Köljalg U., Nilsson R.H., Abarenkov K., Tedersoo L., Taylor A.F.S. [and 37 others].** (2013) Towards a united paradigm for sequence-based identification of fungi. *Mol. Ecol.*, 22, 5271 – 5277.
- Korhonen K.** (1978) Intersterility and clonal size in the *Armillaria* complex. *Karstemia*, 18, 31 – 42.
- Korhonen K.** (1987) Breeding units in the forest pathogens *Armillaria* and *Heterobasidium*. In “Evolutionary Biology of Fungi” (eds. A.D.M. Rayner and C.M. Brasier). Cambrige Univ. Pr. 301 – 310.
- Lotsi J.P.** (1916) Evolution by mean hybridization. p. 140.
- Money N.P.** (2013) Against the naming of fungi. *Fungal Biol.*, 117, 63 – 65.
- Nelson R.R.** (1963) Interspecific hybrids in the fungi. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 17, 31 – 48.

- Newcomb G., Stirling B., McDonald S., Vradshaw H.D.** (2000) *Melampsora x columbiana*, a natural hybrid of *M. medusa* and *M. occidentalis*. *Mycol. Res.*, 104, 261 – 274.
- Salech D., Milazzo Y., Adreit H., Foureuier E., Tharraeau D.** (2014) South-Asia is the center of origin, diversity and dispersion of the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *New. Phytologist*, 201, 1440 – 1456.
- Stukenbrock E.H., Banke S., Javan-Nikhah M., McDonald B.A.** (2007) Origin and domestication of the fungal pathogen *Mycosphaerella graminicola*. *Molec. Biol. Evolut.*, 24, 398 – 411.
- Stukenbrock E., McDonald B.A.** (2008) The origins of plant pathogen in agro-ecosystems. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 46, 75 – 100.
- Szabó, I., Nagy, Z., Bakonyi, J., Érsek, T.** (2000) First report of *Phytophthora* root and collar rot of alder in Hungary. *Plant Disease*, 84, 1251.
- Taylor J.W., Hibbett D.S.** (2014) Toward sequence-based classification of fungal species. In “The 10th Internat. Mycol. Congr.”, Bangkok, Thailand, V. 4, 33 – 34.
- Taylor, J.W., Jacobson, D.J., Kroken, S., Kasuga, T., Geiser, D.M., Hibbett, D.S., Fisher, M.C.** (2000) Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal Genet. Biol.*, 31, 21 – 32.
- Zaffarano P.L., McDonald B.A., Kinde C.C.** (2008) Rapid speciation following recent host shifts in the plant pathogenic fungus *Rhynchosprium*. *Evolution*, 62, 1418 – 1436.

Проблема скрытого разнообразия миксомицетов (Myxomycetes = Myxogastria): таксономический и экологический аспекты

Ю.К. Новожилов

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

YNovozhilov@binran.ru

Amoebozoa одна из наиболее многочисленных групп почвенных эукариот (Ulrich et al., 2008). Среди них выделяются миксомицеты (*Myxomycetes* = *Myxogastria*), насчитывающие около 950 морфовидов (Martin and Alexopoulos, 1969; Schnittler et al., 2012). Они могут образовывать плодовые тела (спорокарпы), которые часто хорошо заметны в природе и обладают разнообразными морфологическими признаками. Не удивительно, что эти грибообразные протисты стали известны значительно раньше, чем другие группы протистов (Linnaeus, 1753; Pancovius, 1656). Первоначально их относили к настоящим грибам из-за сходства спорокарпов многих видов с плодовыми телами некоторых гастеромицетов.

Это одна из наиболее древних групп амeboидных организмов, возникшая, видимо, до появления наземных растений (Fitz-Palacios et al., 2013). В последних филогенетических схемах их помещают в основание клады эукариот (Adl, 2012; Baldauf, 2003; Baldauf and Doolittle, 1997; Baldauf et al., 2000; Fiore-Donno et al., 2005). Однако палеонтологические находки плазмодияльных миксомицетов редки (Domke, 1952; Dörfelt et al., 2003; Waggoner and Poinar, 1992). Максимальный возраст ископаемых остатков спорокарпов не превышает 50 миллионов лет, некоторые образцы спор датируются Олигоценом и Плейстоценom (Graham, 1971).

Миксомицеты или миксогастриды в настоящее время рассматривают как отдельную филогенетическую линию в пределах *Amoebozoa* (Adl et al., 2012; Fiore-Donno et al., 2010; Ruggiero et al., 2015). Их подразделяют на пять порядков (*Echinosteliales*, *Liceales*, *Physarales*, *Stemonitales* и *Trichiales*), представители которых формируют споры внутри спорокарпов (Schnittler et al., 2012). Род *Ceratomyxa*, относится к сестринской группе (Fiore-Donno et al., 2010; Pawlowski and Burki, 2009) по отношению как к миксогастриевоым, так и диктиостелидам (*Dictyosteliomycetes*). Виды этого рода формируют споры экзогенно в отличие от миксогастриевоых. Эти три группы миксомицетов формируют единую монофилетическую кладу (Fiore-Donno et al., 2010). Что касается протостелиевых (*Protostelia*), то они распределены в семи кладах амeboидных протистов и считаются полифилитичным таксоном (Shadwick et al., 2009).

Жизненный цикл миксогастриевоых миксомицетов уникален и включает как микроскопические (миксамебы, зооспоры, споры и микроцисты), так и макроскопические формы (многоядерный плазмодий, спорокарпы и склероции). Споры служат главным образом для расселения вида. У многих видов этот тип пропагул может переносить длительное высушивание и низкие температуры. Размер спор варьирует от 5 до 15 μm в диам., хотя большинство видов имеют споры около 10 μm в диам. Покоящиеся стадии (микроцисты и склероции) способны неоднократно прерывать и возобновлять жизненный цикл при неблагоприятных условиях. Из спор образуются двужгутиковые зооспоры или безжгутиковые амебы (миксамебы), которые могут активно питаться, расти и делиться, образуя часто значительные популяции в субстрате. Некоторые виды миксогастриевоых имеют гетероталлический, половой цикл с мейозом на стадии образования спор, некоторые обладают апомиктическим циклом развития без мейоза. В ряде случаев обе системы размножения существуют у одного и того же вида (Feng et al., 2016; Fiore-Donno et al., 2011). Слизевики — типичные фаготрофы, их трофические стадии (амебы, зооспоры, плазмодии) питаются различными микроорганизмами и участвуют в поддержании баланса между бактериальным и грибным процессом разложения органического вещества. Они могут быть очень многочисленны в почве и других субстратах (Madelin, 1984; Stephenson et al., 2011). Псевдоподии амев миксомицетов могут проникать через поры частиц почвы, где микроорганизмы часто недоступны для других простейших (Ekelund and Ronn, 1994). Принятая концепция вида в

отношении миксомицетов до сих пор почти полностью основана на морфологических признаках спорокарпов и спор (Clark and Haskins, 2014). Спорокарпы можно высушить и хранить длительное время в гербарии, как обычные микологические или ботанические образцы. Эти структуры являются основной единицей при оценке видового богатства, таксономического и экологического разнообразия миксомицетов, поскольку их можно достаточно легко выявлять, определять и подсчитывать. Соответственно данные об экологии и распространении этих организмов базируются на регистрации спорокарпов непосредственно в природе или путем изоляции на субстратах во влажных камерах, реже на агаровых средах в лаборатории (Novozhilov et al., 2017b; Новожилов, 1993; Новожилов и Гудков, 2000). В отличие от других амебоидных протистов, эти особенности позволяют относительно легко накапливать базы данных о распространении и экологии миксомицетов, например: The Emecetozoans Project (<http://slimemold.uark.edu/>) и Global Diversity Information Facility (www.gbif.org/).

Однако в исследованиях миксомицетов, проводившихся в последнее время с применением методов прогностической оценки альфа-разнообразия, а также молекулярно-генетических методов, была отмечена значительная недооценка видового богатства (Novozhilov et al., 2013b, 2017a, d). Это связано как с ограничениями методов выявления миксомицетов в природе, так и с особенностями их биологии. Наряду с почвой миксомицеты обитают в других природных субстратах, таких как: листовая подстилка, выветрившейся помет растительноядных животных, наземный древесный детрит, кора живых деревьев, соцветия тропических трав, воздушный древесный и листовой опад и т.д. Их субстратные группировки изучены в разной степени и требуют различных подходов и методов исследования (Novozhilov et al., 2017b; Новожилов, 1993). Например, спорокарпы кортикулоидных видов, обитающих в складках коры древесных растений и лиан, например, *Protophysarum phloiogenum*, плохо заметны в природе. Однако они относительно легко выявляются во влажных камерах, где обычно появляются на 5 – 6 день и хорошо заметны под биноклем. Для выявления копрофильных видов также необходим метод влажных камер, однако их плазмодии переходят к спороношению обычно только через 2 – 3 месяца. С другой стороны виды, живущие в древесном детрите, очень редко формируют плодовые тела во влажных камерах, и обычно легко регистрируются в природе, как например *Hemitrichia serpula* (Novozhilov et al., 2017d). Соответственно данные об экологии и распространении этих организмов базируются на регистрации спорокарпов непосредственно в природе или путем изоляции на субстратах во влажных камерах, реже на агаровых средах в лаборатории (Novozhilov et al., 2017b; Новожилов, 1993; Новожилов and Гудков, 2000). Очевидно, изучая экологическое и таксономическое разнообразие миксомицетов на основе регистрации спорокарпов, мы имеем дело лишь с «вершиной айсберга». Это особенно справедливо в отношении миксомицетов, обитающих в почве и листовой подстилке (Fiore-Donno et al., 2016; Stephenson et al., 2011).

В ранних работах, основанных на подсчете амеб и плазмодиев в агаровых культурах, была отмечена их исключительно высокая плотность в верхних горизонтах некоторых типов почв в умеренном климате (Feest, 1985, 1986, 1987, 1988; Feest and Campbell, 1986; Feest and Madelin, 1985, 1988; Feest and Stephenson, 2014; Kamono et al., 2013; Murray et al., 1985). Было показано, что миксомицеты значительно чаще встречаются в почвах травянистых растительных сообществ, чем в лесных почвах. Однако метод изоляции миксомицетов на агаровых средах в культурах давал явно завышенные результаты в отношении видов порядка Physarales, которые наиболее легко культивируются на агаровых средах в лаборатории. Кроме того, значительная часть изолятов плазмодиев и амеб не образовывала спорокарпов, что делало невозможным их определение до вида традиционными морфологическими методами.

Исследования биологического разнообразия почв, проводимые с помощью метагеномного анализа, выявили большое число неизвестных операционных таксономических единиц протистов (OTUs), которые пока с трудом поддаются традиционной таксономической интерпретации (Pawlowski et al., 2012). Новая эра исследования скрытого разнообразия грибов и протистов в различных экосистемах началась в начале нашего века. Первые молекулярно-филогенетические исследования миксомицетов (Fiore-Donno et al., 2005, 2008, 2010, 2012, 2013) не только проявили противоречия в существующей таксономической системе, основанной на морфологических

признаках, но также подтолкнули к разработке методов баркодинга (ДНК штрихкодирования) и оценке возможностей использования различных маркерных генов для этих целей (Schnittler et al., 2017). Анализ биоты почв, проведенный на очень большом сравнительном материале методами метатранскриптомики (анализ РНК в образце на основе комплементарной ДНК, получаемой при помощи обратной транскрипции) показал, что миксомицеты представляют около 25 % от общего разнообразия протистов в одном образце почвы (Urich et al., 2008). Напротив, при использовании методов метагеномики миксомицеты практически не выявлялись в образцах почвы (Lesaulnier et al., 2008). Это противоречие недавно нашло свое объяснение и разрешение (Kamono et al., 2013). Авторы считают, что первые неудачные попытки выявления миксомицетов в образцах почв методами метагеномики связаны в значительном различии последовательностей гена малой рибосомной субъединицы (SSU) у разных видов, в том числе по длине (Fiore-Donno et al., 2008, 2010).

Как и в отношении других протистов, ген 18S рРНК (SSU), обычно мультикопийный (Torres-Machorro et al., 2010) и является хорошим кандидатом для баркодинга у миксомицетов. Первые результаты по использованию ДНК штрихкодирования темно-споровых миксомицетов (Aguilar et al., 2014; Novozhilov et al., 2013b) показали, что маркерные последовательности гена 18S рРНК (SSU) хорошо выявляют почти все изученные морфовиды, однако многие из них включают по несколько генотипов («риботипов»). Этот ядерный маркер представлен у миксомицетов, как и у многих других эукариот, сотнями экстрахромосомными (минихромосомами) копиями (Johansen et al., 1992; Torres-Machorro et al., 2010). Это значительно облегчает амплификацию ДНК и получение последовательностей даже из небольшого количества материала (спорокарпов или спор). Молекулярный баркодинг основанный на этом маркере широко используется в отношении других простейших (Guillou et al., 2013). Несмотря на то, что это мультикопийный ген, его последовательности обычно гомогенны, поскольку один из родительских генотипов обычно элиминируется при образовании плазмодия (Ferris et al., 1983). Хотя известны отдельные исключения, например Feng and Schnittler (2015) зарегистрировали одну гетерогенную последовательность среди изученных 198 изолятов *Trichia varia*; среди 135 изученных образцов *Hemitrichia serpulula* было обнаружено три гетерогенных изолята (Dagamac et al., 2017). Следует отметить, что универсальные для других Амoebozoa праймеры не подходят для миксомицетов даже для консервативных участков гена SSU. Кроме того, ген SSU содержит большое число интронов различной длины, которые могут занимать до 70 % всей последовательности (Feng et al., 2015, 2016; Wikmark et al., 2007a, b). В связи с этим значительные усилия были потрачены в последнее время на дизайн соответствующих праймеров (Fiore-Donno et al., 2005; Martin et al., 2003). В результате была показана перспективность использования для этих целей маркерной последовательности первой части гена SSU (около 600 пн), свободной от интронов. Для темноспоровых миксомицетов данный ген относительно легко идентифицируется по уникальной подписи в его начале TCTCTCT (Kamono et al., 2013; Pawlowski et al., 2012).

Как и у других групп протистов, среди миксомицетов можно ожидать выявление большого числа криптических видов. Практически для всех морфовидов, изученных с использованием данного маркера, пропорция генотипов, выявляемых в пределах одного морфовида, варьировала между 1 : 5 и 1 : 25 (Schnittler et al., 2017). Это было также показано в работах с использованием других маркеров (*tefl-α* и COI), например в отношении *Trichia varia* (Feng and Schnittler, 2015), *Meriderma* spp. (Feng et al., 2016) и *Hemitrichia serpulula* (Dagamac et al., 2017).

Следует подчеркнуть, что ген *tefl-α* также достаточно вариабелен и пригоден для выявления морфовидов (Novozhilov et al., 2013a). К настоящему времени для примерно 50 морфовидов известны его последовательности. Этот протеин кодирующий ген у миксомицетов представлен в виде одной копии (Baldauf and Doolittle, 1997). Однако для него довольно трудно подобрать специфические праймеры для светло- и темно-споровых миксомицетов (Fiore-Donno et al., 2005; Fiore-Donno et al., 2013). Интрон, расположенный в первой части гена, может сильно варьировать по длине, например от 40 оснований у *Trichia alpina* до 719 у *Lycogala epidendrum* (Fiore-Donno et al., 2013), и может быть использован для анализа внутривидового разнообразия (Schnittler et al., 2017).

Ген 1-й субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы (COI) относится к менее вариабельным, и широко используется в филогении протистов. Крайне необходима дальнейшая проверка пригодности этого маркера в отношении разных групп миксомицетов (Liu et al., 2015).

Кроме перечисленных маркерных генов при изучении видов рода *Fuligo* были использованы внутренний транскрибируемый спейсер (ITS) гена рибосомной РНК и короткий участок (около 250 пн) митохондриального гена 16s рРНК (Hoppe, 2013). Однако в отношении этих двух маркеров данных еще недостаточно, чтобы судить о возможностях их использования для баркодинга миксомицетов.

Известно, что многие обычные и широко распространенные виды на самом деле представляют комплексы географически ограниченных апомиктических клонов (Clark and Haskins, 2010; Fiore-Donno et al., 2011). Некоторые из них найдены в особых местообитаниях (например, отмирающие соцветия гигантских тропических трав). Эти клоны адаптированы к определенным микростообитаниям, и их спорокарпы отличаются по ряду признаков (например, цвет и размер) от спорокарпов этих же видов из типичных местообитаний. Около 50 % всех видов миксомицетов известно только из типовых местообитаний или менее чем из 5 мест. Весьма вероятно, что многие из таких «видов» представляют только морфологически отличные формы одного вида, приуроченные к особым местообитаниям. Примером является, *Physarum notabile*, один из хорошо известных обитателей крупных древесных остатков в умеренных и таежных лесах. Спорокарпы изолятов этого морфовида из пустынь Евразии, прохладных пустынь Великого Бассейна в США и теплых пустынь Омана имеют значительное разнообразие форм ножки и споротеки, а также их пропорции, распределения извести в структурах спорокарпа и т.д. Эти признаки плохо согласуются с характеристиками спорокарпов *Ph. notabile* из лесных районов с умеренным и холодным климатом. Комплексный морфологический и молекулярный анализ изолятов *Ph. notabile* из аридных районов позволил отделить их в качестве нового для науки вида — *Ph. pseudonotabile*. Филогенетический анализ на основе генов 18S рРНК и *tef1* показал генетическую гетерогенность и полифилетичность видового комплекса *Ph. notabile* в рамках порядка *Physarales* (Novozhilov et al., 2013a).

Как было упомянуто, в таксономии миксомицетов учитывают преимущественно морфологические признаки спорокарпов, однако возможно имеются местообитания, где миксомицеты существуют только в форме популяций амёб или плазмодиев и не формируют спорокарпы, что препятствует выявлению таксономического и экологического разнообразия. Использование молекулярно-генетических методов — один из способов выявления «скрытых» популяций, что крайне важно для анализа видовых ареалов миксомицетов (Kamono and Fukui, 2006; Kamono et al., 2009a, b; Kamono et al., 2013). В частности это было показано в отношении нивальных миксомицетов, особой группы, обитающей в почве и формирующей спорокарпы на границе с тающим снегом. Эти виды спороносят весной преимущественно в субальпийском и альпийском поясе, характеризующимся длительным сохранением снежников при довольно высоких дневных температурах воздуха (Ronikier and Ronikier, 2009; Schnittler et al., 2015). Однако изредка они регистрируются и в равнинных таежных ландшафтах (Erastova et al., 2017). В результате метагеномных исследований почвы, проведенных в равнинных районах Германии (Fiore-Donno et al., 2016) и северо-запада России (Shchepin et al., 2016), были выявлены последовательности гена 18S рРНК нескольких видов темно-споровых миксомицетов. Следует подчеркнуть, что спорокарпы этих видов там ранее не обнаруживались, несмотря на интенсивные исследования. Таким образом, мы можем ожидать, что вид миксомицетов может часто иметь значительно больший ареал, чем это следует из регистрации его спорокарпов в природе.

В настоящее время сосуществуют две концепции вида миксомицетов: морфологическая и биологическая. Как было отмечено выше, до сих пор преобладает первая. Этот подход активно используется в таксономических и эколого-географических исследованиях.

Однако возможен и другой подход. Часто один и тот же морфовид включает половые линии и бесполое клоны, поскольку многие изоляты это гомоталлические апомикты (Feng et al., 2016; Walker and Stephenson, 2016). В этой связи делаются попытки выявления репродуктивной изоляции на основе анализа совместимости их амёб и зооспор при скрещивании. В основе этих

исследований лежит концепция «биологического вида» (Mallet, 2007). Большая часть этих работ проведена на видах порядка Physarales (Clark, 2000; Clark et al., 2004; Clark and Stephenson, 2000; Collins, 1979; ElHage et al., 2000). Однако использование биологической концепции вида, наталкивается на ряд препятствий. Во-первых, для проверки способности к скрещиванию необходимы стерильные моноспоровые культуры на агаре. Крайне важно, чтобы культуры могли проходить полный жизненный цикл от споры до споры (спорокарпов). Это ограничивает круг проверяемых морфовидов, поскольку попытки получить спорокарпы в моноспоровых культурах многих морфовидов оказались неуспешными (Haskins and Basanta, 2008). Во-вторых, этот метод трудоемок и редко применяется на практике.

Таким образом, морфологическая концепция вида миксомицетов относительно хорошо применима для практической таксономии, однако имеет ограниченные возможности для разграничения биологических видов и плохо подходит для выявления «скрытого разнообразия» в пределах морфовидов. Биологическая концепция, лучше учитывает особенности биологии миксомицетов, но с трудом применима на практике. Видимо использование молекулярных маркеров может помочь взаимодействию этих двух концепций. Однако, несмотря на то, что маркеры могут быть эффективным инструментом для проверки той или иной концепции вида, они вряд ли могут освободить исследователя от работы по изучению биологии и особенностей этой удивительно разнообразной группы организмов.

Очевидно, что главная причина скрытого разнообразия миксомицетов связана с наличием популяций амёб и плазмодиев, которые могут длительное время существовать в природе, не формируя плодовые тела, а также форм, у которых эта способность полностью утрачена. Мы не можем исключить возможности, что такие популяции могут существовать в природе длительное время, несмотря на потерю способности формировать споры и распространяться на дальние расстояния. Это, несомненно, препятствует выявлению таксономического и экологического разнообразия миксомицетов на основе регистрации спорокарпов и требует использования комбинации традиционных методов выявления видов (Haskins and Basanta, 2008) и молекулярно-генетических методов метагеномики (Clissmann et al., 2015; Fiore-Donno et al., 2016; Kamono et al., 2013; Ko Ko et al., 2009; Schnittler et al., 2017; Новожилов et al., 2016). Современное состояние развития этой молодой науки характеризуется активным накоплением первичных данных и созданием баз данных (Baas and Richard, 2011; Bik et al., 2012; Buée et al., 2009; Coissac et al., 2016; Lindgreen et al., 2016; Nguyen et al., 2016; Pawlowski et al., 2012; Schmidt et al., 2013; Shokralla et al., 2012; Tedersoo et al., 2014; Xu, 2016; Yang et al., 2014). Миксомицеты не являются исключением. Из-за неполноты баз данных крайне актуальным является получение референсных последовательностей маркерных генов морфовидов и создание их электронных библиотек.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 15-29-02622 офи-м.

Список литературы

- Новожилов Ю.К. (1993) Определитель грибов России. Отдел Слизевики. Вып. 1. Класс Миксомицеты, Наука, С-П.
- Новожилов Ю.К., Гудков А.В. (2000) Mycetozoa, В кн.: *Протисты* (ред. С.А. Карпов), Наука, С-П, 417 – 450.
- Новожилов Ю.К., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Щепин О.Н., Азаров Д.В., Змитрович И.В., Волобуев С.В., Коваленко А.Е. (2016) Скрытое разнообразие грибов и грибообразных протистов в природных экосистемах: проблемы и перспективы. *Биосфера* 8 (2): 202 – 215.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukeš J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., le Gall L., Lynn D.H., McManus H., Mitchell E.A.D., Mozley-Stanridge S.E., Parfrey L.W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L.L., Schoch C.L., Smirnov A., Spiegel F.W. (2012) The revised classification of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 59 (5): 429 – 514.
- Aguilar M., Fiore-Donno A.-M., Lado C., Cavalier-Smith T. (2014) Using environmental niche models to test the 'everything is everywhere' hypothesis for Badhamia. *ISME J.* 8 (4): 737 – 745.
- Baas D., Richard T.A. (2011) Three reasons to re-evaluate fungal diversity 'on Earth and in the ocean'. *Fung. Biol. Rev.* 25: 159 – 164.
- Baldauf S.L. (2003) The deep roots of Eukaryotes based on combined protein data. *Science* 300: 1703 – 1706.
- Baldauf S.L., Doolittle W.F. (1997) Origin and evolution of the slime molds (Mycetozoa). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 94 (22): 12007 – 12012.

- Baldauf S.L., Roger A.J., Wenk-Siefert I., Doolittle W.F. (2000) A kingdom-level phylogeny of eucaryotes based on combined protein data. *Science* 290: 972 – 977.
- Bik H.M., Porazinska D.L., Creer S., Caporaso J.G., Knight R., Caporaso J.G., Knight R., Kelley W., Thomas W.K. (2012) Sequencing our way towards understanding global eukaryotic biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 27: 233 – 243.
- Buée M., Reich M., Murat C., Morin E., Nilsson R.H., Uroz S., Martin F. (2009) 454 pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpected high fungal diversity. *New Phytol.* 184: 449 – 456.
- Clark J. (2000) The species problem in the *Myxomycetes*. *Stapfia* 73: 39 – 53.
- Clark J., Haskins E.F. (2010) Reproductive systems in the *Myxomycetes*: a review. *Mycosphere* 1 (4): 337 – 353.
- Clark J., Haskins E.F. (2014) Sporophore morphology and development in the myxomycetes: a review. *Mycosphere* 5 (1): 153 – 170.
- Clark J., Haskins E.F., Stephenson S.L. (2004) Culture and reproductive systems of 11 species of Mycetozoans. *Mycologia* 96 (1): 36 – 40.
- Clark J., Stephenson S.L. (2000) Biosystematics of the myxomycete *Physarum melleum*. *Nova Hedwigia* 71: 161 – 164.
- Clissmann F., Fiore-Donno A.M., Hoppe B., Krüger D., Kahl T., Unterseher M., Schnittler M. (2015) First insight into dead wood protistan diversity: a molecular sampling of bright-spored *Myxomycetes* (Amoebozoa, slime-moulds) in decaying beech logs. *FEMS Microbiol. Ecol.* 91: fiv050.
- Coissac E., Hollingsworth P.M., Lavergne S., Taberlet P. (2016) From barcodes to genomes: extending the concept of DNA barcoding. *Mol. Ecol.* 25: 1423 – 1428.
- Collins O.R. (1979) Myxomycete biosystematics: some recent developments and future research opportunities. *Bot. Rev.* 45: 145 – 201.
- Dagamac N.H.A., Rojas C., Novozhilov Y.K., Moreno G.H., Schlueter R., Schnittler M. (2017) Speciation in progress? A phylogeographic study among populations of *Hemitrichia serpula* (*Myxomycetes*). *PLoS ONE* 12 (4): e0174825.
- Domke W. (1952) Der erste sichere Fund eines Myxomyceten im Baltischen Bernstein (*Stemonitis splendens* Rost. fa. succini fa. nov. foss.). *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg.* 21: 154 – 161.
- Dörfelt H., Schmidt A.R., Ullmann P., Wunderlich J. (2003) The oldest fossil myxogastroid slime mould. *Mycol. Res.* 107: 123 – 126.
- Ekelund F., Ronn R. (1994) Notes on protozoa in agricultural soil with emphasis on heterotrophic flagellates and naked amoebae and their ecology. *FEMS Microbiol. Rev.* 15: 321 – 353.
- ElHage N., Little C., Clark J., Stephenson S.L. (2000) Biosystematics of *Didymium squamulosum* complex. *Mycologia* 92: 54 – 64.
- Erastova D.A., Novozhilov Y.K., Schnittler M. (2017) Nivicolous myxomycetes of the Khibiny Mountains, Kola Peninsula, Russia. *Nova Hedwigia* 104 (1 – 3): 85 – 110.
- Feest A. (1985) Numerical abundance of myxomycetes (myxogastrids) in soil in the West of England. *Microbial Ecol.* 31: 353 – 360.
- Feest A. (1986) Numbers of myxogastrids and other protozoa recovered from Bohemian soils. *Ekológia* 5: 125 – 133.
- Feest A. (1987) The quantitative ecology of soil mycetozoa. *Progr. Protistol.* 2: 331 – 361.
- Feest A. (1988) Seasonal population changes of myxomycetes and associated organisms in five non-woodland soils, and correlations between their numbers and soil characteristics. *FEMS Microbiol. Ecol.* 53 (3): 141 – 152.
- Feest A., Campbell, R. (1986) The microbiology of soil under successive wheat crops in relation to take-all disease. *Microbiol. Ecol.* 38: 99 – 111.
- Feest A., Madelin M.F. (1988) Seasonal population changes of myxomycetes and associated organisms in four woodland soils. *FEMS Microbiol. Ecol.* 53: 133 – 140.
- Feest A., Stephenson S.L. (2014) The response of myxogastrids to soil amendments. *Mycosphere*: 821 – 829.
- Feest A.M., Madelin M.F. (1985) A method for the enumeration of myxomycetes in soil and its application to a wide range of soils. *FEMS Microbiol. Lett.* 31 (2): 103 – 109.
- Feng Y., Klahr A., Janik P., Ronikier A., Hoppe T., Novozhilov Y.K., Schnittler M. (2016) What an intron may tell: several sexual biospecies coexist in *Meriderma* spp. (*Myxomycetes*). *Protist*: 234–253.
- Feng Y., Schnittler M. (2015) Sex or no sex? Group I introns and independent marker genes reveal the existence of three sexual but reproductively isolated biospecies in *Trichia varia* (*Myxomycetes*). *Organisms Diversity & Evolution* 15 (4): 631 – 650.
- Ferris P.J., Vogt V.M., Truitt C.L. (1983) Inheritance of extrachromosomal rDNA in *Physarum polycephalum*. *Mol. Cell. Biol.* 3 (4): 635 – 642.
- Fiore-Donno A.-M., Berney C., Pawlowski J., Baldauf S.L. (2005) Higher-order phylogeny of plasmodial slime molds (*Myxogastria*) based on elongation factor 1-A and small subunit rRNA gene sequences. *J. Eukaryot. Microbiol.* 52: 1 – 10.
- Fiore-Donno A.M., Clissmann F., Meyer M., Schnittler M., Cavalier-Smith T. (2013) Two-gene phylogeny of bright-spored *Myxomycetes* (Slime Moulds, superorder *Lucisporidia*). *PLoS ONE* 8 (5): e62586. doi:62510.61371/journal.pone.0062586.
- Fiore-Donno A.M., Kamono A., Meyer M., Schnittler M., Fukui M., Cavalier-Smith T. (2012) 18S rDNA phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (Stemonitales, Myxomycetes, Amoebozoa). *PLoS ONE* 7 (4): e35359. doi:35310.31371/journal.pone.0035359.
- Fiore-Donno A.M., Meyer M., Baldauf S.L., Pawlowski J. (2008) Evolution of dark-spored *Myxomycetes* (slime-molds): molecules versus morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* 46 (3): 878 – 889.
- Fiore-Donno A.M., Nikolaev S.I., Nelson M., Pawlowski J., Cavalier-Smith T., Baldauf S.L. (2010) Deep phylogeny and evolution of slime moulds (*Mycetozoa*). *Protist* 161 (1): 55 – 70.

- Fiore-Donno A.M., Novozhilov Y.K., Meyer M., Schnittler M.** (2011) Genetic Structure of two protist species (*Myxogastria*, *Amoebozoa*) suggests asexual reproduction in sexual amoebae. *PLoS ONE* 6 (8): e22872.
- Fiore-Donno A.M., Weinert J., Wubet T., Bonkowski M.** (2016) Metacommunity analysis of amoeboid protists in grassland soils. *Sci. Rep.* 6: 19068.
- Fiz-Palacios O., Romeralo M., Ahmadzadeh A., Weststrand S., Ahlberg P.E., Baldauf S.** (2013) Did terrestrial diversification of amoebas (*Amoebozoa*) occur in synchrony with land plants? *PLoS ONE* 8 (9): e74374.
- Global Diversity Information Facility:** <http://www.gbif.org/> (дата обращения – 15.05.2017).
- Graham A.** (1971) The role of Myxomyceta spores in palynology (with a brief note on the morphology of certain algal zygospores). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 11: 89.
- Guillou L., Bachar D., Audic S., Bass D., Berney C.** (2013) The protist ribosomal reference database (PR(2)): a catalog of unicellular eukaryote small sub-unit rRNA sequences with curated taxonomy. *Nucl. Acid. Res.* 41: D597 – D604.
- Haskins E.F., Basanta D.W.** (2008) Methods of agar culture of myxomycetes: an overview. *Rev. Mexic. Micol.* 27: 1 – 7.
- Hoppe T.** (2013) Molecular diversity of myxomycetes near Siegen (Germany). *Mycoscience* 54 (4): 309 – 313.
- Johansen S., Johansen T., Haugli F.B.** (1992) Extrachromosomal ribosomal DNA of *Didymium iridis*: sequence analysis of the large subunit ribosomal RNA gene and sub-telomeric region. *Curr. Genet.* 22: 305 – 312.
- Kamono A., Fukui M.** (2006) Rapid PCR-based method for detection and differentiation of *Didymiaceae* and *Physaraceae* (myxomycetes) in environmental samples. *J. Microbiol. Meth.* 67 (3): 496 – 506.
- Kamono A., Kojima H., Matsumoto J., Kawamura K., Fukui M.** (2009a) Airborne myxomycete spores: detection using molecular techniques. *Naturwissenschaften* 96 (1): 147 – 151.
- Kamono A., Matsumoto J., Kojima H., Fukui M.** (2009b) Characterization of myxomycete communities in soil by reverse transcription polymerase chain reaction (RT-PCR)-based method. *Soil Biol. Biochem.* 41 1324 – 1330.
- Kamono A., Meyer M., Cavalier-Smith T., Fukui M., Fiore-Donno A.-M.** (2013) Exploring slime mould diversity in high-altitude forests and grasslands by environmental RNA analysis. *FEMS Microbiol. Ecol.* 84: 98 – 109.
- Ko Ko T.W., Stephenson S.L., Jeewon R., Lumyong S., Hyde K.D.** (2009) Molecular diversity of myxomycetes associated with decaying wood and forest floor leaf litter. *Mycologia* 101 (5): 592 – 598.
- Lesaulnier C., Papamichail D., McCorkle S., Ollivier B., Skiena S., Taghavi S., Zak D., van der Lelie D.** (2008) Elevated atmospheric CO₂ affects soil microbial diversity associated with trembling aspen. *Env. Microbiol.* 10: 926 – 941.
- Lindgreen S., Adair K.L., Gardner P.P.** (2016) An evaluation of the accuracy and speed of metagenome analysis tools. *Sci. Rep.* 6: 19233.
- Linnaeus C.** (1753) Species plantarum. [A Facsimile of the first edition 1753, reprint 1959, Volume II, with an appendix to the Species plantarum of Carl Linnaeus by J.L. Heller and W.T. Stearn], Ray Society, London.
- Liu Q.S., Yan S.Z., Chen S.L.** (2015) Further resolving the phylogeny of *Myxogastria* (slime molds) based on COI and SSU rRNA genes. *Genetika* 51 (1): 46 – 53.
- Madelin M.F.** (1984) Myxomycete data of ecological significance. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 83 (1): 1 – 19.
- Mallet J.** (2007) Species, concepts of, In encyclopedia of biodiversity (S.A. Levin, ed.), Elsevier Inc., Oxford, 1 – 15.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J.** (1969) The Myxomycetes, Univ. of Iowa Press, Iowa City.
- Martin M.P., Lado C., Johansen S.** (2003) Primers are designed for amplification and direct sequencing of ITS region of rDNA from *Myxomycetes*. *Mycologia* 95 (3): 474 – 479.
- Murray P.M., Feest A.M., Madelin M.F.** (1985) The numbers of viable myxomycete cells in the alimentary tracts of earthworms and in earthworm casts. *Bot. J. Linn. Soc.* 91: 359 – 366.
- Nguyen N.H., Song Z., Bates S.T., Branco S., Tedersoo L., Menke J., Schilling J.S., Kennedy P.G.** (2016) FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fung. Ecol.* 20: 241 – 248.
- Novozhilov Y.K., Erastova D.A., Shchepin O.N., Schnittler M., Aleksandrova A.V., Popov E.S., Kuznetsov A.N.** (2017a) Myxomycetes associated with monsoon lowland tropical forests in southern Vietnam. *Nova Hedwigia* 104 (1 – 3): 143 – 182.
- Novozhilov Y.K., Okun M.V., Erastova D.A., Shchepin O.N., Zemlyanskaya I.V., Garcia-Carvajal E., Schnittler M.** (2013a) Description, culture and phylogenetic position of a new xerotolerant species of *Physarum*. *Mycologia* 105: 1535 – 1546.
- Novozhilov Y.K., Rollins A., Schnittler M.** (2017b) Chapter 8. Ecology and distribution of Myxomycetes. In: *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology* (C. Rojas & S.L. Stephenson, eds.), Elsevier (in press).
- Novozhilov Y.K., Schnittler M., Erastova D.A., Okun M.V., Schepin O.N., Heinrich E.** (2013b) Diversity of nivicolous myxomycetes of the Teberda State Biosphere Reserve (Northwestern Caucasus, Russia). *Fungal Diversity* 59 (1): 109 – 130.
- Novozhilov Y.K., Schnittler M., Erastova D.A., Shchepin O.N.** (2017d) Myxomycetes of the Sikhote-Alin State Nature Biosphere Reserve (Far East, Russia). *Nova Hedwigia* 104 (1 – 3): 183 – 209.
- Pancovius T.** (1656) Herbarium Portatile, oder behendes Kräuter und Gewächs-Buch, Christian Kirchners, Leipzig.
- Pawlowski J., Audic S., Adl S., Bass D., Belbahri L., Cédric Berney C., Bowser S.S., Cepicka I., Decelle J., Dunthorn M., Fiore-Donno A.-M., Gile G.H., Holzmann M., Jahn R., Jirků M., Keeling P.J., Kostka M., Kudryavtsev A., Lara E., Lukeš J., Mann D.J., Mitchell E.A.D., Nitsche F., Romeralo M., Saunders G.W., Simpson A.G.B., Smirnov A.V., Spouge J.L., Stern R.F., Stoeck T., Zimmermann J., Schindel D., de Vargas C.** (2012) CBOL Protist Working Group: Barcoding eukaryotic richness beyond the Animal, Plant, and Fungal Kingdoms. *PLoS Biol.* 10 (11): e1001419.
- Pawlowski J., Burki F.** (2009) Untangling the phylogeny of amoeboid protists. *J. Eukaryot. Microbiol.* 56 (1): 16 – 25.
- Ronikier A., Ronikier M.** (2009) How 'alpine' are nivicolous myxomycetes? A worldwide assessment of altitudinal distribution. *Mycologia* 101 (1): 1 – 16.

- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R.C., Cavalier-Smith T., Guiry M.D., Kirk P.M. (2015) A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE* 10 (4): e0119248.
- Schmidt P.-A., Balint M., Greshake B., Bandow C., Römbke J., Schmidt I. (2013) Illumina metabarcoding of a soil fungal community. *Soil Biol. Biochem.* 65: 128 – 132.
- Schnittler M., Erastova D.A., Shchepin O.N., Heinrich E., Novozhilov Y.K. (2015) Four years in the Caucasus — observations on the ecology of nivicolous myxomycetes. *Fungal Ecol.* 14: 105 – 115.
- Schnittler M., Novozhilov Y.K., Romeralo M., Brown M., Spiegel F.W. (2012) Fruit body-forming protists: Myxomycetes and Myxomycete-like organisms (Acrasia, Eumycetozoa), In: *Engler's Syllabus of Plant Families, Part 1/1. Blue-green Algae, Myxomycetes and Myxomycete-like organisms, phytoparasitic protists, heterotrophic Heterokontobionta and Fungi* (W. Frey, ed.), Bornträger, Stuttgart.
- Schnittler M., Shchepin O.N., Dagamac N.H.A., Borg Dahl M., Novozhilov Y.K. (2017) Barcoding myxomycetes with molecular markers: challenges and opportunities. *Nova Hedwigia* 104 (1 – 3): 323 – 341.
- Shchepin O.N., Novozhilov Y.K., Schnittler M. (2016) Disentangling the taxonomic structure of the *Lepidoderma chailletii-carestianum* species complex (*Myxogastria, Amoebozoa*): genetic and morphological aspects. *Protistology* 10 (4): 117 – 129.
- Shokralla S., Spall J.L., Gibson J.F., Hajibabaei M. (2012) Next-generation sequencing technologies for environmental DNA research. *Mol. Ecol.* 21: 1794 – 1805.
- Stephenson S.L., Fiore-Donno A.M., Schnittler M. (2011) Myxomycetes in soil. *Soil Biol. Biochem.* 43: 2237 – 2242.
- Tedersoo L., Bahram M., Põlme S., Kõljalg U., Yorou N.S., Wijesundera R., Ruiz L.V., Vasco-Palacios A.M., Thu P.Q., Suija A., Smith M.E., Sharp C., Saluveer E., Saitta A., Rosas M., Riit T., Ratkowsky D., Pritsch K., Põldmaa K., Piepenbring M., Phosri C., Peterson M., Parts K., Pärtel K., Otsing E., Nouhra E., Njouonkou A.L., Nilsson R.H., Morgado L.N., Mayor J., May T.W., Majuakim L., Lodge D.J., Lee S.S., Larsson K.-H., Kohout P., Hosaka K., Hiiesalu I., Henkel T.W., Harend H., Guo L.-d., Greslebin A., Grelet G., Geml J., Gates G., Dunstan W., Dunk C., Drenkhan R., Dearnaley J., De Kesel A., Dang T., Chen X., Buegger F., Brearley F.Q., Bonito G., Anslan S., Abell S., Abarenkov K. (2014) Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346 (6213).
- The Emecetozoans Project: <http://slimemold.uark.edu> (дата обращения — 15.05.2017).
- Torres-Machorro A.L., Hernández R., Cevallos A.M., López-Villaseñor I. (2010) Ribosomal RNA genes in eukaryotic microorganisms: witnesses of phylogeny? *FEMS Microbiol. Rev.* 34: 59 – 86.
- Urich T., Lanzén A., Qi J., Huson D.H., Schleper C., Schuster S.C. (2008) Simultaneous Assessment of Soil Microbial Community Structure and Function through Analysis of the Meta-Transcriptome. *PLoS ONE* e2527.
- Waggoner B.M., Poinar G.O. (1992) A fossil myxomycete plasmodium from Eocene-Oligocene amber of the Dominican Republic. *J. Protozool.* 39: 639 – 642.
- Walker L.M. and Stephenson S.L. (2016) The Species Problem in Myxomycetes Revisited. *Protist* 167 (4): 319 – 338.
- Wikmark O.G., Haugen P., Haugli K., Johansen S.D. (2007a) Obligatory group I introns with unusual features at positions 1949 and 2449 in nuclear LSU rDNA of *Didymiaceae* myxomycetes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 43 (2): 596 – 604.
- Wikmark O.G., Haugen P., Lundblad E.W., Haugli K., Johansen S.D. (2007b) The molecular evolution and structural organization of group I introns at position 1389 in nuclear small subunit rDNA of myxomycetes. *J Eukaryot. Microbiol.* 54 (1): 49 – 56.
- Xu J. (2016) Fungal DNA barcoding. *Genome* 59: 913 – 932.
- Yang C., Wanga X., Miller J.A., de Blécourt M., Ji Y., Yang C., Harrison R.D., Yu D.W. (2014) Using metabarcoding to ask if easily collected soil and leaf-litter samples can be used as a general biodiversity indicator. *Ecol. Indicat.* 46: 379 – 389.

Геносистематика и концепция вида у грибов

Шнырева А.В.

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова
ashn@mail.ru

Систематика призвана изучать все многообразие живого, или биоразнообразие, во всех его проявлениях. В настоящее время при изучении биоразнообразия помимо традиционных подходов, основанных на сравнении фенотипов, объектом исследований служат *генотипы* организмов, т.е. весь комплекс генетической информации, передаваемый из поколения в поколение и реализуемый в ходе онтогенеза. Сравнение групп организмов на основе молекулярно-генетических данных дало начало развитию геносистематики. Филогения грибов долгое время основывалась на фенотипических признаках — морфологических, физиолого-биохимических, спектрах вторичных метаболитов. Геносистематика, основанная на применении молекулярных признаков, открыла новые перспективы для установления / подтверждения филогенетических связей между таксонами разных уровней. Таким образом, *геносистематика* (molecular phylogenetics) занимается изучением эволюционной истории организмов по отношению к их общим предкам на основе анализа молекулярных признаков. Применение молекулярно-генетических методов позволило немного по-иному подойти к проблеме концепции вида у грибов.

Большинство филогенетических анализов в царстве грибов сделано на основе кластера рибосомальных генов, обнаруженных в ядерных и митохондриальных геномах (Berch et al., 2002; Binder, Hibbett, 2002; Moncalvo et al., 2002; Nilsson et al., 2008). В настоящее время предлагается использовать 8 генных последовательностей: гены малой и большой субъединиц рибосомальных РНК (18S рРНК, 28S рРНК) и ITS (internal transcribed spacer); ген фактора элонгации пептидов (1 α -EF); два гена, кодирующих две субъединицы РНК полимеразы II (RPB1 и RPB2); два митохондриальных гена — SSU и ATP6 (ATP syntase subunit 6); ген MCM7 (minichromosome maintenance), кодирующий ДНК-хеликазу репликативной вилки эукариот.

Однако, даже анализ родства на молекулярном уровне не всегда позволяет получить однозначный ответ о *видовом статусе* изучаемых объектов. Это связано с тем, что помимо огромного разнообразия морфологических форм грибы демонстрируют разнообразие форм размножения / воспроизведения. Грибы из разных таксономических групп могут иметь: 1/ разный ядерный статус — быть гаплоидами, диплоидами, дикарионами; 2/ разные системы размножения — от строгой агамности до панмиксиса, т.е. размножаться бесполым путем, иметь половое воспроизведение или демонстрировать смешанный тип размножения; 3/ различия в образе жизни — сапротрофы, паразиты, симбионты. В виду всего этого разнообразия форм и подходов к изучению биоразнообразия и возникли концепции морфологического, биологического и молекулярного видов (Шнырева, 2011; Giraud et al., 2008).

Концепция *морфологического вида* основывается на традиционных фенетических подходах систематики, при которых изучаются и сравниваются видимые морфологические, реже физиолого-биохимические признаки. Концепция *биологического вида* была внедрена еще Э. Майром, согласно которой вид — это группа свободно скрещивающихся организмов, дающих жизнеспособное потомство, и репродуктивно изолированных от других таких же групп (Майр, 1971). Согласно этой концепции, группы организмов принадлежат различным видам, если половые скрещивания между ними (или популяциями) затруднены или не происходят вовсе. Таким образом, в основе концепции биологического вида лежит критерий скрещиваемости, или репродуктивной изоляции. Но многие грибы в ходе эволюции, сопровождаемой адаптациями к различным экологическим нишам и способу существования, утратили половой процесс или прибегают к половому воспроизведению крайне редко, например, митоспоровые (несовершенные) грибы. Это, так называемые, *агамные* виды, которые размножаются исключительно (или преимущественно) бесполым способом. Поэтому определить границы вида на основе критерия скрещиваемости для агамных видов довольно затруднительно или практически невозможно. И в этом случае деление на виды (разграничение видов) можно соотносить с уровнем накапливаемой в

агамных популяциях генетической изменчивостью. Чем выше уровень изменчивости, тем в большей степени дивергировали (разошлись) изучаемые популяции, а, следовательно, с определенного уровня накопленной изменчивости можно говорить о существовании различных видов. *Молекулярные виды* «формируются» на основе молекулярно-филогенетического анализа.

Как же происходит видообразование? Процессы видообразования сопряжены с накоплением генетической изменчивости в популяциях организмов, образующих данный вид, и последующей дифференциацией этих популяций. Собственно, изучение структуры вида как совокупности популяций фактически сводится к оценке происходящих в природе процессов накопления генетической изменчивости, ее последующей дифференциации и связи с такими процессами как поток генов (миграции), генетический дрейф, рекомбинации и отбор (Алтухов, 2003; Шнырева, 2007). Естественный отбор является одним из основных факторов эволюции, который вызывает адаптивные изменения в генетической структуре вида (и популяций, образующих данный вид). Отбор — это процесс, когда различные генотипы, или правильней сказать, генетически обусловленные фенотипические варианты в пределах данного вида различаются по их вкладу в каждое последующее поколение. Наряду с отбором репродуктивная изоляция является мощным фактором дифференциации популяций, например, при симпатрическом видообразовании. Видообразование у грибов может быть связано также с расхождением по различным экологическим нишам обитания или, как, например, у ряда фитопатогенов, со специализацией на различных растениях-хозяевах. По классическому определению, вид состоит из группы интербредных природных популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп, занимающих определенное место в биогеоценозах и обладающих общей эволюционной судьбой. Чтобы определить границы вида, нужно оценить уровень генетического разнообразия среди индивидуумов в пределах популяций, а также динамику распределения этого генетического разнообразия в пространстве и во времени. В свою очередь, уровень генетической вариабельности популяции зависит от способа размножения гриба (системы скрещивания), мутационных и рекомбинационных процессов, протекающих в популяциях, а также от потока генов между популяциями и географического распределения изучаемой генетической изменчивости. Определенные трудности в использовании этих критериев возникают для видов, воспроизводимых исключительно бесполым путем. Наличие или отсутствие полового размножения часто непосредственно сопряжено с общим количеством генетической вариабельности и способностью популяции изменяться (Шнырева, 2007).

Молекулярные подходы геносистематики несколько облегчают задачу разделения видов. Согласно *молекулярной концепции вида*, группа особей, стоящая особняком на кладограмме, будет образовывать отдельный вид. Иными словами, группа организмов, объединившаяся в отдельный кластер на дендрограмме, построенной на основе молекулярных признаков, является представителем отдельного *молекулярного вида*. Очевидно, что молекулярные маркеры приобретают особое значение при разграничении видов грибов, размножающихся исключительно *клонально* (бесполым путем), то есть тогда, когда нужно определить границы видов, а установить репродуктивные барьеры невозможно. В этом случае относительно консервативные последовательности генов рДНК могут оказаться не совсем приемлемыми для установления видового статуса, и тогда на помощь могут придти более вариабельные участки ДНК, например, разнообразные *повторяющиеся последовательности*, в том числе и минисателлитная ДНК (Anderson, Nilsson-Tillgren, 1997; Wostemeyer, Kreibich, 2002).

Повторяющиеся последовательности (ПП) интересны тем, что их относительное содержание в геномах эукариот довольно-таки высоко. Все многообразие ПП можно условно разделить на две большие группы: *тандемные* повторы (сходные по первичной структуре последовательности, расположенные одна за другой в геноме) и *диспергированные* повторы, члены семейств которых случайно распределены по геному. ПП в ядерной ДНК появляются путем многократной амплификации (размножения) отдельных уникальных последовательностей или путем увеличения числа всех предшествующих последовательностей геномов при их дупликации. Некоторые классы тандемных повторов, обычно существенно отличающиеся от основной массы яДНК по нуклеотидному составу, получили название *сателлитных ДНК*. Близкородственные виды могут существенно отличаться по набору и содержанию таких сателлитных ДНК. Особый интерес для

геносистематиков, изучающих низшие таксоны родового и видового уровней, представляют *минисателлитные* повторы (короткие олигонуклеотиды), диспергированные по многим геномным локусам (Karaoglu et al., 2005; Richard et al., 2008). Высокая скорость мутаций по этим повторам позволяет использовать их для дифференциации близкородственных видов и видов-двойников. Специфический набор мини- и микросателлитов обычно образует неповторимый видоспецифический портрет любой ядерной ДНК. Преимущество изучения этих последовательностей заключается еще и в том, что данные повторы находятся в разных группах сцепления и, следовательно, анализ их изменчивости более объективно может отражать эволюцию геномов по сравнению с изучением индивидуальных локусов (последовательностей). Например, в ПЦР-идентификации некоторых микоризных грибов и возбудителей микозов человека с успехом были использованы *минисателлитные последовательности* $(GT)_8$, $(GACA)_4$, $(TGTC)_4$ (Kretzer et al., 2000; White et al., 2008).

Следует заметить, что границы биологического вида и молекулярного вида не всегда совпадают в силу применяемых подходов оценки. Концепция биологического вида в некоторых случаях позволяет достоверно разграничить виды, и при этом она может поддерживаться молекулярными данными. Например, как это было продемонстрировано для близкородственных видов *Pleurotus ostreatus* и *P. pulmonarius* в нашей лаборатории (Шнырева, Штаер, 2006), а также видов рода *Ganoderma* и *Fomitopsis pinicola*. Репродуктивная изоляция (нескрещиваемость) между этими видами была подтверждена анализом молекулярных признаков. В другом случае при сравнении во многом сходных по морфологии видов *P. pulmonarius* и *P. sajor-caju* также была показана полная репродуктивная изоляция (в скрещиваниях моноспоровых гаплоидных тестеров), хотя секвенирование ITS последовательностей показало почти 100 % идентичность между ними (Шнырева и др., 2012; 2015). Нами была разработана система молекулярных бар-кодов на основе рестрикционного анализа ITS-последовательности с использованием четырех эндонуклеаз (AluI, BsuRI, HinfI и EcoRI) для разграничения близкородственных видов в пределах рода *Pleurotus* (Шнырева, 2015). Эта система была протестирована на 18 видах вешенки и показала хорошие возможности для быстрого определения видовой принадлежности штаммов, не используя процедуру секвенирования и генетических скрещиваний.

Гораздо сложнее удастся продемонстрировать соответствие двух концепций (биологической и молекулярной) для грибов, размножающихся бесполым путем. Иногда даже использование в анализе молекулярных и мультилокусных данных оказывается проблематичным при определении видового статуса некоторых грибов. Например, при исследовании патогенных для человека дерматофитов эта проблема возникает постоянно, так как грибы-дерматофиты в силу паразитического образа жизни являются в основном агамными клональными видами и характеризуются низким уровнем генетической вариабельности при значительном фенотипическом разнообразии (например, *Cryptococcus neoformans*, *Trichosporon spp.*, *Trichophyton spp.*) (Jackson et al., 1999; Sugita et al., 1999; Кас, 2000). Поэтому наряду с молекулярными признаками делить агамные виды можно по экологическим нишам, по сезонам появления, можно также разделить коротко- и долгоживущие виды.

Итак, какие же выводы можно сделать из всего вышеизложенного? Сегодня для всех геносистематиков остается очевидным, что длина анализируемого участка ДНК должна измеряться многими тысячами и даже десятками тысяч нуклеотидов, и анализ эволюции одного гена недостаточен для надежных филогенетических построений и выводов. Современные методы геномики уже сейчас позволяют сопоставлять целые ядерные геномы и геномы органелл различных организмов. Однако даже такие сравнения не всегда способны дать однозначный ответ о происхождении и путях эволюции тех или иных групп организмов в силу пока еще ограниченности данных по полногеномному секвенированию и функциональному «прочтению» геномов-аннотации. Иными словами, задача по-прежнему состоит в поиске такой таксономической системы, которая позволила бы адекватно отразить эволюцию видов и основные биологические направления (тренды) этой эволюции. Не вызывает сомнений также необходимость комплексного подхода в разграничении видов у грибов.

Список литературы

- Алтухов Ю.П. (2003). Генетические процессы в популяциях, «Академкнига», Москва.
- Майр Э. (1971) Принципы зоологической систематики, Мир, Москва.
- Шнырева А.В. (2007) Популяционная генетика грибов в сб. «Микология сегодня» (ред. Дьяков Ю.Т. и Сергеев Ю.В.) Том 1, Нац. акад. микол., М, 76 – 106.
- Шнырева А.В. (2011) Геносистематика и проблема вида у грибов: подходы и решения. *Микол. фитопатол.* 45: 209 – 220.
- Шнырева А.А. (2015) Грибы рода *Pleurotus*: генотипирование и анализ локусов половой совместимости, автореф. канд. дисс. МГУ, Москва.
- Шнырева А.В., Штаер О.В. (2006) Дифференциация близкородственных видов *Pleurotus pulmonarius* и *P. ostreatus* с помощью скрещиваний и молекулярных маркеров. *Генетика* 42: 667 – 674.
- Шнырева, А. А., Сиволапова, А. Б., Шнырева, А. В. (2012) Съедобные культивируемые грибы вешенки *Pleurotus sajor-caju* и *P. pulmonarius* сходны по морфологии, но являются самостоятельными репродуктивно изолированными видами. *Генетика* 48: 1260 – 1270.
- Шнырева А. А., Шнырева А. В. (2015) Филогенетический анализ видов рода *Pleurotus*. *Генетика* 51: 177 – 187.
- Anderson T.H., Nilsson-Tillgren T. (1997) A fungal minisatellite. *Nature* 386: 77 – 86.
- Binder M., Hibbett D.S. (2002) Higher-level phylogenetic relationships of Homobasidiomycetes (mushroom-forming fungi) inferred from four rDNA regions. *Mol. Phylogenet. Evol.* 22: 76 – 90.
- Giraud T., Refregier G., Gac M., Vienne D.M., Hood M.E. (2008) Speciation in fungi. *Fungal Genet. Biol.* 45: 791 – 802.
- Jackson C.J., Barton R.C., Evans E.G. (1999) Species identification and strain differentiation of dermatophyte fungi by analysis of ribosomal-DNA intergenic spacer regions. *J. Clin. Microbiol.* 37: 931– 936.
- Кас G. (2000) Molecular approaches to the study of dermatophytes. *Med. Mycol.* 2000, 38: 329 – 336.
- Karaoglu H., Lee C.M., Meyer W. (2005) Survey of simple sequence repeats in completed fungal genomes. *Mol. Biol. Evol.* 22: 639 – 649.
- Kretzer A.M., Li Y., Szaro T., Bruns T.D. (1996) Internal transcribed spacer sequences from 38 recognized species of *Suillus sensu lato*: phylogenetic and taxonomic applications. *Mycologia* 88: 776 – 785.
- Moncalvo J.M., Vilgalys R., Redhead S., Johnson J.E., James T.Y., Aime M.C., Hofstetter V., Verduin S., Larsson E., Baroni T.J., Thorn R.G., Jacobsson S., Miller O. (2002) One hundred and seventeen clades of euagarics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2002, 23: 357– 400.
- Nilsson R.H., Kristiansson E., Ryberg M., Hallenberg N., Larsson K.H. (2008) Intraspecific ITS variability in the Kingdom Fungi as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification. *Evol. Bioinformat.* 4: 193 – 201.
- Richard G F., Kerrest A., Dujon B. (2008) Comparative genomics and molecular dynamics of DNA repeats in Eukaryotes. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 72: 686 – 727.
- Sugita T., Nishikawa A., Ikeda R. (1999) Identification of medically relevant *Trichosporon* spp. based on sequences of internal transcribed spacer regions and construction of a database for *Trichosporon* identification. *J. Clin. Microbiol.* 37: 1985 – 1993.
- White T., Oliver B.G., Graser Y., Henn M.R. (2008) Generating and testing molecular hypothesis in the dermatophytes. *Eukaryotic Cell* 7: 1238 – 1245.
- Wostemeyer J., Kreibich A. (2002) Repetitive DNA elements in fungi (Mycota): impact on genomic architecture and evolution. *Curr. Genet.* 4: 189 – 98.

Метод RNA-SEQ и возможности его применения в систематике грибов

Тарлачков С.В.^{1,2}, Стародумова И.П.^{1,3}

¹Всероссийская коллекция микроорганизмов (ВКМ), Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН, Пущино

²Филиал института биоорганической химии им. М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН, Пущино

³Пущинский государственный естественно-научный институт, Пущино

sergey@tarlachkov.ru

В последнее время в систематике грибов широко используются молекулярно-генетические методы анализа. В качестве основных филогенетических маркеров предложены гены малой и большой субъединиц рибосомальных РНК и межгенные спейсерные участки (18S рРНК – SSU, 28S рРНК – LSU, 5.8S рРНК, ITS и IGS), фактор элонгации трансляции (EF1 α) и два гена, кодирующих субъединицы РНК полимеразы II (RPB1 и RPB2) (James et al., 2006; Шнырева, 2011). Большинство филогенетических исследований выполнено на основе последовательностей ITS-региона, принятого в качестве официального баркода грибов (Schoch et al., 2012). ITS-регион расположен между структурными генами малой (SSU) и большой (LSU) субъединицами рРНК и включает, кроме внутренних транскрибируемых спейсеров 1 и 2, также ген субъединицы 5.8S рРНК между ними (ITS1 – 5.8S рРНК – ITS2). Вместе с тем, для надежных филогенетических построений в анализ необходимо включать как можно большее число кодирующих и некодирующих генных последовательностей ДНК, распределенных по геному. Что становится возможным благодаря бурному развитию методов высокопроизводительного секвенирования (NGS – Next-Generation Sequencing) геномных последовательностей и их аннотации. При этом для исследователей, изучающих эукариот (в том числе, грибов) на геномном уровне, встает ряд вопросов, связанных с размером и сложностью организации генетической информации, а также с определением границ эукариотических видов.

Получение данных о функциональной структуре генома невозможно без транскриптомики. *Транскриптомика* — одно из самых быстро развивающихся направлений молекулярной биологии, изучающее транскриптом. *Транскриптом* — это совокупность экспрессирующихся РНК (*транскриптов*) у данного организма или определенного набора клеток при конкретных условиях (Calvel et al., 2010; Wang et al., 2009). Совокупность транскриптов является первым уровнем развертывания и реализации генетической информации, заключенной в геноме, т.е. представляет собой первый уровень фенотипа (Hack, 2004; Mendes Soares, Valcarcel, 2006).

В настоящее время наиболее распространенными методами для исследования транскриптома являются секвенирование РНК (RNA-Seq) и использование ДНК-микрочипов. Метод RNA-Seq основан на прямом секвенировании фрагментов комплементарной ДНК (кДНК), синтезированной на матрице РНК с помощью РНК-зависимой ДНК-полимеразы (Рис. 1). После приготовления библиотеки каждая молекула образца секвенируется на высокопроизводительной платформе (Illumina, 454, SOLiD, Ion Torrent и др.). В результате реакции получаются риды длиной 50 – 400 п.н. Затем с помощью различных методов биоинформатики риды или выравниваются на известный референсный геном или референсные транскрипты, или осуществляется сборка *de novo* без референсной последовательности. После цифровой обработки данных получают полногеномные транскрипционные карты, включающие качественные (в т.ч., структурные) и/или количественные характеристики экспрессии каждого гена (Wang et al., 2009).

Метод RNA-Seq имеет ряд преимуществ перед предшествующими подходами: 1) не требует наличия геномного сиквенса, 2) в отличие от чиповых технологий, почти или совсем не имеет фонового сигнала, так как в большинстве случаев риды картируются уникально, 3) есть возможность получить информацию о сплайс-вариантах транскриптов (Sánchez-Pla et al., 2012), редактировании, однонуклеотидных полиморфизмах, а также химерных генах, 4) имеет наиболее широ-

кий динамический диапазон измерения уровня экспрессии генов и высокую воспроизводимость полученных результатов (Cloonan et al., 2008; Mortazavi et al., 2008; Nagalakshmi et al., 2008). Таким образом, метод секвенирования РНК становится основным методом определения первичной структуры молекул РНК, как мРНК, так и некодирующих РНК.

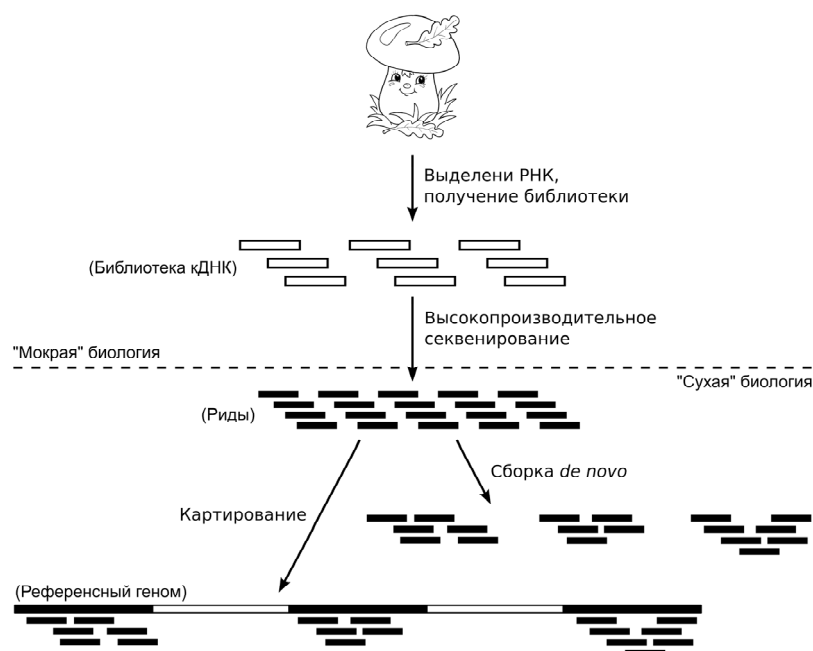


Рис. 1. Схема метода RNA-Seq.

Этапы работы:

- 1 — «мокрая» биология (*wet biology*) включает совокупность методов и подходов, работающих с биологическим материалом, таким как организмы, клетки, растворы РНК, ДНК и т.д.;
- 2 — «сухая» биология (*dry biology*) или биоинформатика — методы анализа больших массивов данных биологической информации *in silico*.

Рассмотрим несколько подробнее проблемы, связанные с анализом геномных данных (в т.ч., грибов), и пути их решения с применением метода секвенирования РНК.

Филотранскриптомика

Размеры грибных геномов варьируют в широком диапазоне и занимают промежуточное положение между прокариотами и остальными эукариотами (Рис. 2). В среднем размер генома грибов составляет ~43 Мб (Mohanta, Bae, 2015). Среди изученных видов отдела Ascomycota размеры геномов варьируют от ~9 Мб (для *Hansenula polymorpha*) до ~178 Мб (для *Cenococcum geophilum*), в отделе Basidiomycota размеры геномов варьируют от ~10 Мб (для *Wallemia sebi*) до ~131 Мб (для *Dendrothele bispora*) (Mohanta, Bae, 2015). Самым большим из известных на сегодняшний день грибных геномов является геном вида *Jafnea semitosta*, его величина составляет более 3.5 Гб (Egertova, Sochor, 2017). Большой размер грибных геномов, а также наличие в них множества повторяющихся последовательностей ДНК (от 10 до 50 % по приблизительным оценкам [Дьяков и др., 2005]), значительно удорожают стоимость секвенирования и усложняют их аннотацию (по сравнению с прокариотами).

Для изучения филогенетических отношений между различными эукариотическими организмами (растениями, членистоногими, моллюсками, червями и др.) с большими размерами геномов в последнее время стали применять филотранскриптомный подход, основанный на сравнении последовательностей РНК (Andrade et al., 2014; Breinholt, Kawahara, 2013; Wen et al., 2015; Wey-

Fabrizius et al., 2014; Wickett et al., 2014). Например, филогения цветковых растений рода *Flaveria*, реконструированная по данным RNA-Seq, коррелировала с ранее известной филогенией, основанной на сочетании морфологических и молекулярно-генетических характеристик (Lyu et al., 2015). В других исследованиях удалось выяснить филогенетические связи между 10 видами комаров (Hittinger et al., 2010) и между 21 видом рыб класса *Actinopterygii* (Zou et al., 2012). Первыми работами в этом направлении для царства грибов можно считать исследования, выполненные Лю с соавторами (Liu et al., 2009a, 2009b). В работе Эберсбергера с соавторами (Ebersberger et al., 2012) с привлечением данных секвенирования РНК удалось реконструировать «грибное дерево жизни». В этих работах применялся метод EST (expressed sequence tag — экспрессирующиеся маркерные последовательности). Этот метод секвенирования кДНК в настоящий момент активно вытесняется методом RNA-Seq.

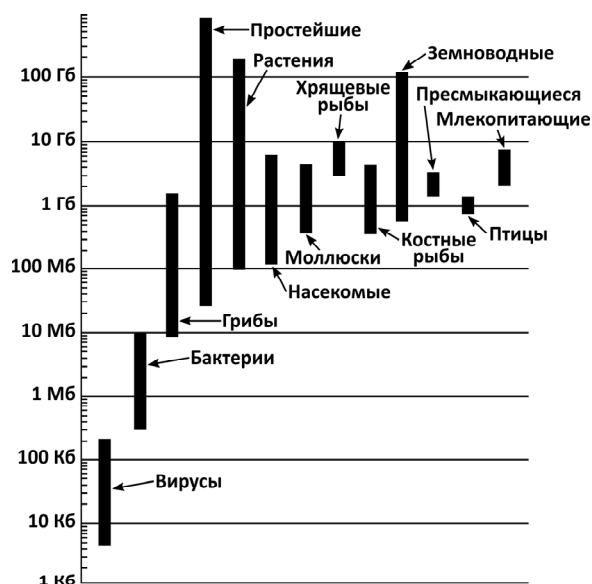


Рис. 2. Различия в размерах геномов у представителей разных таксономических групп живых организмов (http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL2060/BIOL2060-18/18_11.jpg с изменениями)

По сравнению с филогеномным подходом, филотранскриптомный подход, основанный на данных RNA-Seq, является многообещающим и позволяет получать больше генетических локусов для сравнения с меньшими денежными затратами (Hittinger et al., 2010; Zhang et al., 2012). Вполне возможно установить филогенетические отношения между грибами, обладающими большими геномами, с использованием метода RNA-Seq.

Предсказание генов

Для успешного сравнения филогенетически значимых маркеров, присутствующих в полногеномном секвенсе, на первом этапе анализа необходимо провести их идентификацию. Существует проблема определения кодирующих и регуляторных последовательностей ДНК (белок-кодирующие гены, гены функциональной РНК, промоторы, энхансеры и т.д.) в геномах грибов. Это связано с наличием в эукариотических геномах большого числа ложных сайтов сплайсинга, коротких экзонов (в особенности первого), длинных интронов, а также альтернативного сплайсинга.

Предсказание генов с использованием неэмпирических (*ab initio*) методов основано на поиске последовательностей с характерными свойствами (Yandell, Ence, 2012). Методы *ab initio* требуют знания базовой информации об исследуемом организме, такой как частота встречаемости кодонов, распределение длин экзонов и интронов и др. Обычно программы, реализующие этот подход, поставляются вместе с файлами, которые содержат такую информацию для набора модельных организмов. Однако для успешного предсказания генов, геном исследуемого организма должен

быть достаточно близок к геномам, присутствующим в базе данных. При этом даже близкие организмы могут отличаться по длине интронов, частоте использования кодонов и ГЦ-составу (Korf, 2004).

Подобный подход позволяет достичь значительной чувствительности (Yandell, Ence, 2012), но имеет высокую долю ложных предсказаний экзон-интронной структуры генов. Это может исказить полногеномное сравнение белок-кодирующих и других последовательностей, извлеченных из геномов, и затруднить выбор филогенетически значимых маркеров — что имеет особое значение для выявления эволюционных отношений между крупными таксономическими единицами.

Транскриптомика позволяет получить дополнительные экспериментальные данные для предсказания генов и их валидации, что дает возможность достичь большей точности по сравнению с *ab initio* методами. В настоящее время существует масса программ, которые могут использовать данные RNA-Seq для улучшения точности предсказания генов, в т.ч., инструменты, предназначенные для предсказания генов у грибов. В работе Теста с соавторами (Testa et al., 2015) на тестовом наборе данных получилось в точности предсказать 91,3 % и 90,4 % генов у дрожжей *Schizosaccharomyces pombe* и *Saccharomyces cerevisiae*, соответственно.

Связь генотипа и фенотипа

Известно, что в систематике грибов широко используются фенотипические признаки (морфологические, физиолого-биохимические, спектры вторичных метаболитов и т.д.) для разграничения видов (Шнырева, 2011). Последовательности полных геномов, даже в большом их количестве, не дают глубокого понимания молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе фенотипических признаков. Во-первых, это связано со сложностью предсказания функций генов по белковым последовательностям, во-вторых — со сложностью поиска и изучения механизмов работы регуляторных элементов. Вместе с тем, существует проблема выбора систематически значимых фенотипических признаков. Эти признаки не должны быть результатом конвергентной эволюции, при которой возникает сходство между организмами различных систематических групп, обитающих в сходных экологических условиях. Одним из примеров конвергентной эволюции может быть утрата мицелиального строения грибов при переходе к обитанию в жидких средах, которая происходила независимо несколько раз (Nagy et al., 2014). Также есть и другие примеры конвергентной эволюции у грибов (Brun, Silar, 2010).

Использование транскриптомной информации углубляет понимание механизмов, лежащих в основе реализации фенотипических признаков, и позволяет различать грибы с похожими признаками, но сильно различными молекулярными механизмами реализации этих признаков. Нами секвенированы транскриптомы двух представителей рода *Pseudogymnoascus*: штаммы *Pseudogymnoascus* sp. ВКМ F-3808 (выделен в средней полосе России из почвенной подстилки с шерстью рыжей полевки европейской) и *Pseudogymnoascus* sp. ВКМ F-4515 (выделен из многолетнемерзлого грунта Колымской низменности Арктики). Предполагается, что штаммы имеют ряд различий в молекулярных механизмах, позволяющих им расти при низкой температуре (Тарлачков и др., 2015; не опубл. данные). Полученные транскриптомные данные, во-первых, помогут избежать выбора ошибочных систематически значимых признаков для разграничения видов рода *Pseudogymnoascus*. Во-вторых, в будущем разработать тест-системы на основе метода ПЦР в реальном времени для идентификации грибных изолятов по профилям экспрессии генов.

Таким образом, транскриптомика способствует решению вышеперечисленных проблем, связанных с анализом геномных данных, позволяет, в отличие от геномики, увидеть гены «в работе», понять тонкие механизмы их функционирования и выявить сложное взаимодействие между геномом и окружающей средой — что, безусловно, важно для понимания границ эукариотических видов и их эволюционного развития.

Список литературы

- Дьяков Ю.Т., Шнырева А.В., Сергеев А.Ю. (2005) Введение в генетику грибов: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений, М.: Издательский центр «Академия», 304 с.
- Тарлачков С.В., Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Стародумова И.П., Василенко О.В., Озерская С.М. (2015) Транскрипционный профиль гриба *Pseudogymnoascus ramporum* ВКМ F-3808 при действии стрессоров в сб. «II Пуццинская школа-конференция «Биохимия, физиология и биосферная роль микроорганизмов» (ред. Решетилова Т.А.). Изд-во ТулГУ, Тула, 45 – 47.
- Шнырева А.В. (2011) Геносистематика и проблема вида у грибов: подходы и решения. *Микол. фитопатол.* 45 (3): 209 – 220.
- Andrade S.C., Montenegro H., Strand M., Schwartz M.L., Kajihara H., Norenburg J.L., Turbeville J.M., Sundberg P., Giribet G. (2014) A transcriptomic approach to ribbon worm systematics (nemertea): resolving the pilidiophora problem. *Mol. Biol. Evol.* 12: 3206 – 3215.
- Breinhold J.W., Kawahara A.Y. (2013) Phylotranscriptomics: saturated third codon positions radically influence the estimation of trees based on next-gen data. *Genome Biol. Evol.* 5 (11): 2082 – 2092.
- Brun S., Silar P. (2010) Chapter 19 Convergent evolution of morphogenetic processes in fungi evolutionary biology. In: *Concepts, molecular and morphological evolution* (ed. Pontarotti P.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 317 – 328.
- Calvel P., Rolland A.D., Jégou B., Pineau C. (2010) Testicular postgenomics: targeting the regulation of spermatogenesis. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 365 (1546): 1481 – 1500.
- Cloonan N., Forrest A.R., Kolle G., Gardiner B.B., Faulkner G.J., Brown M.K., Taylor D.F., Steptoe A.L., Wani S., Bethel G., Robertson A.J., Perkins A.C., Bruce S.J., Lee C.C., Ranade S.S., Peckham H.E., Manning J.M., McKernan K.J., Grimmond S.M. (2008) Stem cell transcriptome profiling via massive-scale mRNA sequencing. *Nat. Methods.* 5 (7): 613 – 619.
- Ebersberger I., de Matos Simoes R., Kupczok A., Gube M., Kothe E., Voigt K., von Haeseler A. (2012) A consistent phylogenetic backbone for the fungi. *Mol. Biol. Evol.* 29 (5): 1319 – 1334.
- Egertova Z., Sochor M. (2017) The largest fungal genome discovered in *Jafnea semitosta*. *Plant Syst. Evol.* 1 – 6.
- Hack C.J. (2004) Integrated transcriptome and proteome data: the challenges ahead. *Brief Funct. Genomic Proteomic.* 3 (3): 212 – 219.
- Hittinger C.T., Johnston M., Tossberg J.T., Rokas A. (2010) Leveraging skewed transcript abundance by RNA-Seq to increase the genomic depth of the tree of life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107 (4): 1476 – 1481.
- James T.Y., Kauff F., Schoch C.L., Matheny P.B., Hofstetter V., Cox C.J., Celio G., Gueidan C., Fraker E., Miadlikowska J., Lumbsch H.T., Rauhut A., Reeb V., Arnold A.E., Amtoft A., Stajich J.E., Hosaka K., Sung G.H., Johnson D., O'Rourke B., Crockett M., Binder M., Curtis J.M., Slot J.C., Wang Z., Wilson A.W., Schüssler A., Longcore J.E., O'Donnell K., Mozley-Standridge S., Porter D., Letcher P.M., Powell M.J., Taylor J.W., White M.M., Griffith G.W., Davies D.R., Humber R.A., Morton J.B., Sugiyama J., Rossman A.Y., Rogers J.D., Pfister D.H., Hewitt D., Hansen K., Hambleton S., Shoemaker R.A., Kohlmeyer J., Volkmann-Kohlmeyer B., Spotts R.A., Serdani M., Crous P.W., Hughes K.W., Matsuura K., Langer E., Langer G., Untereiner W.A., Lücking R., Büdel B., Geiser D.M., Aptroot A., Diederich P., Schmitt I., Schultz M., Yahr R., Hibbett D.S., Lutzoni F., McLaughlin D.J., Spatafora J.W., Vilgalys R. (2006) Reconstructing the early evolution of the fungi using a six gene phylogeny. *Nature* 443: 818 – 822.
- Korf I. (2004) Gene finding in novel genomes. *BMC Bioinformatics* 5: 59.
- Liu Y., Leigh J.W., Brinkmann H., Cushion M.T., Rodriguez-Ezpeleta N., Philippe H., Lang B.F. (2009a) Phylogenomic analyses support the monophyly of *Taphrinomycotina*, including *Schizosaccharomyces* fission yeasts. *Mol. Biol. Evol.* 26: 27 – 34.
- Liu Y., Steenkamp E.T., Brinkmann H., Forget L., Philippe H., Lang B.F. (2009b) Phylogenomic analyses predict sistergroup relationship of nucleariids and fungi and paraphyly of zygomycetes with significant support. *BMC Evol. Biol.* 9: 272.
- Lyu M.J., Gowik U., Kelly S., Covshoff S., Mallmann J., Westhoff P., Hibberd J.M., Stata M., Sage R.F., Lu H., Wei X., Wong G.K., Zhu X.G. (2015) RNA-Seq based phylogeny recapitulates previous phylogeny of the genus *Flaveria* (Asteraceae) with some modifications. *BMC Evol. Biol.* 15: 116.
- Mendes Soares L.M., Valcarcel J. (2006) The expanding transcriptome: the genome as the 'Book of Sand'. *EMBO J.* 25 (5): 923 – 931.
- Mohanta T.K., Bae H. (2015) The diversity of fungal genome. *Biol. Proced. Online.* 17: 8.
- Mortazavi A., Williams B.A., McCue K., Schaeffer L., Wold B. (2008) Mapping and quantifying mammalian transcriptomes by RNA-Seq. *Nat. Methods* 5 (7): 621 – 628.
- Nagalakshmi U., Wang Z., Waern K., Shou C., Raha D., Gerstein M., Snyder M. (2008) The transcriptional landscape of the yeast genome defined by RNA sequencing. *Science* 320 (5881): 1344 – 1349.
- Nagy L.G., Ohm R.A., Kovács G.M., Floudas D., Riley R., Gácsér A., Sipiczki M., Davis J.M., Doty S.L., de Hoog G.S., Lang B.F., Spatafora J.W., Martin F.M., Grigoriev I.V., Hibbett D.S. (2014) Latent homology and convergent regulatory evolution underlies the repeated emergence of yeasts. *Nat. Commun.* 5: 4471.

- Sánchez-Pla A., Reverter F., Ruíz de Villa M.C., Comabella M.** (2012) Transcriptomics: mRNA and alternative splicing. *J. Neuroimmunol.* 248 (1 – 2): 23 – 31.
- Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S., Robert V., Spouge J.L., Levesque C.A., Chen W., Fungal Barcoding Consortium.** (2012) Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for *Fungi*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109: 6241 – 6246.
- Testa A.C., Hane J.K., Ellwood S.R., Oliver R.P.** (2015) CodingQuarry: highly accurate hidden Markov model gene prediction in fungal genomes using RNA-seq transcripts. *BMC Genomics* 16: 170.
- Wang Z., Gerstein M., Snyder M.** (2009) RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. *Nat. Rev. Genet.* 10 (1): 57 – 63.
- Wen J., Egan A.N., Dikow R.B., Zimmer E.A.** (2015) Chapter 2 Utility of transcriptome sequencing for phylogenetic inference and character evolution. In: *Next-generation sequencing in plant systematics* (eds. Hörandl E., Appelhans M.S.), International Association for Plant Taxonomy (IAPT), pp. 51 – 91.
- Wey-Fabrizius A.R., Herlyn H., Rieger B., Rosenkranz D., Witek A., Welch D.B., Ebersberger I., Hankeln T.** (2014) Transcriptome data reveal Syndermatan relationships and suggest the evolution of endoparasitism in *Acanthocephala* via an epizoic stage. *PLoS One*. 9 (2): e88618.
- Wickett N.J., Mirarab S., Nguyen N., Warnow T., Carpenter E., Matasci N., Ayyampalayam S., Barker M.S., Burleigh J.G., Gitzendanner M.A., Ruhfel B.R., Wafula E., Der J.P., Graham S.W., Mathews S., Melkonian M., Soltis D.E., Soltis P.S., Miles N.W., Rothfels C.J., Pokorny L., Shaw A.J., DeGironimo L., Stevenson D.W., Surek B., Villarreal J.C., Roure B., Philippe H., dePamphilis C.W., Chen T., Deyholos M.K., Baucom R.S., Kutchan T.M., Augustin M.M., Wang J., Zhang Y., Tian Z., Yan Z., Wu X., Sun X., Wong G.K., Leebens-Mack J.** (2014) Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111 (45): E4859 – E4868.
- Yandell M., Ence D.** (2012) A beginner's guide to eukaryotic genome annotation. *Nat. Rev. Genet.* 13 (5): 329 – 342.
- Zhang G., Liu X., Quan Z., Cheng S., Xu X., Pan S., Xie M., Zeng P., Yue Z., Wang W., Tao Y., Bian C., Han C., Xia Q., Peng X., Cao R., Yang X., Zhan D., Hu J., Zhang Y., Li H., Li H., Li N., Wang J., Wang C., Wang R., Guo T., Cai Y., Liu C., Xiang H., Shi Q., Huang P., Chen Q., Li Y., Wang J., Zhao Z., Wang J.** (2012) Genome sequence of foxtail millet (*Setaria italica*) provides insights into grass evolution and biofuel potential. *Nat. Biotechnol.* 30 (6): 549 – 554.
- Zou M., Guo B., Tao W., Arratia G., He S.** (2012) Integrating multi-origin expression data improves the resolution of deep phylogeny of ray-finned fish (*Actinopterygii*). *Sci. Rep.* 2: 665.

Гастеромцеты — от таксона к биоморфе

Ребриев Ю.А.

Институт аридных зон ЮНЦ РАН

rebriev@yandex.ru

«Пациент скорее жив, чем мертв ...»

А.Н. Толстой: Золотой ключик, или приключения Буратино

Еще несколько десятилетий назад доминировало представление о гастеромицетах как о макротаксоне базидиальных грибов, объединяемых на основании двух признаков: образование замкнутых плодовых тел (ангиокарпия) и пассивное освобождение спор (статизмоспория). Этот взгляд берет начало с работ Персона (Persoon, 1801) разделившего грибы на два класса — *Angiocarpi* (образование спор происходит в закрытых плодовых телах) и *Gymnocarpi* (плодовые тела не замкнуты во время созревания спор). В системе Фриза (Fries, 1836 – 1838) персоновские «классы» *Angiocarpi* и *Gymnocarpi* были подразделены на серии по признаку наличия или отсутствия гимения. Первая серия включала группы *Hymenomycetes*, *Discomycetes*, *Pyrenomycetes*, вторая — ***Gasteromycetes***, *Hyphomycetes*, *Coniomycetes*. Здесь мы впервые видим название ***Gasteromycetes***, по современному ранжированию имеющему ранг класса. Конечно, качественный состав гастеромицетов, как, впрочем, и остальных таксонов, в первых микологических системах существенно отличался от современных представлений. По мере развития микологии и появления все более дробных систем корректировались и представления о гастеромицетах. Из них последовательно исключались аскомицеты (Lévellé, 1837), миксомицеты (Бари, 1872).

В течение практически всего XIX в. взгляд на гастеромицеты (в ранге класса, группы порядков, порядка — в разных системах) сохранялся без особых изменений. Некоторые исследователи предлагали отказаться от «выделения укрупненных единиц — подкласов или групп порядков, ...т.к. в этих группах искусственно объединяются группы грибов различного филогенетического происхождения» (Зеров, 1972), однако таких было сравнительно немного.

На основании баллистоспории и ангиокарпии гастеромицеты противопоставлялись гименомицетам — *Agaricales* s.l. и *Aphyllorphorales*. Была разработана достаточно подробная система самих гастеромицетов, в которой большое значение уделялось наличию и характеру закладки гимения. Выделялись две подгруппы. У представителей *Exogastrineae* (*Exogasteromycetidae*, *Hymenophorineae*) образуется истинный гимений, тогда как у представителей *Endogastrineae* (*Endogasteromycetidae*, *Plectohymenineae*) базидии расположены одиночно либо пучками, по крайней мере, на первых стадиях развития плодового тела. *Exogastrineae* включала порядки *Phallales*, *Hysterangiales*, *Hymenogastrales*, *Gautieriales*, *Gastrosporales*, *Podaxales*; *Endogastrineae* включала *Lycoperdales*, *Melanogastrales*, *Sclerodermatales*, *Tulostomatales*, *Nidulariales* (Pilát, 1958).

С применением все более совершенных методов исследований, а также открытием все большего числа таксонов с промежуточными между гастеромицетами и шляпочными грибами признаками стали создаваться системы, в которых авторы пытались вывести один макротаксон из другого. В частности, Ф.В. Бухгольц (1902) отмечал переходы между *Gasteromycetes* и *Agaricales* s.l. через виды со смешанными признаками, образующими т. н. «серии». Автор допускал при этом как возможность происхождения шляпочных от гастеромицетов, так и наоборот. Постепенно обнаруживалось все больше таксонов, имеющих промежуточные признаки между собственно гастеромицетами и пластинчатыми (*Agaricaceae* и *Russulaceae*), трубчатыми (*Boletaceae*). Большинство таких видов помещались в порядок *Podaxales*. Достаточно подробные обзоры систем базидиомицетов конца XX века, затрагивающих *Agaricales* s.l., были сделаны А.Е. Коваленко (1984) и Л.Ф. Горовым (1990). Согласно этим работам, в различных филогенетических построе-

ниях предлагались разнообразные и часто противоположные взгляды на взаимоотношения между *Gasteromycetes*, *Agaricales* s.l. и/или *Aphylllophorales*: 1) происхождение *Agaricales* от *Gasteromycetes*; 2) происхождение некоторых *Gasteromycetes* (подгруппа *Exogastriineae*) от некоторых *Agaricales*; 3) происхождение некоторых *Agaricales* от *Gasteromycetes* и некоторых *Gasteromycetes* от *Agaricales*; 4) происхождение *Agaricales* частично от *Gasteromycetes* и частично от *Aphylllophorales*; 5) происхождение некоторых *Gasteromycetes* от *Aphylllophorales*; 6) происхождение *Gasteromycetes* частично от *Agaricales* и частично от *Aphylllophorales*. Другими словами, рассматривались практически все возможные варианты!

Дискуссии о взаимоотношениях *Gasteromycetes* и *Agaricales* велись сторонниками различных систем достаточно долго и с переменным успехом. Наиболее известен в этом отношении спор двух крупных агарикологов XX в. — Р. Эйма и Р. Зингера. Изучая одни и те же переходные формы между гастеромицетами и агарикальными грибами, авторы пришли к противоположным выводам. Эйм выводил гастеромицеты подгруппы *Exogastriineae* из агарикальных (Heim, 1971), Зингер же, наоборот, считал агарикальные грибы производными от гастеромицетов (Зингер, 1939; Singer, 1975).

Какие аргументы приводили сторонники того или иного лагеря? Зингер и его единомышленники рассматривали покрывало агариковых, встречающееся у многих таксонов, как рудимент перидия гастеромицетов, не несущий в настоящее время функциональной нагрузки. Р. Эйм с соратниками справедливо замечали, что покрывало играет крайне важную роль в защите развивающегося гименофора от повреждения беспозвоночными животными и от высыхания. Соответственно такая важная структура могла возникать неоднократно и независимо у представителей разных таксонов. Такая точка зрения подтверждается онтогенетическими исследованиями. Относительно систематической значимости Л. Ф. Горовым (1990) был сделан вывод о том, что «наименьшее значение в таксономическом плане имеют признаки развития и строения покровных структур, подверженных в значительной степени параллельной изменчивости во многих близкородственных и филогенетически отдаленных группах». На невозможность использования признаков покровных структур базидиомицетов для филогенетических построений ранее указывал и А. Рейндерс (Reijnders, 1977).

Сторонник теории Зингера, Г. Крайсель (Kreisel, 1969), рассматривал агариковые грибы с их большим таксономическим разнообразием как филогенетически более молодые по отношению к относительно малочисленным гастеральным и секотиоидным (а также кантареллоидным). Но это явление вполне вероятно и в обратном направлении: малочисленные гастеральные таксоны могли неоднократно отделяться от разных таксонов агарикальных грибов, приспосабливаясь к специфическим условиям подземных местообитаний (явление редукции).

Специалист в области онтогенеза высших базидиомицетов, А. Рейндерс (Reijnders, 1977) приводил ряд признаков гастеромицетов, доказывающих, по его мнению, происхождение их от агарикальных грибов:

- образование колумеллы (рудимента ножки) у подземных грибов говорит об их вторично упрощенном строении, т.к. при образовании подземных базидиом не несущая функциональной нагрузки ножка не могла возникнуть;

- невозможно возникновение базидии в ангиокарпных базидиомах;

- при условии первичности гастеромицетов баллистоспория должна была возникать неоднократно, что очень маловероятно для такого сложного механизма.

На сегодняшний день можно считать доказанной позицию Р. Эйма и его единомышленников о недавнем происхождении большинства гастеромицетов (кроме *Phallales* и *Geastrales*) от различных групп агарикоидных грибов.

Вероятная схема возникновения гастероидных таксонов была в свое время представлена Г. Тирсом в работе «The secotioid syndrome» (Thiers, 1984). Согласно этой схеме, среди различных

агарикоидных таксонов, адаптирующихся к засушливым местообитаниям, в разное время шел отбор форм с защищенным от высыхания гимением. При этом наиболее эффективной являлась фиксация на одной из ювенильных стадий развития плодового тела. Вместе с этим, за «экономической» ненужностью, утрачивалась баллистоспория — способность к активному отбрасыванию спор. Примером таксонов на этой стадии «гастеромицетации» могут служить секотиоидные базидиомицеты. Рудиментом ножки у такого морфотипа является т.н. колумелла, наблюдаемая у большинства гастеромицетов. У ряда представителей *Agaricaceae*, помещаемых ранее в *Podaxales*, *Tulostomatales* и населяющих открытые местообитания (степи, пустыни) сохранилась истинная ножка, имеющая важное значение для поднятия спороносной части и распространения спор ветром. Утрата баллистоспории в ряде случаев вела к редукции ножки. Гимений постепенно редуцировался до системы не связанных друг с другом полостей (лакун). В то же время представители *Phallales*, *Nidulariales* мезофильны, и объяснить происхождение этих таксонов адаптацией к ксерофильным условиям довольно сложно.

Подробный обзор гастеромицетов и взаимоотношений их с остальными *Homobasidiomycetes* сделан А. Рейндерсом (Reijnders, 2000). Анализируя основные признаки гастеромицетов — ангиокарпность и статизмоспорию — автор справедливо приходит к выводу об их слабой значимости для таксономических построений на уровне порядков и выше. Образование фертильных ангиокарпных плодовых тел (гастеромицетация) отмечено у многих шляпочных грибов: *Entoloma giganteum*, *Suillus decipiens*, *Psilocybe merdaria*, *Volvariella bombycina*, *Panus tigrinus*. Эти примеры, по мнению автора, говорят об относительной легкости гастеромицетации шляпочных грибов. Например, образование замкнутых базидиом *Panus tigrinus* (*Lentodium squamulosum*) вызывается мутацией рецессивного аллеля в одном локусе, имеющей значительные морфологические последствия (Hibbett et al., 1994). Пассивное освобождение спор (статизмоспория) встречается не только у гастеромицетов и секотиоидных представителей *Agaricales* s.l. Нарушение сложного механизма баллистоспории происходит довольно легко. Так, в засушливый период споровый отпечаток не образуется у многих агарикальных грибов (Reijnders, 2000).

Примерно со второй половины XX века накопленные факты (морфологические, включая изучение онтогенеза и электронную микроскопию, а также биохимические) позволили поставить под сомнение самостоятельность и целостность самих макротаксонов базидиомицетов (*Agaricales*, *Aphyllphorales*, *Gasteromycetes*).

Так, А. Рейндерс еще в 1977 г. отмечал, что «разделяющие линии между... тремя группами (афиллофоровые, агариковые и гастеромицеты — прим. авт.), которые не являются естественными таксонами, а имеют только практическое значение, очень неопределенные...» (Reijnders, 1977). Подобные мысли высказывалась также Д.К. Зеровым (1972). Проведенный Л.Ф. Горовым (2002) онтогенетический анализ 78 родов шляпочных грибов по 96 признакам выявил «5 независимых случаев развития пластинчатых и 2 трубчатых гименофоров...». При этом «...Агарикоидный тип плодовых тел независимо возник как минимум в 3 группах из изученных родов». И далее: «...ни одна из известных филогенетических схем не подтверждается с позиций проведенного анализа».

Стало ясно, что спор о взаимоотношениях этих макротаксонов как цельных единиц в общем бесперспективен. «Хорошие времена» для систематиков закончились. Решающую роль в смене взглядов на систему грибов, малой частью которой являлись и гастеромицеты, сыграло внедрение молекулярно-генетических методов (геносистематики).

Одной из первых работ, в которой предпринята попытка ревизии системы *Homobasidiomycetes* с помощью методов геносистематики, является статья Д. Хиббета и соавт. (Hibbett et al., 1997). В работе использованы данные секвенирования гена малой рибосомальной субъединицы 81 вида гомобазидиомицетов. В построенном филогенетическом древе показано родство *Scleroderma citrinum* (*Sclerodermataceae*) и *Boletus satanas* (*Boletaceae*); в одну группу попали *Sphaerobolus stellatus* (*Sphaerobolaceae*), *Geastrum saccatum* (*Geastraceae*) и *Pseudocolus fusiformis* (*Clathraceae*);

виды *Cyathus striatus* и *Crucibulum laeve* (*Nidulariaceae*), *Tulostoma macrocephala* (*Tulostomataceae*), *Calvatia gigantea* и *Lycoperdon* sp. (*Lycoperdaceae*) соседствуют с агарикальными в общей группе «euagarics». На основании этого авторы предположили родственность данных групп, в которых шла дивергенция морфологических признаков.

В последующие годы число работ, посвященных молекулярной систематике грибов, росло лавинообразно (Hibbett and Binder, 2002; Moncalvo et al., 2003; Hibbett et al., 2007, и др.). В них с применением дополнительных участков генома в общем были подтверждены выводы о генетическом родстве таксонов, зачастую морфологически очень отличных друг от друга. Помимо изменений в макросистеме базидиомицетов, было сделано немало уточнений на видовом и родовом уровнях.

Важным итогом исследований геносистематиков стала публикация 9-го, а вскоре и 10-го изданий Словаря грибов Айнсворта и Бисби (Kirk et al., 2001; Kirk et al., 2008). Система грибов в этих изданиях претерпела революционные изменения, при этом «традиционным» морфологическим признакам, применявшимся ранее в систематике, придавалась ничтожно малая роль (особенно это заметно в 9-м издании Словаря). Именно это вызвало большую волну критики в сторону «однобокой», строящейся на молекулярно-генетических данных, системы. Здесь уместно привести высказывание А. Антонова: «...любое построенное дерево является лишь филогенетической гипотезой, с некоторой долей вероятности описывающей сходство первичных структур сопоставляемых семантид, но никак не видов организмов» (Антонов, 2006). Безусловно, идеальным выходом явилось бы создание некой консенсусной системы, учитывающей как данные генетики, так и морфологии. В некоторых случаях получается найти морфологические признаки, коррелирующие с результатами секвенирования маркерных участков ДНК. Однако на макроуровне создание такой системы маловероятно.

По всей видимости, 2 параллельные системы грибов будут существовать неопределенно долгое время. «Молекулярно-генетическая» система, вероятно, более точно отражает естественные связи таксонов. В то же время «морфологическая» система имеет право на существование хотя бы по причине своей понятности и доступности. В практическом плане, в частности при определении того или иного таксона, в большинстве случаев безусловно выигрывает морфологический подход. «Поскольку в современных системах растений все более учитывается эволюционная история систематизируемых таксонов, которая по-разному освещается исследователями фенотипов и генотипов растений, речь может идти о параллельном существовании фено- (от «фенотип») и геносистематики (от «генотип») в рамках систематики *sensu lato*» (Антонов, 2002).

Какая же судьба постигла настоящее время Гастеромицеты как таксономическую единицу? Исчезли они подобно мамонтам или сохраняются сейчас в каком-либо виде?

Наиболее крупным таксономическим «наследником» гастеромицетов в современной системе базидиомицетов является подкласс *Phallomycetidae* (Hosaka et al., 2006), включающий 3 порядка гастеромицетов: *Gaeastrales*, *Hysterangiales*, *Phallales*. Еще один порядок, *Gomphales*, включает как гастероидные (*Gautieria*), так и не-гастероидные (*Gomphus*, *Ramaria*, *Clavariodelphus*, *Lentaria* и т.д.) рода. Нужно заметить, что вновь описанные в приводимой статье порядки *Gaeastrales* и *Hysterangiales* предлагались задолго до возникновения молекулярной систематики (Kreisel, 1969; Zeller, 1949), хоть и в несколько ином объеме. Помимо выводов, важных для систематики, в статье Хосаки с соавт. (Hosaka et al., 2006) подтверждается предположение о независимом происхождении фаллоидно-клатроидной формы плодового тела от гипогейных предков.

Судьба остальных «порядков» Гастеромицетов гораздо более скромна. Большинство из них «растворились» в огромном полиморфном семействе *Agaricaceae*. Так произошло с частью *Lycoperdales* (*Lycoperdaceae*, *Mycenastraceae*), *Tulostomatales*, многими *Podaxales*. Представители *Nidulariales* также включены в объем *Agaricaceae*, однако с достаточно низкой топологической

поддержкой. Учитывая и крайне своеобразную морфологию нидуляриевых, вероятно восстановление упраздненного семейства *Nidulariaceae*. В ранге семейств порядков *Agaricales*, *Boletales*, *Russulales* сохранились *Phelloriniaceae*, *Hymenogastraceae*, *Rhizopogonaceae*, *Sclerodermataceae*, *Stephanosporaceae* и некоторые другие. Подавляющее большинство гастероидных таксонов рассматриваются как молодые, произошедшие от предков с шляпко-ножковыми плодовыми телами. Для *Boletales*, однако, вероятна и противоположная схема. Молекулярными методами показано, что гастероидные *Alpova* spp., *Melanogaster tuberiformis*, а также *Paragyrodon sphaerosporus* являются базальными таксонами в болетоидной кладе (Gribusha et al., 2001).

Несколько слов необходимо сказать и об изменениях в понимании границ родов, вызванных молекулярно-генетическими исследованиями. Для примера рассмотрим одну статью, касающуюся изучения филогенетических связей внутри бывшего *Lycoperdaceae* (Larsson and Jeppson, 2008). Хорошей новостью здесь явилось подтверждение состоятельности рода *Bovista*, а также деление его на подроды *Globalaria* и *Bovista*. «Ядро» рода *Calvatia* с типовым видом *Calvatia craniiformis* сохранило свою независимость, хоть некоторые представители (*Calvatia turneri*, *Calvatia cretacea*, *Handkea excipuliformis*) оказались в различных частях филогенетического дерева. Такая картина подтверждает взгляды морфологов на род *Calvatia* как на искусственный таксон (Zeller and Smith, 1964; Calonge and Martin, 1990; Kreisel, 1989, 1992; Lange, 1993). Наиболее дискуссионные результаты получены по роду *Lycoperdon* (рис. 1). Основной сложностью здесь является то, что в субкладе с типовым *Lycoperdon perlatum* попадает всего лишь 2 вида: *L. norvegicum* и *L. marginatum*.

над морфологией, авторы видят два выхода из создавшегося положения: 1) сохранить роды *Vascellum*, *Morganella* и принять *Lycoperdon* s.str. с тремя видами. Остальные представители *Lycoperdon* в таком случае необходимо будет поместить в другой род/рода; 2) объединить все виды *Lycoperdon*, попавшие в разные клады, в достаточно полиморфный *Lycoperdon* s.l. Оба предложенных варианта не идеальны. Первый предполагает создание большого числа новых названий, что крайне нежелательно. Альтернативный выход, в итоге и принятый авторами исследования, хоть и минимизирует «информационный шум» от создания новых комбинаций (большинство представителей других родов просто вернулись к базисимам), однако сильно размывает морфологические границы родов. В первую очередь это касается уже упомянутых *Vascellum* и *Morganella*, а также *Bovistella*, выделяемых как на основе ряда четких морфологических признаков, так и образующих на филогенетическом древе самостоятельные клады.

Заключение

В настоящее время очевидно, что такие признаки, как статизмоспория и ангиокарпное развитие плодовых тел независимо возникали в различных эволюционных линиях базидиомицетов и не являются основанием для объединения гастероидных базидиомицетов в естественную группу (Ребриев, 2005). В то же время термин «гастеромицеты», или «гастероидные базидиомицеты», имеет право на существование наряду с «агарикоидными» и «афиллофоровыми» грибами. Однако существует это понятие уже не в плоскости систематики, а как жизненная форма, или биоморфа. Сохранение деления базидиальных макромицетов на биоморфы оправдано хотя бы практическими соображениями. Идентификация макромицетов ведется по морфологическим признакам плодовых тел, соответственно определительные ключи необходимо строить на основании морфологии, а не на молекулярных данных. Жизненная форма в значительной мере коррелирует и с экологией вида («афиллофоровые» в подавляющем большинстве — ксилосапротрофы и паразиты растений, «агарикоидные» и «гастеромицеты» — сапротрофы и микоризообразователи), что также оправдывает сохраняющееся разделение микологов на афиллофорологов, агарикологов, гастеромицетологов.

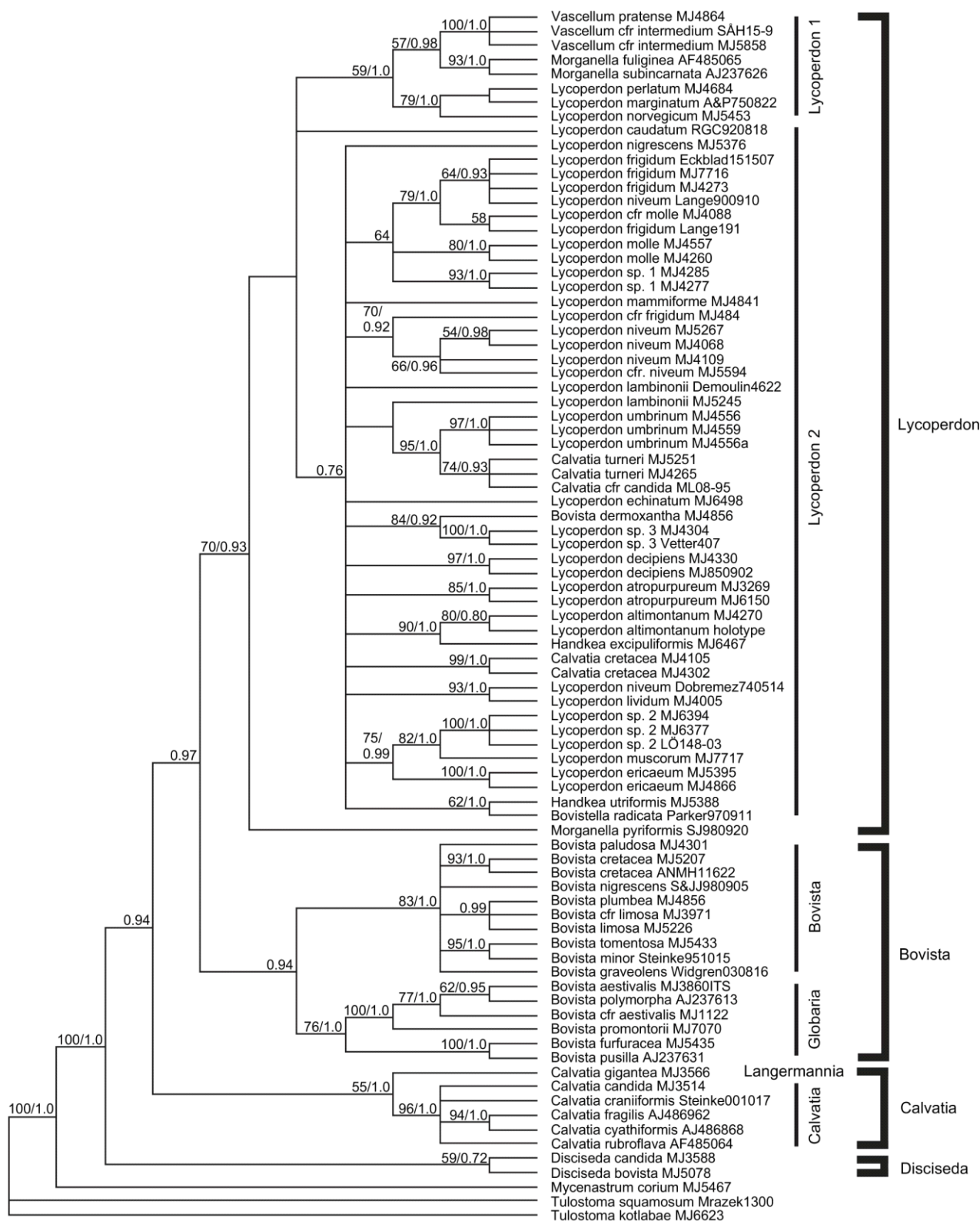


Рис. 1. Консенсусное филогенетическое дерево, построенное по результатам секвенирования ITS и LSU локусов (по: Larsson and Jeppson, 2008).

При этом данная суб-клада топологически ближе к представителям родов *Vascellum* и *Morganella*, нежели к большинству видов *Lycoperdon*. Принимая приоритет молекулярных данных

Вспоминая эпиграф к нашей статье, можно считать пациента — термин «гастеромицеты», — скорее живым, хоть и коренным образом изменившим свое значение. Макротаксон *Gasteromycetes* (*Gasteromicetiidae*) преобразился в биоморфу (или вернее — экобиоморфу). Эта экобиоморфа распространена преимущественно в аридных травяных (*Tulostomataceae*, *Lycoperdaceae*, *Geastraceae*), лесных средиземноморского типа (*Hypogaei*, *Sclerodermataceae*, *Geastraceae*) и тропических (*Hypogaei*, *Nidulariaceae*, *Sclerodermataceae*, *Phallaceae*) биомах. Лесные таксоны с гипогейными плодовыми телами преимущественно являются микоризообразователями, подавляющее же большинство относится к различным вариантам сапротрофов (гумусовые, подстилочные, ксилосапротрофы). Гастеромицетацию мы вслед за Тирсом (Thiers, 1984) объясняем необходимостью приспособления к ксерофильным условиям грассландов и лесов средиземноморского типа. В эволюции *Phallales*, напротив, реализовалась возможность максимально быстрого развития зрелого плодового тела после разрыва перидия. Быстрый вынос глебы с уже зрелыми спорами и привлечение насекомых для распространения спор позволяет «втиснуть» процесс спороношения между частыми тропическими ливнями.

Список литературы

- Антонов А.С. (2002) Геносистематика как альтернатива классической систематике в сб. «Международная научная конференция по систематике высших растений, посвященная 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН, проф. В.Н. Тихомирова (Москва, 28 – 31 января 2002 г.): Тез. докл.», Изд-во Центра охраны дикой природы, М, 8.
- Антонов А. С. (2006) Геносистематика растений, Академкнига, М.
- Бари, А. де- (1872) Морфология и физиология грибов, лишайников и миксомицетов, СПб.
- Бухгольц Ф.В. (1902) Материалы к морфологии и систематике подземных грибов (*Tuberaceae* и *Gasteromycetes* pr. P.), Рига.
- Горовой Л.Ф. (1990) Морфогенез пластинчатых грибов, Наукова думка, Киев.
- Горовой Л.Ф. (2002) Основные модусы эволюции плодовых тел шляпочных грибов: дивергенция, параллелизмы и конвергенция, в сб. «Современная микология в России. Первый съезд микологов России. Тезисы докладов». М, 33.
- Зеров Д.К. (1972) Очерк филогении бессосудистых растений, Наукова думка, Киев.
- Зингер Р. (1939) О новых данных для систематики и филогении *Agaricales* как потомков *Gasteromycetes*. Сов. бот. 1: 95 – 98.
- Коваленко А.Е. (1984) Современные взгляды на филогенетические связи и систематику агариковых грибов в сб. «Эволюция и систематика грибов. Теоретические и прикладные аспекты» (ред. Новотельнова Н. С.), Наука, Л, 118 – 136.
- Ребрюев Ю.А. (2005) Гастеромицеты. Современные взгляды на объем группы и положение в системе Basidiomycetes. Микол. фитопатол. 39 (1): 3 – 10.
- Calonge F.D., Martin M.P. (1990) Notes on the taxonomical delimitation in the genera *Calvatia*, *Gastropila* and *Langermannia* (*Gasteromycetes*). Bol. Soc. Micol. Madrid. 14: 181 – 190.
- Fries E.M. (1836 – 1838) *Epicrisis systematis mycologici, seu synopsis Hymenomycetum, Upsiloniae*.
- Grubisha L.C., Trappe J.M., Molina R., Spatafora J.W. (2001) Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*. V. Phylogenetic relationships in the Boletales inferred from LSU rDNA sequences. *Mycologia* 93 (1): 82 – 89.
- Heim R. (1971) The interrelationships between the Agaricales and *Gasteromycetes* in “Evolution in the higher Basidiomycetes” (ed. Petersen R.H.), 505 – 534.
- Hibbett D. S., Tsuneda A., Murakami S. (1994) The secotioid form of *Lentinus tigrinus*: genetics and development of a fungal morphological innovation. Amer. J. Bot. 81(4): 466 – 478.
- Hibbett D. S., Pine E. M., Langer E., Langer G., Donoghue M. J. (1997) Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 94(22): 12002–12006.
- Hibbett D. S., Binder M. (2002) Evolution of complex fruiting-body morphologies in homobasidiomycetes. Proc. Royal Soc. Lond. 269: 1963 – 1969.
- Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F., Blackwell M., Cannon P. F., Eriksson O. E., Huhndorf S., James T., Kirk P. M., Lücking R., Lumbsch H. T., Lutzoni F., Matheny P. B., McLaughlin D. J., Powell M. J., Redhead S., Schoch C. L., Spatafora J. W., Stalpers J. A., Vilgalys R., Aime M. C., Aptroot A., Bauer R., Begerow D., Benny G. L., Castlebury L. A., Crous R. W., Dai Y.-C., Gams W., Geiser D. M., Griffith G. W., Gueidan C., Hawksworth D. L., Hestmark G., Hosaka K., Humber R. A., Hyde K. D., Ironside J. E., Kõljalg U., Kurtzman C. P., Larsson K.-H.,

- Lichtwardt R., Longcore J., Miadlikowska J., Miller A., Moncalvo J.-M., Mozley-Standridge S., Oberwinkler F., Parmasto E., Reeb V., Rogers J. D., Roux C., Ryvarden L., Sampaio J. P., Schüßler A., Sugiyama J., Thorn R. G., Tibell L., Untereiner W. A., Walker C., Wang Z., Weir A., Weiss M., White M. M., Winka K., Yao Y.-J., Zhang N.** (2007) A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycol. Res.* 111: 509 – 547.
- Hosaka K., Bates S. T., Beever R. E., Castellano M. A., Colgan III W., Domínguez L. S., Nouhra E. R., Geml J., Giachini A. J., Kenney S. R., Simpson N. B., Spatafora J. W., Trappe J. M.** (2006) Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. *Mycologia* 98(6): 949 – 959.
- Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C., Stalpers J. A. (eds.)** (2001) *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. 9-th Edition, CABI Publishing.
- Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. (eds.)** (2008) *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. 10th Edition, CABI-Wallingford.
- Kreisel H. L.** (1969) *Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze*, Jena.
- Kreisel H. L.** (1989) Studies in *Calvatia* complex (Basidiomycetes). *Nova Hedwigia* 48(3 – 4): 281 – 296.
- Kreisel H. L.** (1992) An emendation and preliminary survey of the genus *Calvatia* (Gasteromycetidae). *Persoonia* 14(4): 431 – 439.
- Lange M.** (1993) Classifications in the *Calvatia* group. *Blyttia* 51: 141 – 144.
- Larsson E., Jeppson M.** (2008) Phylogenetic relationships among species and genera of Lycoperdaceae based on ITS and LSU sequence data from North European taxa. *Mycol. Res.* 112: 4 – 22.
- Léveillé J.-H.** (1837) Sur le hymenium des champignons in *Annales des Sciences Naturelles. Botanique (Annals of Natural History. Botanical series.)* 2nd series, 8: 321 – 338.
- Moncalvo J.-M., Vilgalys R., Redhead S. A., Johnson J. E., James T. Y., Aime M. C., Hofstetter V., Verduin S. J. W., Baroni T. J., Thorn R. G., Jacobsson S., Clemençon H., Miller O .K. (Jr.)** (2003) One hundred and seventeen clades of euagarics. *Mol. Phylog. Evol.* 23: 357 – 400.
- Persoon C. N.** (1801) *Synopsis methodica fungorum*, Gottindae.
- Pilát A. (ed.)** (1958) *Flora CSR. B. 1. Gasteromycetes*, Praha.
- Reijnders A. F. M.** (1977) The histogenesis of bulb and trama tissue of the higher Basidiomycetes and its phylogenetic implications. *Persoonia* 9: 329 – 362.
- Reijnders A. F. M.** (2000) A morphogenetic analysis of the basic characters of the Gasteromycetes and their relation to other Basidiomycetes. *Mycol. Res.* 104 (8): 900 – 910.
- Singer R.** (1975) *The Agaricales in modern taxonomy*, Cramer, Vaduz.
- Thiers H. D.** (1984) The secotioid syndrome. *Mycologia* 76: 1 – 8.
- Zeller S. M.** (1949) Keys to the orders, families and genera of the Gasteromycetes. *Mycologia* 41(1): 36 – 58.
- Zeller S. M., Smith A. H.** (1964) The genus *Calvatia* in North America. *Lloydia* 27(3): 148 – 186.

Проблемы внутривидовой систематики агарикомицетов (Agaricomycetes)

Иванов А.И.

Пензенский государственный аграрный университет
rcgekim@mail.ru

Развитие систематики гибов класса агарикомицетов (Agaricomycetes) в последние десятилетия XX в. ознаменовалось выходом в свет большого количества работ монографического характера, посвященных отдельным родам и семействам (Muñoz, 2005; Kalamees, 2011 и др.). Общей тенденцией, свойственной большинству из них, является узкое понимание объема видов, а также отсутствие каких-либо четких унифицированных критериев, определяющих видовой статус.

Исследования, основанные на применении анализа ДНК, показали несостоятельность такого подхода. Многие виды, в том числе принимавшиеся широким кругом исследователей, оказались генетически идентичными. В этой связи вновь актуальной становится концепция П.Н. Головина о том «... что подавляющее число видов у грибов в целом являются сложными систематическими единицами, представленными большим разнообразием мелких подразделений, подчиненных виду и отличающихся друг от друга относительно мелкими признаками» (Головин, 1958).

Внутривидовой полиморфизм у грибов проявляется на уровне кариотипов. В первую очередь он выражается наличием особых мелких В-хромосом, не обязательных в отличие от основных А-хромосом для обеспечения жизнедеятельности. Количество В-хромосом у штаммов одного вида может быть различным, что в итоге может определять их индивидуальные биологические особенности (Камзолкина и Дунаевский, 2015). Кроме того в связи с огромным количеством образующихся спор возникает соответствующее число различных мутаций. Высокая скорость мутационного процесса хорошо изучена у фитопатогенных грибов в первую очередь на примере их адаптации к новым поколениям пестицидов (Дьяков, 1998).

В связи с тем, что агарикомицетам свойственно половое размножение, важным источником новых комбинаций генов, определяющих различные признаки, является половая рекомбинация, проявляющаяся при скрещивании между формами и разновидностями одного вида. Кроме того, в связи с простой организацией геномов грибов вполне вероятным оказывается существование большого количества межвидовых гибридов особенно в богатых видами активно эволюционирующих группах, как например роды *Cortinarius*, *Lactarius*, *Russula* и др. Это вполне логично, т.к. подобное явление широко распространено у высших растений и проявляется именно в подобных таксонах (роды *Hieracklium*, *Potamogeton*, *Salix*, и др.). Этот вопрос требует специальных генетических исследований, однако предположительно можно считать, что некоторые достаточно распространенные виды агарикомицетов являются гибридами, т.к. имеют морфологические признаки базидиом сочетающие в себе признаки гипотетических родительских видов и форм. Например, *Lactarius semisanguifluus* Heim & Leclair сочетает в себе признаки *Lactarius deliciosus* (L.) Gray и *Lactarius deterrimus* Gröger; *Leccinum brunneogriseolum* Lannoy & Estadès; признаки *L. variicolor* Watling и *L. holopus* (Rostk.) Watling.; *Boletus edulis* Bull f. *praecox* — *B. pinophilus* Pilát & Dermek и *B. edulis* Bull. f. *edulis*.

Не всегда промежуточным формам придается таксономический статус. Например, у *Lactarius pubescens* Fr., наряду с типичными белыми плодовыми телами, нередко встречаются экземпляры с розовой окраской, как у близкого вида *L. torminosus* (Schaeff.) Gray однако без свойственных ему концентрических зон. Так в работе К.А. Каламееза при характеристике *L. pubescens* приводятся фотографии обеих вариаций окраски (Kalamees, 2011, p.140).

Процесс образования новых форм, обладающих теми или иными отличиями от типовых у грибов оказывается очень динамичным. Агарикомицеты, в отличие от фитопатогенных микромицетов, представляющие собой более сложные организмы, нередко с многолетним жизненным циклом, изучены в этом плане значительно слабее. Однако нет оснований считать, что указанные выше биологические особенности могут быть не свойственны им.

В отношении агарикомицетов проблема вида и внутривидовых таксонов подробно рассматривается Б.П. Васильковым (1954, 1958, 1965). Однако приниматься эта концепция должна с некоторыми уточнениями. Б.П. Васильков дает подробный анализ таких внутривидовых таксонов, как подвид, разновидность и форма применительно к болетоидным грибам (Васильков, 1958). В отношении подвидов концепция Б.П. Василькова совершенно верна, так как подвид в его классическом смысле предполагает свой ареал и определенную степень изоляции, связанной с наличием непреодолимых препятствий для расселения. Если для плодов и семян сосудистых растений они могут реально существовать, для грибных спор, имеющих микроскопические размеры, их не может быть. Поэтому категорию подвида не имеет смысла использовать в систематике грибов рассматриваемой группы.

В микологической систематике широко используются такие внутривидовые таксоны как форма (*forma*) и разновидность (*varietas*).

По Б.П. Василькову форма отличается от типа по какому-то одному признаку. У разновидности соответственно количество отличительных признаков должно быть большим. Однако, сформулировав достаточно четко различия между вышеназванными таксонами, Б.П. Васильков отдает в своих работах предпочтение форме, как единственной категории, применимой для характеристики внутривидового полиморфизма. Это привело его к ряду ошибок. В частности, при монографическом описании белого гриба (*Boletus edulis* s.l.) среди выделенных 18 форм оказались и формы, и разновидности и хорошие виды, то есть между таксонами различных уровней Б.П. Васильковым был фактически поставлен знак равенства (Васильков, 1966).

Современные методы исследований и связанное с их применением более широкое понимание видов делает актуальной проблему внутривидовой систематики. Вопрос о том, как быть с видами, статус которых не подтвердился генетическими исследованиями, может иметь два решения — либо отказаться от них совсем, либо придать статус внутривидовых таксонов. Первая позиция оказывается наиболее простой. Однако такое решение приведет к тому, что отправленные в «архив» науки виды через какое-то время будут вновь выявляться новыми поколениями исследователей, как классическими, так и ультрасовременными методами. Никак нельзя исключить и тот факт, что применяемые в настоящее время методы анализа ДНК несовершенны и не будут модернизированы в дальнейшем. Поэтому, на мой взгляд, учитывая сложившуюся ситуацию, следует возвратиться к концепции П.Н. Головина и Б.П. Василькова о виде, как «сложной систематической единице, представленной большим количеством мелких подразделений». Этими «подразделениями» и должны быть такие внутривидовые таксоны, как форма и разновидность. Однако между ними необходимо провести четкую границу.

Для уточнения понятия формы нами были проведены специальные исследования. В качестве модели использовался *Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach. Это наиболее удобный объект, который сочетает в себе внутривидовой полиморфизм и способность образовывать полноценные плодовые тела на стандартном компосте.

В ходе полевых исследований, проводившихся на территории Пензенской области, было выявлено шесть морфологических форм этого вида: коричневая крупноплодная и коричневая мелкоплодная, кремовая крупноплодная и кремовая мелкоплодная, белая крупноплодная и белая мелкоплодная. Все они обитали в сходных экологических условиях — на кучах полуперевшего солоमистого навоза, который в массе скапливался на фермах в 80 – 90-е годы XX в. при подстилочном содержании скота. Из всех шести форм были выделены мицелиальные культуры и на их основе получен зерновой мицелий. Он использовался для инокуляции стандартного компоста в шампиньоннице. Плодоношение происходило в одинаковых микроклиматических условиях. Во всех вариантах опыта были получены плодовые тела, признаки которых соответствовали исходным культурам. Это подтвердило их наследственную природу, что делает правомерным считать указанные выше фенотипы внутривидовыми таксонами — формами (Иванов и Москалец, 1996).

Описанный характер внутривидового полиморфизма свойственен не только *Agaricus bisporus*, но и другим видам агарикомицетов. Это подтверждается исследованиями ДНК близких видов, проведенными в последние годы.

Например, было показано, что *Leccinum versipelle* (Fr. & Hök) Snell var. *versipelle*, *L. versipelle* var. *flavescens* Lannoy & Estadès и *L. percandidum* (Vassilkov) Watling идентичны генетически и должны рассматриваться как формы отличающиеся по пигментации шляпки, которая наиболее ярко выражена у *Leccinum versipelle* var. *versipelle*, у *L. versipelle* var. *flavescens* выражена слабее, а у *L. percandidum* отсутствует полностью (Bakker, 2005). В связи с этим номенклатурный статус последнего вида должен быть понижен до внутривидового таксона — формы. Это вполне обосновано, так как указанные выше таксоны занимают одни и те же экологические ниши и плодоносят практически синхронно.

Различия в интенсивности окраски у агарикомицетов распространены достаточно широко. Часто они используются как основание для выделения внутривидовых таксонов — форм. Например, у *Suillus luteus* Roussel описана белая форма — *S. luteus* f. *alba* Wasser et Soldatova, у *Gyroporus cyanescens* (Bull.: Fr.) Quél. — *G. cyanescens* f. *lacteal* (Lev.) Quél. У *Boletus erythropus* Pers., имеющего коричнево-черную окраску шляпки, выделяется *B. erythropus* subsp. *discolor* (Quél.) Dermek с желтой кутикулой.

Светлоокрашенным или белым, непигментированным формам не всегда придается номенклатурный статус. Например, они известны у *Boletus reticulatus* Schaeff и *Leccinum albobostipitatum* den Bakker & Noordel. Рисунок с изображением последней имеется в работах А. Дермека и А. Пилата (Dermek and Pilat, 1974, табл. 97) и А.И. Иванова (Иванов, 2014, табл. VIII).

Такой признак как размер базидиом при описании внутривидовых таксонов использовать довольно сложно, так как он сильно варьирует под влиянием условий окружающей среды. Однако у некоторых видов имеются достаточно ярко выраженные мелкоплодные формы, которые описаны как внутривидовые таксоны. В частности, для *Tylopilus felleus* известна разновидность *T. felleus* var. *minor* (Cooker et Beers) Pilat et Dermek. На наш взгляд уместней было бы ее квалифицировать как «forma», а не «varietas». Мелкоплодные формы, не имеющие номенклатурного статуса, есть также у *Leccinum scabrum* и *L. holopus* (Rostkovius) Watling,. Изображение последней имеется в работе А. Дермека и А. Пилата (Dermek and Pilat, 1974, табл. 87).

То же самое следует сказать о гигантизме. Этот признак используется значительно реже при выделении внутривидовых таксонов. Однако имеются примеры описания на этом основании, как разновидностей, так и форм (*Flammula carbonaria* var. *gigantea* J. E. Lange *Lepiota acutesquamata* f. *gigantea* Pilát). Проявление гигантизма обычно проявляется при адаптации видов к антропогенным сообществам. Например, на отдельных мицелиях *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. в условиях лесополос из березы повислой встречаются гигантские плодовые тела диаметром до 30 см, превышающие средний размер в 2 – 2,5 раза. Они не являются модификацией, т.к. встречаются группами ежегодно в одних и тех же местах наряду с типовой формой. Это же явление наблюдается у *Hygrophorus hypothejus* Fr. в культурах сосны. Т.е в данном случае проявляется динамика генотипов при изменении условий обитания, которая хорошо изучена у фитопатогенных грибов (Дьяков, 1998).

Резюмируя сказанное, следует подчеркнуть, что форма это наследственное отклонение от типа по одному или нескольким морфологическим признакам. Какие-либо эколого-биологические особенности не характерны для форм одного вида. Они обитают обычно в одних и тех же экотопах и плодоносят, как правило, синхронно. Однако как светлоокрашенные или непигментированные, так и карликовые, и гигантские формы встречаются значительно реже типовых.

Внутривидовой полиморфизм проявляется не только на уровне базидиом. Он характерен и для вегетативных мицелиев. Например, разным штаммам *Agaricus bisporus* и *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm свойственен различный тип колоний. Кроме того они не редко отличаются друг от друга по скорости роста, требованиям к условиям окружающей среды (Гарибова и др. 1989; Иванов, 1992).

В некоторых случаях отклонения от типа может затрагивать репродуктивные структуры, в частности споры. Например, *Xerocomellus chrysenteron* (Bull.) Šutara и *X. porosporus* (Imler ex Watling) Šutara имеют практически одинаковые признаки плодовых тел и экологию. Единственным ярким отличием *X. porosporus* является наличие поры или вернее выемки в верхней части споры, что является вернее всего проявлением одной лишь мутации.

Одним из важных диагностических признаков, используемых при описании видовых и внутривидовых таксонов, является количество спор на базидиях. Виды на основе этого признака описывались в тех случаях, когда формы с четырехспоровыми базидиями еще были не найдены, например, *Lactarius bisporus* Verbeke & F. Hampe, *Panaeolus bisporus* (Malençon & Bertault) Ew. Gerhardt, *Coprinnellus bisporus* (J.E. Lange) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson *Cortinarius bisporus* Ballero, Contu & Poli и др. В другом случае, когда двуспоровые формы обнаруживались у видов, типы которых имели четырехспоровые базидии, обычно описывались внутривидовые таксоны различного ранга. Например, *Oudemansiella amygdaliformis* var. *bispora* (R.H. Petersen & Nagas.) Zhu L. Yang, G.M. Muell., G. Kost & Rexer, *Simocybe argillacea* f. *bispora* E. Horak, *Rimbachia arachnoidea* subsp. *bispora* (Singer) Redhead. Споры, развивающиеся на двуспоровых базидиях, имеют два ядра и потому оказываются крупнее тех, формирование которых происходит на четырехспоровых базидиях. Поэтому двуспоровые формы будут отличаться от типовых не только строением базидий, но и таким важным с точки зрения классической систематики признаком как размер спор. Учитывая сказанное, возникает необходимость в молекулярно-генетических исследованиях видов, выделенных на основе двуспоровости базидий, т.к. исходя из сказанного выше, их самостоятельность вызывает сомнение. Это связано с тем, что некоторым видам агарикомицетов свойственны различные типы жизненных циклов. Наиболее детально это явление изучено у *Agaricus bisporus* (Волкова и др., 2003). У этого вида чаще встречаются амфиталлические или двуспоровые штаммы. Гораздо реже обнаруживаются штаммы, имеющие четырех споровые базидии и соответственно гетероталлический жизненный цикл (Kerrigan et.al., 1994). Вероятно, разные жизненные циклы свойственны многим видам агарикомицетов, и *Agaricus bisporus* в этом плане далеко не уникален. В связи с этим, выявление амфиталлических форм у различных видов агарикомицетов интересно не только с точки зрения изучения внутривидового полиморфизма, но и с позиций понимания биологии развития грибов данной группы.

Генетически закрепленные признаки, которые могут служить основанием для выделения форм, следует отличать от модификаций, являющихся проявлением нормы реакции отдельных генов под влиянием факторов окружающей среды. Среди признаков, имеющих таксономическую значимость, наиболее широкую норму реакции имеет признак окраски кутикулы шляпки. Например, один и тот же штамм *Pleurotus ostreatus*, в зависимости от температуры в культивационном помещении может иметь разную окраску кутикулы. При повышенных температурах (20 – 22° С) окраска будет светло-серой или почти белой, при оптимальных температурах (15 – 17° С) — типичной, т.е. серой, при низких температурах (8 – 12° С) — почти черной. Модификационная изменчивость затрагивает и другие признаки кутикулы. Например, при недостаточной влажности воздуха в культивационном помещении у *Agaricus bisporus* поверхность шляпки покрывается волокнистыми чешуйками. У некоторых видов (*A. arvensis* Schaeff., *A. xantodermus* Genev., *Boletus reticulatus* Schaeff. и др.) в сухую погоду кутикула ареолирует, т.е. растрескивается на фрагменты, покрываясь как бы сеточкой трещин.

С модификационной изменчивостью могут быть связаны размеры и пропорции плодовых тел. Например, первые плодовые тела в начале волны плодоношения могут иметь размер значительно больше среднего. Это объясняется тем, что примордии, которые сформировались первыми, активно используют запас питательных веществ накопленный мицелием, не встречая конкуренции. Это явление достаточно часто наблюдается в природе и широко известно в шампиньоноводстве. Если эти первые, так называемые «принципиальные грибы» не будут удалены, они достигают гигантских размеров. Их вес может составлять 0,5 кг и более. Гигантизм может быть связан и с погодными условиями. В том случае, если плодоношению грибов предшествовала засуха, личинки мицетофагов при первой волне плодоношения обычно отсутствуют. Не пораженные ими плодовые тела живут и соответственно растут дольше, чем обычно. Плодовые тела, развивающиеся в конце плодоношения, обычно имеют меньший размер и несколько иные пропорции: более тонкие и вытянутые ножки, менее мясистые шляпки и т.п.

Модификационная изменчивость проявляется у разных видов не одинаково. В качестве примера вида, морфологические признаки плодовых тел которого имеют очень широкую норму реакции, можно рассмотреть *Boletus reticulatus* (Иванов, 1988; Иванов, 2014). В начале волны

плодоношения, особенно во влажную погоду его плодовые тела имеют толстую ножку и мясистую шляпку с кутикулой интенсивно окрашенной в коричневый цвет. Уже в середине волны плодоношения, и особенно в ее конце, окраска кутикулы становится светлой серовато-коричневой, поверхность ее ареолирует, ножка вытягивается, шляпка становится менее мясистой, т.е. плодовое тело принимает иные пропорции. Проявлению описанных изменений способствует жаркая сухая погода. В связи этим плодовые тела, собранные в одном и том же месте в разное время, могут сильно отличаться друг от друга по морфологическим признакам, что ведет к определенным ошибкам при описании таксонов. Например, описанные выше плодовые тела *Boletus reticulatus*, развивающиеся в начале волны плодоношения, особенно во влажную погоду были описаны Б.П. Васильковым как *B. edulis* Bull. f. *quercicola* Vassilkov, а выросшие в конце волны в сухую погоду как *B. edulis* f. *reticulatus* (Schaeff.) Vassilkov (Васильков, 1966).

Поэтому, выделяя внутривидовой таксон, следует убедиться, что присущие ему признаки, проявляются независимо от погоды и сроков плодоношения. Плодовые тела, которым они присущи, как было показано выше, должны образовывать компактные группы, что указывает на их принадлежность к одному мицелию. Если же базидиома, имеющая те или иные отклонения, развивается среди нормальных базидиом в единственном числе, это вернее всего проявление соматической мутации и придавать ей таксономическое значение не имеет смысла.

Понятие разновидность (*varietas*) является более сложным, чем форма (*forma*). Отличия от типа здесь затрагивают не только морфологические признаки. Например, у микоризообразующих грибов, это связь с различными древесными породами, или приуроченность к каким-то определенным экотопам. Наиболее ярким примером в этом отношении может быть *Boletus edulis* Bull. — один из самых полиморфных видов. *Boletus edulis* f. *piceicola* Vassilkov отличается от других разновидностей белого гриба темной окраской шляпки и предпочтением в качестве партнера по симбиозу ели, *B. edulis* var. *praecox* Vassilkov имеет светлую окраску кутикулы шляпки, менее массивное плодовое тело и в качестве партнера по симбиозу предпочитает сосну и бедные гумусом, очень кислые песчаные почвы. *Boletus edulis* subsp. *clavipes* (Peck) Singer наряду с существенными морфологическими отличиями предпочитает в качестве партнера по симбиозу березу пушистую и хорошо увлажненные болотно-торфяно-глеевые почвы. Однако не смотря на такие отличия, названные разновидности имеют сходное строение ДНК и не могут считаться самостоятельными видами (Федосова и Коваленко, 2014).

Разновидности, отличающиеся от типовых предпочтением другого партнера по симбиозу и характеризующиеся определенными морфологическими отличиями, имеются у многих видов агарикомицетов. Обычно их таксономический статус оценивается по-разному. Например, *Leccinum duriusculum* (Schulz) Singer, образующий микоризы не с осинкой, а с тополем белым, характеризуется более массивным и крупным плодовым телом и светло серой ареолирующей кутикулой шляпки и выделяется как разновидность, *L. duriusculum* var. *robustum* Lamney et Estades. При расселении *Lactarius controversus* Pers.:Fr. — типичного обитателя осиновых лесов в лесополосы из тополя душистого также наблюдается изменение морфологических признаков. Плодовые тела этого гриба в этих условиях отличаются от типовой формы слабой выраженностью или полным отсутствием концентрических зон на шляпке, сухой кутикулой покрытой вросшими частицами лесной подстилки и более крупным и мясистыми плодовыми телами. Однако эта разновидность не имеет официального таксономического статуса.

Морфологические отличия у разновидностей образующих микоризы с разными видами древесных растений наблюдаются у многих видов агарикомицетов, например, у *Amanita rubescens* Pers, *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., *Suillus luridus* (Schaeff.) Murrill и др. Вероятно, здесь имеет место динамика генотипов, хорошо известная у фитопатогенных грибов при смене хозяев (Дьяков, 1998).

Оценивая иерархическую значимость рассматриваемых таксонов, следует подчеркнуть, что разновидность имеет более высокий статус, чем форма. Разновидности, имеющие экологические и физиологические особенности, адаптированы к определенным экологическим нишам, то есть обладают некоторыми свойствами видов. Поэтому они должны обязательно фиксироваться, так как за ними могут скрываться виды-двойники. Примером тому может служить, описанный

недавно *Leccinum albobipitatum* den Bakker & Noordel, внешне очень похожий на *L. Aurantiacum* (Bull.) Gray. По данным генетических исследований он является хорошим видом, хотя ранее его не отличали от *L. aurantiacum* (Bakker, 2005).

Таким образом, понятие формы и разновидности в каждом конкретном случае следует разграничивать и при необходимости делать соответствующие номенклатурные комбинации. Это позволит избежать путаницы при объединении видов, тенденция к которому наметилась в связи с широким использованием молекулярно-генетических методов исследований.

Изучение внутривидового полиморфизма имеет большое значение при региональных микологических исследованиях. Оно позволяет определить территории, в условиях которых происходило формирование тех или иных видов. Это подтверждается результатами исследований генетических маркеров, которыми могут служить фракции эстераз. Сотрудниками кафедры микологии и альгологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова было показано, что 20 дикорастущих штаммов *Agaricus bisporus*, выделенных в условиях лесостепной зоны в пределах Пензенской области, имели индекс генетического разнообразия Шеннона в 2.5 раза более высокий, чем у 26 штаммов культивируемых сортов европейской селекции. Поэтому с большой долей вероятности можно утверждать, что в условиях лесостепной зоны европейской части России существуют генетически дивергентные популяции *Agaricus bisporus*, представляющие собой бесценный материал для селекционной работы (Можина и др. 1993; Грубе и др., 1997).

Таким образом, изучение внутривидового полиморфизма у агарикомицетов представляет большой интерес не только с позиций фундаментальной науки, но и имеет практическое значение, а разработка четких критериев определяющих признаки внутривидовых таксонов представляет собой один из важнейших теоретических аспектов систематики грибов рассматриваемого класса.

Список литературы

- Васильков Б.П. (1954.) Опыт изучения вида у шляпочных грибов на примере осиновика — *Krombholzia aurantiaca* (Rogues) Gilb. *Ботан. Журн.* 5: 681 – 693.
- Васильков Б.П. (1958) О виде у шляпочных грибов. В сб. «Проблема вида в ботанике» Изд-во АН СССР. М-Л, 85 – 101.
- Васильков Б.П. (1965) О внутривидовых таксонах на примере изучения белого гриба *Boletus edulis* Fr. *Ботан. Журн.* 12: 5 – 11.
- Васильков Б.П. (1966.) Белый гриб. Опыт монографии одного вида. Наука, М-Л.
- Волкова В.Н., Камзолкина О.В., Козлова М.В., Дьяков Ю.Т. (2003) Сравнительная кариология штаммов *Agaricus bisporus* с разными типами жизненного цикла. *Микол. фитопатол.* 37 (1): 26 – 29.
- Гарибова Л.В., Барсукова Т.Н., Иванов А.И. (1989) Эколого-биологическая характеристика *Pleurotus ostreatus*. *Биол. науки.* 7: 73 – 77.
- Грубе Е.Т., Камзолкина О.В., Дьяков Ю.Т., Сафрай А.И. (1997) Исследование хозяйственно-ценных признаков культивируемого шампиньона *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach. *Микол. фитопатол.* 31 (3): 26 – 29.
- Головин П.Н. (1958) Понятие о виде в микологии. Проблема вида в ботанике. Изд-во АН СССР, М-Л.
- Дьяков Ю.Т. (1998) Популяционная биология фитопатогенных грибов. ИД «МУРАВЕЙ», М.
- Иванов А.И. (1988) Белый гриб в лесной и лесостепной зоне европейской части СССР. *Микол. фитопатол.* 25 (5): 404 – 409.
- Иванов А.И. (1992) Биота макромицетов лесостепи правобережного Поволжья. Автореф. докт. дисс. МГУ, М.
- Иванов А.И. (2014) Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок *Boletales*, РИО ПГСХА.
- Иванов А.И., Москалец П.В. (1996) Дикорастущий *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach в условиях лесостепи правобережного Поволжья. *Микол. фитопатол.* 30 (5): 18 – 23.
- Камзолкина О.В., Дунаевский Я.Е. (2015) Биология грибной клетки: Учебное пособие. Товарищество научных изданий КМК, М.
- Можина И.А., Белякова Г.А., Фернал М.С., Дьяков Ю.Т. (1993) Маркирование сортов и дикорастущих штаммов культивируемого шампиньона *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach изоферментами эстеразы. *Биол. науки.* 11 (1): 31 – 40.
- Федосова А.Г., Коваленко А.Е. (2014) Секция *Boletus* рода *Boletus* в России: видовой состав, морфология, экология, филогения. *Микол. фитопатол.* 48 (2): 86 – 106.
- Bakker H.C. (2005) Diversity in *Leccinum*. A molecular phylogenetic approach. National Herbarium, Wageningen, Netherlands.
- Dermec A., Pilat A. (1974) Hribovitehuby. Bratislava, Veda.
- Kalamees K. (2011) Riisikad. The genus *Lactarius* in Estonia. Tartu.
- Kerrigan R.W., Imbernon M., Callas P., Billete C., Oliver J.M. (1994) The heterotallic life cycle of *Agaricus bisporus* var. *burnetii*, inheritance of its tetrasporic trait. *Exp. Mycol.* 18: 193 – 210.
- Philips R. (1981) Mushrooms and other fungi of Great Britain and Europ. London.

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

Морозова О.В.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В настоящее время выделяют по меньшей мере 22 различных концепции вида, подробный обзор которых с установлением иерархии и взаимосвязей между ними дал Mayden (1997). Прежде всего, он различал теоретические (первичные) концепции и операционные (вторичные). Доминирующей теоретической является эволюционная концепция вида (Evolutionary Species Concept), основанная на дарвиновской теории эволюции. Она рассматривает вид как «единую 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» (Simpson, 1961; Wiley, 1978, цит. по: Mayden, 1997). Однако эта концепция не предусматривает критериев для распознавания видов. В отличие от теоретических, операционные концепции вида дают такие возможности. К ним относятся наиболее популярные морфологическая, биологическая и филогенетическая концепции вида. В их основе также лежит эволюционная теория, но они дают возможность различать виды. Чтобы подчеркнуть различия между теоретическими и операционными концепциями вида Тейлор с соавторами (Taylor et al., 2000) предлагают рассматривать последние как методы «распознавания вида»: морфологическое распознавание видов (Morphological Species Recognition), основанное на анализе фенотипических признаков, биологическое распознавание видов (Biological Species Recognition), анализирующее системы скрещивания, и филогенетическое распознавание видов (Phylogenetical Species Recognition). Филогенетический анализ, лежащий в основе последнего, наиболее близко подошел к распознаванию видов в соответствии с эволюционной концепцией вида, так как изменения в последовательностях ДНК могут быть распознаны до того, как станут заметными изменения в морфологии или системе скрещивания.

До последнего десятилетия в систематике рода *Entoloma* (Fr.) P. Kumm. для распознавания видов применялись, главным образом, морфологические критерии. Использование биологического распознавания видов в роде *Entoloma* ограничено невозможностью поддерживать чистые культуры этих грибов. На основе морфологического распознавания видов в пределах этого, второго по величине, агарикоидного рода было описано более 1000 видов (Kirk et al., 2008), встречающихся в самых различных местообитаниях от Арктики и высокогорных лугов до хвойных, широколиственных и тропических лесов, а также в рудеральных местообитаниях, с самыми разнообразными и жизненными стратегиями — от сапротрофов на различных субстратах до паразитов и микоризообразователей. Род включает представителей не только с агарикоидными плодовыми телами, но и с гастероидными, плевротоидными и цифеллоидными. Сильной стороной морфологического распознавания вида является огромное количество материала для сравнения, ведь именно этот подход был основным на протяжении длительного промежутка времени. Слабой стороной этого подхода оказывается тот факт, что виды, распознаваемые таким образом, часто содержат в себе несколько видов, выделяемых посредством филогенетического анализа. Нередки и обратные случаи, когда несколько морфологических видов, с точки зрения филогенетического распознавания оказываются одним видом.

Комплексный филогенетический анализ семейства *Entolomataceae* впервые был проведен Ко-Дэвидом с соавторами (Co-David et al., 2009) на основе молекулярных маркеров *nLSU*, *rpb2*, *mtSSU*. В работе были намечены основные направления, по которым далее стала развиваться систематика семейства. Было показано, что парафилия в семействе *Entolomataceae* выявляется на самых разных уровнях, вызывая необходимость более детального изучения выделяемых ранее таксономических подразделений, переоценки их рангов и

иерархии. Что касается семейства в целом, то большая часть проведенных на данный момент филогенетических исследований подтверждают его монофилию и его положение в пределах *Tricholomataceae* s.l., сестринское к *Lyophyllaceae* (Matheny et al., 2006, Co-David et al., 2009, Baroni and Matheny, 2011; Alvarado et al., 2015). Исключение составляет работа Барони с соавторами (Baroni et al., 2011), в которой семейство *Entolomataceae* оказалось парафилетическим.

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 внутривидовой 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). В то же время Барони и Матени (Baroni and Matheny, 2011) подтверждают выявленное еще Ко-Дэвидом с соавторами (Co-David et al., 2009) положение гастероидного (*Richoniella asterospora* (Coker et Couch) Zeller et C.W. Dodge) и цифеллоидного (*Rhodocybella rhododendri* T.J. Baroni et R.H. Petersen) таксонов в пределах рода *Entoloma* s.l. и создают соответствующие комбинации для поддержания монофилии этого рода.

Серьезной проблемой в изучении рода *Entoloma* является чрезвычайно высокая вариабельность морфологических признаков на видовом уровне, часто приводящая к излишнему описанию новых таксонов. В то же время нередки случаи конвергентного сходства между филогенетически удаленными таксонами. Seriously усложняет работу отсутствие или плохая сохранность типового материала, связанные с давностью описаний. Поступающие новые молекулярные данные выявляют несоответствие между традиционной морфологической и современной филогенетической концепциями видов. 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, *tefla*, 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.

Разрешению ситуации в базальной */prunuloides* кладе, морфологически соответствующей секции *Entoloma* (Fr.) P. Kumm. подрода *Entoloma* (Fr.) P. Kumm. (Noordeloos, 1992, 2004), посвящена работа Моргадо с соавторами (Morgado et al., 2013). Авторами были рассмотрены морфологические виды, предположительно представлявшие комплексы родственных видов: *E. prunuloides* (Fr.) Quél. (типовой вид рода), *E. bloxamii* (Berk. et Broome) Sacc., *Entoloma sinuatum* (Fr.) P. Kumm. и *E. nitidum* Quél. Целью исследования было выявить филогенетические виды, проследив их географическое распространение, и определить, какие морфологические признаки являются значимыми для разграничения этих видов.

Комплексы *Entoloma prunuloides* (с бурыми базидиомами различных оттенков) и *E. bloxamii* (с синими базидиомами) оказались полифилетическими, и показав тем самым низкую таксономическую ценность цвета базидиом, в том числе и присутствия синего пигмента. Европейский вид *E. ochreoprunuloides* Morgado et Noordel. (ранее известный как *E. prunuloides* var. *obscurum* Arnolds et Noordel.) оказался сестринским *E. bloxamii*, а в одной

кладе с собственно *E. prunuloides* оказались североамериканские представители комплекса *E. bloxamii*. Из *E. prunuloides* в качестве самостоятельных выделены виды с северо-американским распространением: *E. pseudoprunuloides* Morgado et Noordel. и *E. fumosobrunneum* Morgado et Noordel. Комплекс *E. bloxamii* распался на три линии и оказался представленным пятью филогенетическими видами, три из которых встречаются в Европе (*E. bloxamii*, *E. caesiolamellatum* (Wölfel et Noordel.) Noordel. et Morgado и *E. madidum* Gillet) и два, оставшихся неописанными, — в Северной Америке. Морфологические различия между видами состоят в размере спор, окраске базидиом и ее изменении по мере их созревания.

Комплекс *Entoloma sinuatum*, характеризующийся крупными трихоломоидными плодовыми телами с желтыми пластинками, оказался представленным как минимум пятью филогенетическими видами. Все европейские коллекции кластеризовались вместе с высокой поддержкой. В то же время американские коллекции сформировали несколько клад, как сестринских, включая *E. subsinuatum* Murrill, *E. whiteae* Murrill и неописанные еще виды, так и филогенетически более отдаленных *E. albidum* Hesler и *E. flavifolium* Peck, вплоть до изолированных от основной клады (*E. luridum* Hesler).

Entoloma nitidum, согласно более ранним исследованиям (Co-David et al., 2009) оказывается в другой, чем рассмотренные выше виды, но сестринской к ним кладе. Базальное положение этой клады и особенности морфологии спор у сгруппированных в ней видов дали основание американским исследователям (Baroni et al., 2011) описать новый род *Entocybe* с морфологией спор промежуточной между *Entoloma* и *Rhodocybe*, что, с нашей точки зрения, преждевременно, так как и этот новый род оказывается парафилетическим, и границы его пока четко не определены. В комплексе *E. nitidum* филогенетические различия между европейскими и североамериканскими популяциями оказались незначительными. В то же время австралийские коллекции выделились в отдельную кладу, в пределах которой обособились три вида: *E. haastii* G. Stev., *E. coeruleogracilis* G.M. Gates et Noordel. и *E. gracilior* Noordel. et G.M. Gates.

Таким образом, исследование выявило в комплексах видов секции *Entoloma* четкие филогеографические линии, ранее не выделяемые. Было показано, что виды, растущие в Австралазии, не встречаются в Северном полушарии. Австралазийские виды сгруппировались в пределах одной клады в базальном положении к родственным голарктическим видам, что, вероятно, говорит об их анцестральной позиции. Большинство североамериканских коллекций представляли отличные от европейских виды, хотя в ряде случаев достаточно близкие и, очевидно, возникшие в результате аллопатрической специализации. Важно также, что выявленные филогенетические виды поддержаны морфологическими диагностическими признаками, поэтому в данном случае нельзя говорить о настоящих криптических видах (Morgado et al., 2013).

Еще одна группа видов, рассматриваемая ранее как секция *Rhodopolia* (Fr.) Noordel. подрода *Entoloma*, была проанализирована в работе Кокконена (Kokkonen, 2015). Еще Ко-Дэвид с соавторами (Co-David et al., 2009) показали полифилетичность подрода *Entoloma* и изолированное от */prunuloides* клады (включающей типовой вид подрода *Entoloma*) положение секции *Rhodopolia*. Поэтому в рассматриваемой работе секция была возведена в ранг подрода (*Entoloma* subgenus *Rhodopolia* (Fr.) Noordel. ex Kokkonen), куда вошли также виды секций *Polita* Noordel., *Pseudonolanea* Largent, *Typodochroa* Largent, *Lividoalbum* Largent. Было показано, что ряд морфологических видов подрода представляют собой комплексы филогенетически близких таксонов, которые и были описаны с опорой преимущественно на молекулярные данные: близкий к *E. rhodopolium* (Fr.) P. Kumm. вид *E. paragaudatum* Kokkonen характеризуется произрастанием на карбонатных почвах, в */majaloides-lividoalbum* кладе, кроме возможно конспецифичной с *E. lividoalbum* (Kühner et Romagn.) Kubička *E. saussetiense* Eyssart. et Noordel., описаны *E. lupinum* Kokkonen и *E. radicipes* Kokkonen, близкий к неморальному *E. griseorugulosum* Noordel. et Fernández Sas. северный вид *E. boreale* Kokkonen. В то же время *E. sericatum* (Britzelm.) Sacc. и *E. majaloides* P.D. Orton оказались в значительной степени морфологически вариабельными, и описанные ранее

морфовиды *E. myrmecophilum* (Romagn.) M.M. Moser, *E. subarcticum* Noordel., *E. bipelle* Noordel. et T. Borgen, *Rhodophyllus svrcekii* Pilát, *R. subsepiaceus* Kühner var. *incrustedus* Kühner на основании сравнения последовательностей ДНК типовых образцов должны рассматриваться как синонимы *E. sericatum*, а *E. subsepiaceus* Kühner и *E. kallioi* Noordel. — как синонимы *E. majaloides*. Сложность оценки диагностической значимости варибельности признаков (как интра- или инфра-видовой) — одна из особенностей изучения систематики рода *Entoloma*.

Важной составляющей любого таксономического исследования является изучение типового и аутентичного материала. Особое значение это приобретает в филогенетических исследованиях. Учитывая неоднозначность трактовки морфологических данных и наличие криптических видов, только сходство последовательностей ДНК (варибельность которых имеет достаточную разрешающую способность на уровне вида — обычно это ITS1-5.8S-ITS2 участок ядерной ДНК или *tefla*) с типовой может относительно однозначно говорить о принадлежности образца к определенному виду. Для того чтобы показать, что какие-то виды являются синонимами, необходимо показать идентичность последовательностей ДНК типовых образцов этих видов. При построении филогенетического дерева остальной имеющийся материал как бы нанизывается на основу, составленную из последовательностей ДНК типовых образцов. Однако нередко случаи, в том числе и в роде *Entoloma*, когда при публикации вида голотип не был обозначен или типовой материал оказался утраченным, или он находится в неудовлетворительном состоянии. Часто это касается наиболее обычных видов, описанных еще в XVIII или XIX веке. В этих случаях выбирается лектотип из аутентичного материала, если таковой имеется, или обозначается неотип из географически близкого материала. В случае неудовлетворительного состояния типового образца назначается эпитип. Во всех этих случаях ответственность исследователя, очень часто оказывающегося перед выбором, значительна, ведь от него зависит дальнейшая трактовка вида, сохранение его привычной интерпретации или ее изменение.

С ситуацией выбора столкнулась и автор рассматриваемой статьи (Kokkonen, 2015). Всего ей удалось изучить 58 типовых образцов, для 42 получить последовательности ДНК, что обуславливает значительную ценность проделанной работы. Специальной обработки требовал комплекс видов с небольшими плодовыми телами более или менее клитоцибоидной формы, обитающих во влажных местах — зарослях ольхи, ивы, среди мхов — секции *Polita* Noordel. В работе секция была довольно сильно трансформирована, но для принятия окончательных решений необходимо продолжение исследований, так как результаты филогенетического анализа наложились на проблему отсутствия типов и необходимости их обозначения. Рассмотрим ситуацию с *Entoloma caccabus* (Kühner) Noordel. Аутентичный материал, который мог бы быть выбран лектотипом для этого вида, собранный Кюннером в типовом местонахождении, включал три образца, принадлежащих к разным видам. К. Кокконен (K. Kokkonen, 2015) выбрала тот из них, который по макро- и микроморфологическим признакам (главным образом по наличию обильного внутриклеточного пигмента и по форме спор) наиболее, по ее мнению, соответствовал протологу. Филогенетический анализ показал положение этого образца далеко за пределами подрода *Rhodopolia*, и, как выяснилось позднее, образцы с хейлоцистидами (*E. fridolfingense* Noordel. et Lohmeyer) оказались ему конспецифичными. Возможно, хейлоцистиды в материале Кюннера были пропущены из-за плохой сохранности образца. Негативным моментом является то, что в результате такого выбора лектотипа полностью меняется интерпретация вида. Так как наличие хейлоцистид противоречит протологу *R. caccabus*, этот выбор создал спорную ситуацию, выходом из которой могут быть или процедура консервации названия с другим типом, или внесение дополнений в протолог. Еще один вид, *E. paludicola* (P.D. Orton) Romagn., рассматривался ранее в качестве синонима *E. caccabus* (Noordeloos, 1992), но филогенетический анализ показал, что это самостоятельный вид, не соответствующий ни старой, ни новой трактовке *E. caccabus*.

Еще одно филогенетическое исследование было проведено в подроде *Nolanea* (Fr.) Noordel. — были рассмотрены комплекс видов, близких к распространенному и обычному луговому виду *Entoloma sericeum* Quél., и группа видов с хейлоцистидами по краю пластинок, родственных *E. hebes* (Romagn.) Trimbach (Vila et al., 2013). Ранее распознаваемая как один морфовид *E. sericeum* распалась на, как минимум, четыре филогенетических вида. Так как тип вида отсутствовал, была необходима типификация, которая была проведена в несколько этапов. Для этого вида сохранился аутентичный материал в виде оригинальных рисунков Буйара (Bulliard, 1789), впервые описавшего этот вид как *Agaricus sericeus*. Название оказалось нелегитимным, так как оно является поздним омонимом *Agaricus sericeus* Krombh. Но после перенесения вида в род *Entoloma* (Quelét, 1972), заменяющее название *Entoloma sericeum* приобрело легитимность, а поскольку основано оно на том же типе, то рисунки Буйара и были выбраны в качестве лектотипа. Однако в связи с потребностью в гербарном материале, доступном для морфологического и молекулярного изучения, дополнительно был обозначен эпитип, который и стал носителем недоступных на рисунке признаков вида. При этом на филогенетическом дереве, определялась клада, наиболее соответствующая протологу и современному представлению о виде, и в ней был выбран наиболее репрезентативный образец в качестве эпитипа. Отличающиеся от него операционные таксономические единицы были описаны как новые виды — *E. conicosericeum* Vila, F. Caball. et Eyssart., *E. atrosericeum* (Kühner) Noordel. и *E. minutisporum* (Vila et Llimona) Carbó, Vila, Català et F. Caball. Их нельзя назвать в полной мере криптическими видами, так как при детальном изучении морфологические различия между ними были найдены. Они заключались в окраске базидиом, размерах спор, а также в экологической приуроченности.

В группе видов подрода *Nolanea*, характеризующихся наличием хейлоцистид, также было описано три новых вида, филогенетически довольно сильно дистанцированных от *E. hebes*, несмотря на значительное морфологическое сходство, — *E. fuscohebes* Vila, J. Carbó et F. Caball., *E. psammophilohebes* Vila et J. Fernández и *E. pseudofavrei* Noordel. et Vila (Vila et al., 2013).

Почти тем же коллективом авторов был проанализирован комплекс *Entoloma rusticoides* (Gillet) Noordel. из подрода *Claudopus* (Gillet) Noordel. (Vila et al., 2014). Было выявлено значительное генетическое разнообразие в пределах этой группы и прослежено морфологическое соответствие выявленнымкладам, на основании чего предложены пять новых таксонов для обозначения этих клад (*E. almeriense* J. Carbó, F. Caball., Vila et Català, *E. graphitipes* E. Ludw. f. *cystidiatum* F. Caball., Vila et Català, *E. halophilum* F. Caball., J. Carbó, Vila et Català, *E. muscoalpinum* Vila, F. Caball. et Català и *E. phaeocarpum* F. Caball., Vila, A. Caball. et Català). Были обозначены эпитипы для *E. phaeocyathus* Noordel. и *E. rusticoides*.

Наши исследования были посвящены согласованию морфологических и молекулярных данных в систематике и таксономии подрода *Leptonia* (Fr.) Noordel. (Morozova et al., 2014). Ранее была показана парафилетичность этого подрода (Co-David et al., 2009), что вызвало необходимость отделения из него значительной части видов (без пряжек и с обильными блестящими гранулами в треме) в подрод *Cyanula* Noordel. (Noordeloos and Gates, 2012), группирующийся с представителями подрода *Inocephalus* Noordel. Таким образом, в подроде *Leptonia*, оказавшемся в */Nolanea-Claudopus* кладе, рассматриваются только виды с пряжками без выраженных блестящих гранул, то есть он соответствует бывшей секции *Leptonia* (Fr.) Noordel. (Noordeloos, 2004). Вопрос об объеме и таксономическом положении секции *Griseorubida* Noordel. остался открытым. В рамках исследования был изучен имеющийся типовый материал. В случаях отсутствия типов (для *Entoloma dichroum* (Pers.) P. Kumm., *E. euchroum* (Pers.) Donk и *E. lampropus* (Fr.) Hesler), были обозначены неотипы из образцов с местонахождениями, наиболее близкими к типовым. Для работы были проанализированы также образцы из различных регионов лесной зоны Евразии. Детальное морфологическое изучение сочеталось с построением филогенетических деревьев на базе последовательностей nrITS, nrLSU и mtSSU, что дало возможность пересмотреть систему диагностических признаков, использовавшихся в этом подроде. Было подтверждено, что геометрия спор

является одним из важнейших признаков в пределах рода, отражающим его филогению. Существенными являются также характер поверхности ножки и шляпки. С осторожностью надо относиться к таким признакам, как окраска базидиом и отдельных их частей, которая может меняться с возрастом и зависеть от условий произрастания организма, и, в ряде случаев, к наличию хейлоцистид. На основании полученных данных были описаны два вида (*E. percoelestinum* O.V. Morozova, Noordel., Vila et Bulyonkova и *E. sublaevisporum* Vila, Noordel. et O.V. Morozova) и одна разновидность *E. tjallingiorum* Noordel. var. *laricinum* O.V. Morozova, Noordel., Vila et E.S. Popov. Еще один вид, близкий к *E. lepidissimum* (Svrček) Noordel. — *E. kruticianum* O.V. Morozova, M.Yu. Dyakov, E.S. Popov et A.V. Alexandrova — был описан позже (Crous et al., 2016). При проведении филогенетического анализа очень важным представляется оценка ранга выявленных различий. Для агарикоидных базидиомицетов различия ITS области, превышающие 3 %, могут говорить о том, что мы имеем дело с новым видом (Petersen et al., 2008; Hughes et al., 2009). Учитываются также топология филогенетического дерева и расхождение морфологических, экологических, географических или иных диагностических признаков. Несмотря на наличие морфологических маркеров, выявленные филогенетические различия позволили рассматривать *E. alnetorum* Monthoux et Röllin со светлоокрашенными плодовыми телами только как разновидность *E. tjallingiorum*, а *E. venustum* Wölfel et F. Hampe с ярко-синими пластинками — как разновидность *E. callichroum* E. Horak et Noordel.

По большому и разнообразному подроду *Cyanula* специалистами разных стран накоплен значительный материал, включающий детально изученные образцы и соответствующие им нуклеотидные последовательности. Однако предстоит еще серьезная работа по типификации многих старых видов и сведению всей имеющейся информации, поэтому обобщающие публикации только готовятся. Как показало сопоставление морфологических и молекулярных данных, виды этого рода оказались чрезвычайно полиморфными. Так, окраска в пределах вида может варьировать от синей у молодых плодовых тел до фиолетовой и бурой у старых, к одному виду могут принадлежать популяции как с черными, так и розовыми базидиомами (что отмечалось также Kokkonen (2015) у *Entoloma mirum* Kokkonen).

Выше речь шла о филогенетических исследованиях во внутропических регионах Северного полушария. Микобиота тропиков и внутропических областей Южного полушария отличается другим набором таксонов энтоломовых грибов, как на видовом, так и на более высоком (подродовом) уровнях. Большим разнообразием характеризуются подроды *Alboleptonia* (Largent et Benedict) Noordel., *Inocephalus* Noordel., *Pouzarella* (Mazzer) Noordel. Описанию новых видов в этих подродах с опорой на молекулярные данные посвящены работы Хе с соавторами (He et al., 2013, 2015a, b). К секции *Calliderma* подрода *Inocephalus* относят виды, имеющие гимениевидный pileipellis. Несмотря на то, что в его пределах описываются новые виды, специальные филогенетические исследования, посвященные этому подроду, еще не были проведены. Однако имеющиеся молекулярные данные не подтверждают его монофилию (Largent et al., 2014). Большой материал собран нами во Вьетнаме и в настоящее время обрабатывается.

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 Барони и Матени (Baroni and Matheny, 2011), Киносита с соавторами (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, обзор филогении которых с акцентом на описание трех новых видов из Испании дается в работе Видаля с соавторами (Vidal et al., 2016). Представленное филогенетическое дерево показывает, что гастероидные виды располагаются в кладах */Cladopus*, */Alboleptonia*, */rhodopolioid*, */Leptonia* и */Nolanea*. При практически полном габитуальном сходстве,

морфологическим признаком, подтверждающим принадлежность гастероидных таксонов к определенным группам, и используемым для распознавания видов, остается геометрия спор.

Несмотря на большой выполненный объем исследований, остается еще много неясного как в распознавании видов, так и в систематике и таксономии рода *Entoloma* в целом. Завершение этой работы и построение новой системы энтоломовых грибов 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.

Работа выполнена в рамках госзадания (№ 01201255602) при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-04-04645-а).

Список литературы

- Alvarado P., Moreno G., Vizzini A., Consiglio G., Setti L. (2015) Atractosporocybe, Leucocybe and Rhizocybe: three new clitocyboid genera in the Tricholomatoid clade (Agaricales) with notes on Clitocybe and Lepista. *Mycologia* 107 (1): 123 – 136.
- Baroni T.J., Hofstetter V., Largent D.L., Vilgalys R. (2011) Entocybe is proposed as a new genus in the Entolomataceae (Agaricomycetes, Basidiomycota) based on morphological and molecular evidence. *N. Amer. Fungi* 6: 1 – 19.
- Baroni T.J., Matheny P.B. (2011) A re-evaluation of gasteroid and cyphelloid species of Entolomataceae from eastern North America. *Harvard Pap. Bot.* 16 (2): 293 – 310.
- Bulliard P. (1789) Herber de la France. Champignons de la France. Vol. 9. Paris.
- Co-David D., Langeveld D., Noordeloos M.E. (2009) Molecular phylogeny and spore evolution of Entolomataceae. *Persoonia* 23: 147 – 176.
- Crous P.W., Wingfield M.J., Richardson D.M. et al. (2016) Fungal Planet description sheets: 400 – 468. *Persoonia* 36: 316 – 458.
- He X.L., Li T.H., Xi P.G., Jiang Z.D., Shen Y.H. (2013) Phylogeny of Entoloma s.l. subgenus Pouzarella, with descriptions of five new species from China. *Fungal Diversity* 58: 227 – 243.
- He X.L., Horak E., Li T.H., Peng W.H., Gan B.C. (2015a) Two New Cuboid-Spored Species of Entoloma s.l. (Agaricales, Entolomataceae) from Southern China. *Cryptog. Mycol.* 36 (2): 237 – 249.
- He X.L., Li T.H., Peng W.H., Gan B.C. (2015b) New and noteworthy species of white Entoloma (Agaricales, Entolomataceae) in China. *Phytotaxa* 205 (2): 99 – 110.
- Hughes K.W., Petersen R.H., Lickey E.B. (2009) Using heterozygosity to estimate a percentage DNA sequence similarity for environmental species' delimitation across basidiomycete fungi. *New Phytol.* 182: 795 – 798.
- Kinoshita A., Sasaki H., Nara K. (2012) Multiple origins of sequestrate basidiomes within Entoloma inferred from molecular phylogenetic analyses. *Fungal Biol.* 116 (12): 1250 – 1262.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. (2008) Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 10th edn. CAB International, Wallingford, UK.
- Kluting K.L., Baroni T.J., Bergemann S.E. (2014) Toward a stable classification of genera within the Entolomataceae: a phylogenetic re-evaluation of the Rhodocybe–Clitopilus clade. *Mycologia* 106: 13 – 270.
- Kokkonen K. (2015) A survey of boreal Entoloma with emphasis on the subgenus Rhodopolia. *Mycol. Progr.* 14: 1 – 116.
- Largent D.L. (1994) Entolomatoid fungi of the Pacific Northwest and Alaska. USA, Mad. River Press: Eureka.
- Largent D.L., Bergemann S.E., Abell-Davis S.E. (2014) Entoloma species from New South Wales and northeastern Queensland, Australia. *Mycotaxon* 129 (2): 329 – 359.
- Matheny P.B., Curtis J.M., Hofstetter V., et al. (2006) Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia* 98: 984 – 997.
- 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.
- Morgado L.N., Noordeloos M.E., Lamoureux Y., Geml J. (2013) Multi-gene phylogenetic analyses reveal species limits, phylogeographic patterns, and evolutionary histories of key morphological traits in Entoloma (Agaricales, Basidiomycota). *Persoonia* 31: 159 – 178.

- Morozova O.V., Noordeloos M.E., Vila J.** (2014) Entoloma subgenus Leptonia in boreal-temperate Eurasia: towards a phylogenetic species concept. *Persoonia* 32: 141 – 169.
- Noordeloos M.E.** (1992) Entoloma s.l. Fungi Europaei. Vol. 5. Giovanna Biella, Saronno, Italy.
- Noordeloos M.E.** (2004) Entoloma s.l. Fungi Europaei. Vol. 5a. Edizione Candusso, Italy.
- Noordeloos M.E., Gates G.M.** (2012) The Entolomataceae of Tasmania. *Fungal Diversity Research Series*. Vol. 22. Springer Dordrecht, Heidelberg, New York, London.
- Orton P.D.** (1991a) A revised list of the British species of Entoloma sensu lato. *Mycologist* 5 (3): 123 – 138.
- Orton P.D.** (1991b) A revised list of the British species of Entoloma sensu lato. *Mycologist* 5 (4): 172 – 177.
- Petersen R.H., Hughes K.W., Lickey E.B., Kovalenko A.E., Morozova O.V., Psurtseva N.V.** (2008) A new genus, Cruentomyцена, with Myцена viscidocruenta as type species. *Mycotaxon* 105: 119 – 136.
- Quélet L.** (1872) Les Champignons du Jura et des Vosges. *Mém. Émul. Montbéliard* 5: 43 – 332.
- Romagnesi H.** (1974) Essai d'une classification des Rhodophylles. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon* 43: 325 – 332.
- Romagnesi H.** (1978) Les fondements de la taxinomie des Rhodophylles et leur classification. *Beihefte Nova Hedwigia* 59. Cramer, Germany. 1 – 80.
- 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.
- Simpson G.G.** (1951) The species concept. *Evolution* 5: 285 – 298.
- Vila J., Carbó J., Caballero F., Català S., Llimona X., Noordeloos M.E.** (2013) A first approach to the study of the genus Entoloma subgenus Nolanea sensu lato using molecular and morphological data. Fungi non Delineati. LXVI (Studies on Entoloma). *Edizione Candusso*, Italy. 3 – 62, 93 – 135 (iconography).
- Vila J., Caballero F., Carbó J., Alvarado P., Català S., Higuelmo M.A., Llimona X.** (2014) Preliminary morphologic and molecular study of the Entoloma rusticoides group (Agaricales-Basidiomycota). *Revista Catalana Micol.* 35: 65 – 99.
- 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.
- Wiley E.O.** (1978) The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27: 17 – 26.

Экотипическая дифференциация и видообразование у грибов (на примере некоторых представителей семейства *Polyporaceae*)

Змитрович И.В.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
iv_zmitrovich@mail.ru; izmitrovich@binran.ru

1. Видообразование и адаптациогенез

Термин «адаптациогенез» (в орфографическом варианте *Adaptiogenese*) был предложен норвежским биологом А.Е. Парром (Parrr, 1926) для обозначения процесса формирования новых адаптаций в историческом развитии той или иной группы организмов. Начиная с 1940-х гг. среди отечественных ученых этот термин пропагандировался И.И. Шмальгаузен (1946а, б). Под адаптациогенезом И.И. Шмальгаузен понимал процесс возникновения в ходе эволюции той или иной группы организмов морфофизиологических адаптаций различного масштаба или коротко — «возникновение приспособлений».

А.Л. Тахтаджян (1964, 1966) вместо термина «адаптациогенез» употребляет словосочетание «адаптивная эволюция» и различает ее модусы (пролонгация, аббревиация, девиация) и стратегии (прогрессивная эволюция — арогенез, специализация — телогенез, регрессивная эволюция — катагенез), а также призывает различать адаптивность и адаптированность организмов. Адаптивность организации обеспечивает выживание любого организма, повышает коэффициент его размножения и снижает коэффициент смертности. Наиболее демонстративно она проявляется в динамическом соответствии морфо-физиологической организации и приспособительных реакций к типичным и ведущим условиям среды, в которой данный организм сложился. Форма и функция как каждого органа, так и всей их совокупности в организме всегда скоррелированы и коадаптированы, т.е. соответствуют друг другу (Парамонов, 1967).

Н.Н. Иорданский (2009) для разграничения онтогенетического и филогенетического аспектов адаптациогенеза вводит понятие «эволюционный адаптациогенез», под которым понимает возникновение адаптаций в филогенезе группы.

А.В. Яблоков (1969) определял адаптациогенез как «возникновение, развитие и преобразование приспособлений (адаптаций) в процессе эволюции», добавляя, что «по существу вся эволюция есть адаптация». Сходную идею выдвигают О. Солбриг и Д. Солбриг (1982), говоря о том, что «единственным критерием адаптивности служит сам факт существования». Видообразование представляется наиболее «наглядным» и важным примером адаптациогенеза (Рыковский, 2001).

На организменном уровне интегрируются клеточные адаптации и комплекс адаптаций, связанных с гистиональной дифференциацией и морфогенезом (рис. 1), в то время как на уровне экотипической популяции разворачиваются процессы экотипической дифференциации идет отбор экофенов и соответствующие им скрытые сдвиги в генетической структуре популяции. Итог этих событий в долговременной перспективе — видообразование, связанное с прерыванием экотипического континуума, и дивергенция морфотипов и планов строения, чему при рассмотрении узко морфологического аспекта эволюции соответствуют понятия «морфофизиологической» или же (более абстрактно) «морфологической адаптации».

Из представленной схемы (рис. 1) видно, что важнейшими факторами адаптациогенеза выступают флуктуирующая среда и серия «фильтров отбора», субъектом которого на клеточном уровне являются адаптивно-значимые версии некодирующей ДНК (молекулярная преадаптация), на уровне гистиональной дифференциации и морфогенеза — регуляторные гены и элементы генома, на уровне экотипической популяции — экофены, а на видовом и надвидовом уровне — морфотипы и планы строения.



Рис. 1. Факторы, уровни и морфофункциональные итоги адаптиогенеза (ориг.)
Стрелки отражают причинно-следственные связи и опосредованные блоки, прямые линии — связь понятий.

2. Экады и экотипы

На популяционно-видовом уровне проблема адаптиогенеза тесно связана с проблемой экотипической дифференциации (Синская, 1948; Шварц, 1980; Старобогатов, 1985; Змитрович и Спирин, 2005).

Гетерогенная и флуктуирующая среда индуцирует дифференциацию в недрах ценопопуляции модификантов — особей, уклоняющихся по ряду признаков от усредненного типа в пределах нормы реакции организма. Модифицированное состояние признака в определенных условиях среды получило название экофена (Turesson, 1930). Модификант, четко ассоциированный с определенной экологической ситуацией, именуется экадой. В принципе, экада определяется отклонением от нормы отдельных признаков организма, не затрагивающим его конституцию, поэтому в природе с экадами в чистом виде исследователь встречается довольно редко (табл. 1).

Обычно же организм (у грибов прежде всего — плодовое тело) реагирует на воспроизводящийся в экотопе комплекс факторов выработкой того или иного конституционального типа, существенными особенностями которого являются пропорции базидиомы (соотношение длины продольной и поперечной осей) и характер ее поверхностей (текстура, пигментация). Иными словами, вырабатываются экотипы, находящиеся в равновесии с воспроизводящимся в том или ином местообитании экологическим режимом.

3. Эволюционное значение экотипической дифференциации

Адаптивная трансформация в пределах генетически закрепленной нормы реакции организма делает экотип, на первый взгляд, образованием, малоперспективным в эволюционном плане. Однако при таком подходе не берется в расчет длительный характер воспроизведения экологических режимов, вызывающий к жизни определенные конституциональные сдвиги. А, между тем, временной фактор играет в экотипической дифференциации популяции двоякую роль. Во-первых, постоянное воспроизведение экотипов в том или ином местообитании имеет свою обратную сторону, заключающуюся в отсутствии в этих местообитаниях экотипов, приближенных к «усредненной норме». Постоянное повторение такой ситуации в череде поколений ведет в конечном итоге к генетическим сдвигам внутри макропопуляции, а именно, к статистически значимому «заполнению» различными мутациями ее различных экотипических фрагментов (Шварц, 1980). Во-вторых, сами по себе экотипы (изореагенты) с течением времени начинают удерживаться

отбором вследствие закрепления адаптивно-значимых в данных условиях версий хроматина (Trifonov, 2004).

Таблица 1

Экады (формы) некоторых видов полипоровых грибов

Экады (форма)	Уклоняющийся признак	Авторы
<i>Cerioporus varius</i> f. <i>squamigerus</i>	растрескивающаяся с образованием чешуек поверхность	Pilát in Kavina, Pilát (1936)
<i>C. varius</i> f. <i>undulato-lobatus</i>	лопастно-надрезанный край	Bourdot, Galzin (1928)
<i>C. varius</i> f. <i>circumpurpurascens</i>	с красновато-бурой каймой по краю	Pilát in Kavina, Pilát (1936)
<i>C. varius</i> f. <i>flexuosus</i>	с удлинённой тонкой извилистой ножкой	Bourdot, Galzin (1928)
<i>C. varius</i> f. <i>umbilicatus</i>	вдавленная шляпка с центральным бугорком	Pilát in Kavina, Pilát (1936)
<i>Daedaleopsis confragosa</i> f. <i>rubescens</i>	с беловатым или пепельно-серым мицелиальным налетом на поверхности шляпки и гименофора, краснеющим или буреющим при поранении	Donk (1933)
<i>Funalia gallica</i> f. <i>tenuis</i>	с тонкой шляпкой кориолоидного облика	Bourdot, Galzin (1928)
<i>F. gallica</i> f. <i>resupinata</i>	с резупинатными шляпками	Bourdot, Galzin (1928)
<i>Lentinus arcularius</i> f. <i>orbicularis</i>	с почти боковой ножкой	Pilát in Kavina, Pilát (1936)
<i>L. arcularius</i> f. <i>umbilicatus</i>	с вогнутой шляпкой и центральным бугорком	Pilát in Kavina, Pilát (1936)
<i>L. brumalis</i> f. <i>rubripes</i>	с красноватой ножкой	Bourdot, Galzin (1928)
<i>Lenzites betulina</i> f. <i>fuscomarginata</i>	с буроватыми краями пластинок	Bourdot, Galzin (1928)
<i>L. betulina</i> f. <i>decolorata</i>	с неокрашенными беловатыми шляпками, развивающимися в условиях затемнения	Bourdot, Galzin (1928)
<i>L. gibbosa</i> f. <i>hirsuta</i>	с жесткоопушенными шляпками	Pilát (1934)
<i>L. gibbosa</i> f. <i>tenuis</i>	с тонкими кориолоидными шляпками и сильно вытянутыми порами	Pilát (1934)
<i>Picipes melanopus</i> f. <i>costatus</i>	с жилковато-бугорчатой шляпкой	Pilát in Kavina, Pilát (1936)
<i>P. melanopus</i> f. <i>squamulatus</i>	с растрескивающейся на мелкие чешуйки поверхностью	Pilát in Kavina, Pilát (1936)
<i>Trametes hirsuta</i> f. <i>sulcata</i>	с выраженной концентрической желобчатостью шляпок	Karsten (1889)
<i>T. hirsuta</i> f. <i>resupinata</i>	с дорсально прикрепленной шляпкой	Killermann (1922)
<i>T. multicolor</i> f. <i>grisea</i>	с сероватой поверхностью гименофора	Bresadola in Bondartsev; Бондарцев (1953)
<i>T. multicolor</i> f. <i>lutescens</i>	с желтоватой поверхностью гименофора	Bresadola in Bondartsev; Бондарцев (1953)
<i>T. pubescens</i> f. <i>tenuis</i>	с тонкими шляпками на зауженном основании	Бондарцев (1953)
<i>T. suaveolens</i> f. <i>griseopora</i>	с серовато-буроватым гименофором и мелкими порами	Комарова (1959), Zmitrovich (2016)
<i>T. suaveolens</i> f. <i>dorsalis</i>	с резупинатной шляпкой	Zmitrovich (2016a, b)
<i>T. versicolor</i> f. <i>fuscata</i>	с бурой зональной или лишенной зон шляпкой	Bresadola (1932)
<i>T. versicolor</i> f. <i>vitellina</i>	с золотисто-оранжевой зональностью поверхности шляпки	Pilát in Kavina, Pilát (1936)

Экотипическая популяция — уже система, в силу гетерохронности протекающих в ней процессов пока еще генетически гетерогенная, но сохраняющая в динамическом состоянии определенный признаковый радикал. Именно в таком динамичном процессе происходит диверсификация изореагентов на экоэлементы (в различной степени генетически закрепленные конституциональные типы) и экофены — генетически незакрепленные конституциональные сдвиги, носители которых постепенно «вымываются» из конкретных местообитаний по мере утверждения и

экспансии экотипов, сопровождаемых генетической перестройкой соответствующей популяции (Змитрович и Спирин, 2005; Змитрович, 2010).

Некоторые примеры экотипов у полипоровых грибов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Экотипы (разновидности) некоторых видов полипоровых грибов

Экотип (разновидность)	Диагностические особенности	Характер конституционального сдвига	Авторы
<i>Daedaleopsis confragosa</i> var. <i>tricolor</i>	Кориолоидные базидиомы с тонкими регулярными пластинками и пигментированной (буроокрашенной) поверхностью	ксероморфизм	Бондарцев (1953) ¹
<i>Ganoderma lucidum</i> var. <i>carnosum</i>	Траметоидные базидиомы с ножковидно-вытянутым основанием (реже ножкой), карминно-красной до почти черной матовой коркой и белой тканью	мезоморфизм, тенденция к редукции ножки	Wasser et al. (2006)
<i>G. lucidum</i> var. <i>valesiacum</i>	Траметоидные базидиомы с ножкой, оранжевой до почти черной глянцевой коркой и пигментированной тканью	психротолерантность	Wasser et al. (2006)
<i>Trametes hirsuta</i> var. <i>fibula</i> (= <i>Coriolus hirsutus</i> ssp. <i>fibula</i>)	Мелкие траметоидные базидиомы со светлой поверхностью	лептозомия, мезоморфизм	Bourdot, Galzin (1928) ²
<i>T. pubescens</i> var. <i>anthopora</i>	Мелкие кориолоидные веерообразные базидиомы с зауженным основанием и крупными угловатыми порами с волнистыми или надрезанными краями	лептозомия	Zmitrovich, Malysheva (2013)
<i>T. pubescens</i> var. <i>velutina</i> (= <i>Coriolus pubescens</i> var. <i>grayii</i>)	Мелкие кориолоидные половинчатые или почковидные базидиомы с более или менее широким основанием, мелкими порами и голой вросше-волокнутой шляпкой	лептозомия, гигроморфизм	Бондарцев (1963) ³

1 — Внутривидовой статус этого таксона был подтвержден молекулярно-таксономическими исследованиями (Koukol et al., 2014).

2 — Внутривидовой статус этого таксона был подтвержден молекулярно-таксономическими исследованиями (Malysheva, Zmitrovich, 2011).

3 — Внутривидовой статус этого таксона был подтвержден молекулярно-таксономическими исследованиями (Malysheva, Zmitrovich, 2011).

Следует отметить, что с морфологической точки зрения экотипы могут вполне соответствовать традиционно понимаемым видам по причине нередко выраженного hiatus с абстрактным «усредненным типом» последних. Многие «гербарные виды», описанные изначально по единичному образцу, на проверку оказываются экотипами полиморфных видов, да и некоторые региональные экотипы грибов, широко представленные в соответствующих местообитаниях в пределах ареала, описывались изначально как самостоятельные виды.

Статус таких таксонов был понижен до внутривидового сравнительно недавно, когда появилась возможность оценивать уровень дивергенции в ходе сравнительного изучения нуклеотидных последовательностей филогенетически информативных участках генома — прежде всего, генов и межгенных спейсеров кластера, ответственного за формирование рРНК. Для грибных организмов эмпирическим путем был выявлен наиболее высокоразрешающий на видовом уровне локус —

внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2, фланкирующие ген 5.8S (последний оказался весьма консервативным, а его нуклеотидная последовательность — не несущей у близких видов и внутривидовых линий никакой филогенетически значимой информации), причем примерно у 2/3 исследованных в этом плане грибных организмов внутривидовая вариабельность последовательностей ITS1 – ITS2 варьирует в пределах 0 – 1 % и приблизительно у 3/4 — в пределах 1 – 2 % (Nilsson et al., 2008). Таким образом, в настоящее время среди исследователей установился консенсус, согласно которому, по устранении шумов, связанных с внутригеномным полиморфизмом этой мультикопийной области, различия между последовательностями ITS1 – ITS2 более 3 – 4 % с большой долей вероятности (75 % и более) можно считать свидетельствующими о видовой дивергенции. Различия, лежащие в пределах 0 – 2 %, свойственны внутривидовой вариабельности этого участка (O'Brian et al., 2005; Nilsson et al., 2008; Ryberg et al., 2008; Walker et al., 2008; Hughes et al., 2009).

3.1. Проблема *Daedaleopsis tricolor* / *D. confragosa*

Наиболее известен в современной систематике *Polyporaceae* случай понижения ранга таксона некогда видового уровня *Daedaleopsis tricolor* до ранга разновидности. По сути, такое понижение произошло дважды — первый раз на основании морфологической вариабельности, когда А.С. Бондарцев (1953) скорректировал свое прежнее видение и понизил ранг описанного им совместно с Р. Зингером вида *Daedaleopsis tricolor* (Bondartsev and Singer, 1941) до разновидности *D. confragosa* var. *tricolor*.

Рюварден (Ryvarden, 1976; Ryvarden and Gilbertson, 1993; Ryvarden and Melo, 2014) не принимает вышеописанного понижения ранга *Daedaleopsis tricolor* и рассматривает его в качестве самостоятельного вида на основании главным образом двух признаков: отсутствия пор при наличии пластинок у зрелых экземпляров (т. е. раннем расщеплении пор на пластинки) и красновато-бурой окраски поверхности шляпок. Впрочем, в последнем из процитированных пособий Рюварден и Мело задаются вопросом «...Не является ли *D. tricolor* формой роста *D. confragosa*?» (Ryvarden, Melo, 2014: 165).

Достаточно однозначный ответ на этот вопрос был дан Ковколем, Котлабой и Повжаром (Koukol et al., 2014), изучившими нуклеотидные последовательности ITS1–2 участка, а также генов РНК полимеразы II и фактора элонгации трансляции, полученные из образцов «*D. tricolor*» и *D. confragosa*. Эти данные показали очень высокий (до 100 %) процент гомологии нуклеотидных последовательностей изученных регионов, свидетельствующий об отсутствии или минимальной дивергенции между этими морфологическими группами. Оказалось, что в случае *D. confragosa* var. *tricolor* мы имеем дело действительно с определенным экотипом, характер морфологического сдвига которого, если сравнивать его с более широко распространенным экотипом *D. confragosa* var. *confragosa* может быть определен как ксероморфная адаптация путем меланизации поверхностей базидиомы.

3.2. Проблема *Perenniporia valliculorum* / *P. subacida*

«Гербарный вид» *Perenniporia valliculorum* был описан В.А. Спириным и И.В. Змитровичем в 2005 г. (Spirin et al., 2005). Отличия этого таксона от широко распространенного вида *Perenniporia subacida* были кратко обсуждены с акцентом на тонкие микроморфологические особенности, но в диагностическом ключе первый дифференцировался от второго на основании тонкостенных и остудневающих пор, а также несколько более мелких базидиоспор ($4,1 - 5,9 \times 3,1 - 4,7$ vs $3,7 - 5,1 \times 3,1 - 4,1$ мкм).

Обращение к голотипу этого таксона состоялось в 2014 – 2015 гг. в связи с исследованиями по молекулярной филогении полипоровых грибов (Zmitrovich and Kovalenko, 2016). Как и в случае с *Daedaleopsis confragosa* / *tricolor*, оказалось что дивергенция *P. valliculorum* и *P. subacida* крайне незначительна (рис. 2), причем ввиду выраженного конституционального сдвига отличия *Perenniporia valliculorum* носят экотипический характер и ранг этого таксона может быть также понижен до уровня разновидности — *P. subacida* var. *valliculorum*.

Экологическая интерпретация этого экотипа оказалась облегчена в силу приуроченности обеих находок к влажным приручейным логам (ельники «*fontinalis*-типа») с обилием гигрофильных мхов. Конституциональный сдвиг такого рода можно трактовать как гигроморфизм, а обильное выделение метаболической влаги — как адаптацию к развитию спороношения в условиях, препятствующих поверхностному испарению.

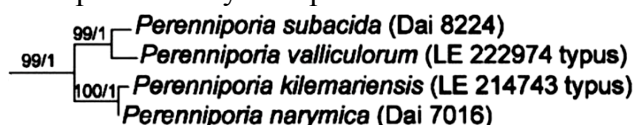


Рис. 2. Филогенетические взаимоотношения между парами *Perenniporia subacida* / *P. valliculorum* и *P. narymica* / *P. kilemariensis* на основании анализа объединенного TEF – ITS – LSU массива данных с указанием значений бутстрепа и постериорной вероятности (по: Zmitrovich and Kovalenko, 2016).

3.3. Проблема *Perenniporia kilemariensis* / *P. narymica*

«Гербарный вид» *P. kilemariensis* был описан В.А. Спириным и А.И. Широковым в той же работе, где была описана *P. valliculorum* (Spirin et al., 2005).

В диагностическом примечании указывалось, что псевдопилеи в виде сталактитообразных натеков, часто свойственны представителям *Perenniporia medulla-panis*, в то время как микроморфологические особенности данного таксона сравнимы с таковыми *P. narymica*, хотя и не тождественны им.

Молекулярное изучение типового образца этого таксона состоялось в 2014 – 2015 гг. (Zmitrovich and Kovalenko, 2016) и показало его принадлежность внутривидовой филогенетической радиции *Perenniporia narymica*, причем, как и случае с *P. valliculorum* / *P. subacida*, мы можем говорить о конституциональном сдвиге, свидетельствующем об экотипической дифференциации. В связи с изложенным встает вопрос и о придании этому таксону статуса разновидности — *P. narymica* var. *kilemariensis*.

Обнаружение типового образца на живой липе в тенистом пойменном старовозрастном лесном участке свидетельствует о том, что воспроизводящийся в этом специфическом местообитании экотип несет, во-первых, признаки эвтрофной экады (сталактитообразные натеки, характеризующие интенсивное нарастание трубочек у инициалей базидиом), а во-вторых, признаки гигроморфизма, если сравнивать его с модальным экотипом *P. narymica* var. *narymica*.

3.4. Проблема *Trametes velutina*/T. pubescens

Типовой гербарный материал по *Boletus velutinus* отсутствует — сохранились лишь описания Планера (Nonne, Planer, 1788) и Персоона (Persoon, 1794), а также диагноз Фриза (Fries, 1821), который рассматривал этот вид в составе рода *Polyporus*, причем вначале придерживался толкования этого таксона Планером (которому соответствует современный вид *Trametes hirsuta*), а затем (Fries, 1828, 1832) — толкования этого вида Персооном, чему более соответствует таксон, близкий к *T. pubescens*. Вторая из представленных трактовок принималась Карстеном (Karsten, 1881), вторично описавшим вид *Bjerkandera velutina*, и его последователями, в частности, Ниемелей (Niemelä, 2005).

Грибы описанного габитуса очень часто встречаются в увлажненных (черничных, зеленомошных, сфагновых) таежных лесах обычно на угнетенных усыхающих деревьях, сухостое, отпаде и валеже лиственных пород — чаще всего *Betula pubescens*. В 2010 – 2011 гг. нами были отобраны образцы для молекулярного анализа, который показал принадлежность *Trametes velutina* внутривидовой радиации *T. pubescens*, широко распространенного в Голарктике (Malysheva and Zmitrovich, 2011) (рис. 3).

В данном случае можно говорить о вполне выработавшемся в малопродуктивных увлажненных лесах экотипе, у которого лептосомия базидиом сочетается с их гигроморфизмом. Статус разновидности этому экотипу впервые присвоили Кук и Эллис, называвшие этот гриб *Polyporus pubescens* var. *grayi* (Ellis, 1888), а затем А.С. Бондарцев (1963), сделавший комбинацию *Coriolus pubescens* var. *grayi*. Однако приоритет будет, очевидно, за названием Карстена — *Trametes pubescens* var. *velutina*.

3.5. Недавно описанная разновидность *Trametes pubescens* var. *anthopora*

В 2013 г. на основании изучения дальневосточного материала нами была описана интересная разновидность *Trametes pubescens*, характеризующаяся четко диагностируемым конституциональным сдвигом в сторону лептозоми, а также расщепления гименофора и уменьшения площади прикрепления к субстрату — признаки скорее мезо-ксерофилизации.

В распоряжении авторов разновидности было несколько находок в заповеднике «Бастак» (Еврейская АО, Дальний Восток России).

Оценка различий области ITS с типичными представителями *T. pubescens* не позволили обособить этот экотип в качестве самостоятельного вида (рис. 4).

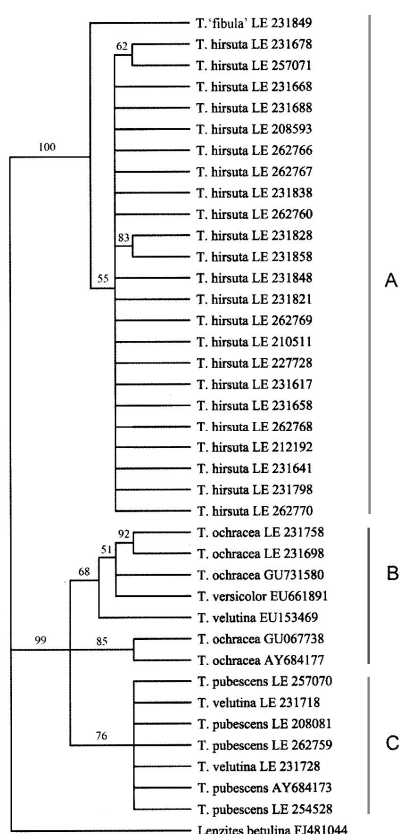


Рис. 3. Три клады *Trametes hirsuta*-конгломерата с кладой «С», представляющей филогенетическую радиацию *T. pubescens* (по: Malysheva, Zmitrovich, 2011). Кладограмма построена на основании сравнительного изучения последовательностей ITS. Отражена поддержка ветвей бутстреп-статистикой (в %).

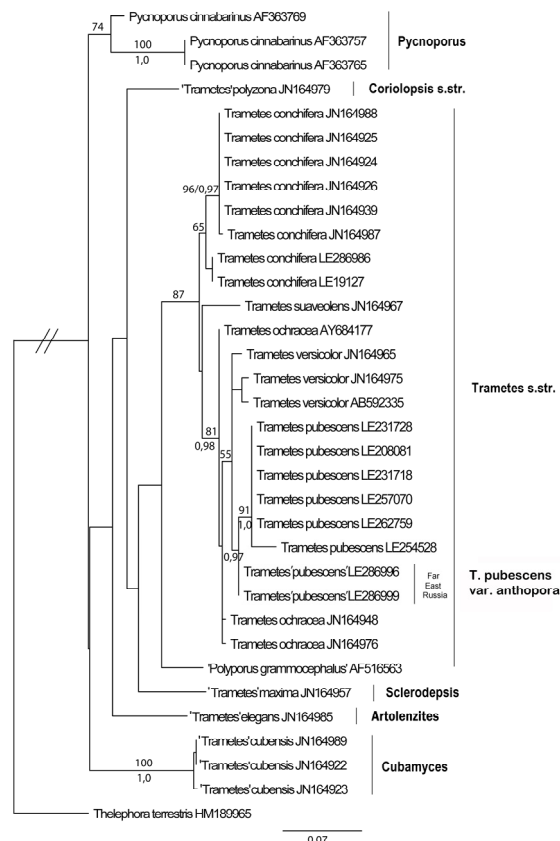


Рис. 4. Филогенетические взаимоотношения между некоторыми морфологически сходными представителями рода *Trametes* на основании сравнительного изучения области ITS. Указывается % бутстреп-поддержки ветвей и дается оценка постериорной вероятности (по: Zmitrovich and Malysheva, 2013).

Поскольку комбинация *Trametes velutina* (Pers. : Fr., 1828) не будет валидной ввиду существования комбинации *T. velutina* (P. Karst.) G. Cunn., молекулярное доказательство тождества таксонов *T. velutina* и *T. pubescens* не будет иметь номенклатурных последствий.

4. Представление о видообразовании в контексте экотипической дифференциации

Понятие вида и видообразования имеет целый ряд аспектов как онтологического, так и эпистемологического плана (Павлинов и Любарский, 2011), среди которых наиболее связанным с проблемой адаптиогенеза нам представляется взгляд на видообразование как результат экотипической дифференциации и истории развития экотипического полиморфизма в меняющихся эколого-ценотических условиях. На приведенной логической схеме (рис. 5) такая трактовка занимает скромную нишу на поле разработки онтологических аспектов видовой проблематики и связана с оппозицией «эковид / филовид». Появившиеся в последние годы возможности надежной

маркировки филовидов дали материал, как для экологической интерпретации этих единиц, так и филогенетического тестирования эковидов — двух, поверяющих одна другую, процедур.

Под видом понимается обычно длительно воспроизводящаяся система экотипов, изреженная отбором как «изнутри», так и (в первую очередь) «снаружи», чему соответствует гетерохронное становление системы самых разных механических и биологических барьеров, канализирующих потоки наследственной информации.



Рис. 5. Аспекты и концепции вида в систематике (ориг.)

Линии отражают взаимосвязь понятий. Корреляция понятий «эковид / филовид» (выделены двойной рамкой), все более успешная в связи с развитием методов молекулярной систематики и сравнительной геномики, дает важный материал для теории видообразования и адаптациогенеза.

К числу маркеров такого рода «темпорального различия» с начала XX в. стали относить свободное скрещивание внутри вида и его затрудненное скрещивание с другими видами у обладающих половым процессом организмов, с чем связаны концепции сингамеона (Lotsy, 1931) и биологического вида (Dobzhansky, 1935; Мауг, 1988), пусть сами авторы этих концепций давали иную теоретическую загрузку «критерия скрещиваемости». Однако, оборотной стороной концепции «биологического вида» явилась концепция «квазивидов» для организмов с бесполом размножением (Wilkins, 2007) и концептуальная неопределенность в отношении организмов, сочетающих бесполое и половое размножение, к каковым относятся и грибы.

Понимание вида как линии между двумя эволюционными событиями (Faegri, 1937; Pinna, 1999; Queiroz, 2005) составило основу филогенетической концепции вида (Wheeler, 2008) и привело к поиску, в частности, молекулярных маркеров, позволяющих зафиксировать дивергенцию.

Как было показано в предыдущем разделе, для грибных организмов эмпирическим путем был выявлен наиболее высокоразрешающий на видовом уровне локус — внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2, фланкирующие ген 5.8S (O'Brian et al., 2005; Nilsson et al., 2008; Ryberg et al., 2008; Walker et al., 2008; Hughes et al., 2009).

При этом следует отметить, что биологическая и филогенетическая концепции вида неконгруэнтны (Taylor, 2008), хотя, с одной стороны, обе концепции отражают различные стороны процесса расхождения популяций и накопления событий, способствующих их механической и физиологической изоляции, а с другой стороны, продолжают попытки (на наш взгляд, совершенно излишние) скоррелировать эти концепции в конкретных классификационных ситуациях. Становление изоляционного барьера — процесс подчас многоступенчатый и, ввиду клональной гетерогенности грибных популяций, еще очень слабо изученный. Именно поэтому молекулярное

маркирование видовой дивергенции у грибов представляется более универсальной и надежной процедурой.

Возвращаясь к «экотип-центрированной» концепции видообразования, этот процесс можно представить как прерывание экотипического континуума, в основе которого лежат различные механизмы, затрудняющие генетический обмен между экотипическими популяциями — возникновение географических барьеров (аллопатрическое видообразование), физиологическая изоляция популяций в пределах общего ареала (симпатрическое видообразование), экологическая изоляция экотипов в пределах общего ареала (парапатрическое, или симпатрическое аллопатрическое видообразование) (Nevo and Shkolnik, 1974; Nevo and Bar-El, 1976; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Солбриг и Солбриг, 1982; Старобогатов, 1985; Змитрович и Спирин, 2005).

Прерывание экотипического континуума может быть выраженным четко или часто нечетко, что связано в общем случае с разной степенью экологической пластичности гибридных форм (González-Forgero, 2009). Среди полипоровых грибов нам известны примеры как нечеткого, так и достаточно резкого прерывания экотипического континуума в связи с видообразованием. Далее мы подробно разбираем те интересные случаи, которые имеют отношение к исследованиям, проведенным с нашим непосредственным участием.

4.1. Экотипический континуум в ряду *Trametes versicolor* – *T. multicolor* – *T. pubescens*

Наличие промежуточных форм между *Trametes versicolor*, *T. multicolor* (*T. ochracea*) и *T. pubescens* было известно еще Фризу (Fries, 1821). Наиболее полное описание внутривидового полиморфизма этих трех таксонов принадлежит А.С. Бондарцеву (табл. 3).

С.П. Арефьев (2010) также сообщает о непрерывном вариационном ряде переходных форм между *Trametes versicolor* и *T. multicolor* (= *T. ochracea*) с одной стороны и *T. multicolor* и *T. pubescens* с другой, но при этом дает дифференциальные характеристики трех упомянутых видов: температурный оптимум роста, составляющий соответственно ≈ 26 , 22 – 25 и 6 – 10 °С, предпочтение *T. multicolor* древесины осины, *T. pubescens* — древесины березы, *T. versicolor* — широкого спектра лиственных пород, тонкие отличия модальных морфотипов.

Сравнительное исследование области ITS рибосомального кластера, проведенное с нашим участием (Malysheva and Zmitrovich, 2011), не показало достоверных различий между *T. versicolor* и *T. multicolor* (= *T. ochracea*), но позволило зафиксировать дивергенцию *Trametes pubescens* (рис. 3, клады «В» и С), соответственно). Однако эксперименты по скрещиванию моноспоровых изолятов, проведенные Томшовским и Хомолкой (Tomšovský and Homolka, 2004), показали существование репродуктивного барьера между тремя видами. Недавнее исследование Карлсона и соавторов (Carlsson et al., 2014), как и более ранние исследования, показало слабую разрешающую способность последовательностей ITS для разграничения трех видов, но комбинация этих данных с данными о последовательностях генов РНК-полимераз I и II, а также фактора элонгации трансляции позволила зафиксировать видовую дивергенцию.

Таким образом, современные данные показывают, что мы имеем три самостоятельных вида, связанных гаммой морфологических переходов (неизреженный экотипический континуум), «ядра» которых описываются в качестве самостоятельных экоморфологических единиц.

К стойким морфологическим отличиям *T. multicolor* от модальных экотипов *T. versicolor* относятся более развитый у основания слой ткани, нередко выдающийся в виде бугорка у сидячих и вентрально-прекрепленных форм (вентрально-прикрепленные формы *T. versicolor* без бугорка и, наоборот, воронковидные), а также менее выраженные границы между зонами на шляпке и их более однообразная окраска — более темная у основания и более светлая ближе к краю. В окраске шляпок типичных представителей *T. multicolor* никогда не присутствуют синеватые и ярко-оранжевые тона. К этому виду отчасти морфологически, отчасти в молекулярном отношении примыкает *T. pubescens*, большинство экотипов которого отличаются еще менее интенсивной (до отсутствующей) пигментацией и тенденцией к образованию лептосомных и гигрофильных экад.

Таблица 3

Описание внутривидового полиморфизма трутовиков *Trametes versicolor*-комплекса
А.С. Бондарцевым (1953)

Виды	Внутривидовые таксоны	Описания
<i>Trametes versicolor</i> (= <i>Coriolus versicolor</i>)	<i>f. vitellina</i>	«Шляпки черепитчатые, очень тонкие, плоские, от светло желтого до золотисто-желтого цвета, с атласно-блестящими шафранно-оранжевыми зонами. Довольно редкая форма, наблюдается на лиственных и хвойных породах».
	<i>f. cyanea</i>	«Шляпки очень тонкие, в виде пластинок; поверхность сине-стального цвета, украшенная блестящими кругами. Встречается не часто».
	<i>f. ad hirsutum transiens</i>	«Характеризуется шляпкой, приближающейся к <i>Coriolus hirsutus</i> . Встречается довольно часто».
	<i>f. ad zonatum transiens</i>	«Имеет шляпку, напоминающую <i>C. zonatus</i> [= <i>Trametes multicolor</i>]. Наблюдается реже предыдущей формы».
	<i>f. nigrozonata</i>	«Характеризуется черными зонами и темноокрашенными шляпками. Встречается редко».
	<i>f. fuscipora</i>	«Отличается оливково-каштановой расцветкой пор и темными зонами на поверхности. Встречается главным образом в Сибири и на Дальнем Востоке».
	<i>f. fuscata</i>	«Отличается бурой зональной или лишенной зон шляпкой; поры желтые».
<i>Trametes multicolor</i> (= <i>Coriolus zonatus</i>)	<i>f. nigromarginata</i>	«Шляпки охряно-изабеллового цвета, окантованные черно-пурпуровым, иногда почти черным острым краем; трубочки буроватые, слабо расщепленные».
	<i>f. umbrinoporosa</i>	«Характеризуется серовато-умбровым цветом трубочек».
	<i>f. grisea</i>	«Отличается серыми тонами поверхности трубчатого слоя и поверхности шляпки; край нередко белый».
	<i>f. lutescens</i>	«Характеризуется желтыми порами с разорванными краями; шляпка также окрашена в желтоватые тона».
	<i>f. ochracea</i>	«Отличается охряного цвета шляпками с зонами, окрашенными в серый цвет; трубочки желтые».
	<i>f. ad hirsutum transiens</i>	«Плодовые тела приближаются по строению шляпки к <i>Coriolus hirsutus</i> ; особенно характерными являются притупленный, снизу бесплодный край, округлые поры с толстыми краями и более резко выраженная опушенность, переходящая в войлочность».
<i>Trametes pubescens</i> (= <i>Coriolus pubescens</i>)	<i>f. tenuis</i>	«Шляпки 1,5 – 3 × 1 – 4 × 0,1 – 0,15 см, почти голые, едва шелковистые, кремовые или желтоватые, зональные или неясно зональные, у основания несколько суженные; поры в среднем 3 на 1 мм. Гифы более или менее сплошные, гиалиновые, обычно параллельно расположенные, (2,5) 3 – 6 мкм в диам. Эта форма, по-видимому, очень близка к <i>Coriolus versicolor f. vitellinus</i> ».

Дивергенция трех представленных близких видов связана, очевидно, с некоторой нишевой дифференциацией, позволяющей им сосуществовать на обширных пространствах Евразии и Северной Америки. Наиболее термофильный вид *T. versicolor* характеризуется рядом ксеротолерантных черт, связанных, прежде всего, с окраской поверхности шляпки, в которой часто встречаются синеватые и серо-черные тона в сочетании с ярко-оранжевыми тонами нарастающего края. Базидиомы этого вида характеризуются плотной сухой тканью, расположенной тонким слоем, и способны сворачиваться при высыхании, восстанавливая свою форму при увлажнении. Мицелий этого вида менее требователен к обводненности субстрата, что делает его менее чувствительным к стадии разложения древесины и позволяет в бореальной и умеренной зонах конкурировать с *T. multicolor* и рядом других доминантов ксилобионтных сообществ лиственных лесов, а в тропиках — успешно сосуществовать с ксерофильными представителями родов *Trametes*, *Hexagonia*, *Funalia* и некоторыми другими.

T. multicolor проявляет в большей степени психротолерантные свойства, что позволяет ему успешно развиваться в холодном поясе планеты, включая зону полярных пустынь, где этот вид, наряду с *Funalia trogii*, был отмечен на плáвнике (Ежов и др., 2012). Мицелий *Trametes multicolor* более чувствителен к увлажненности древесины, отчего гриб часто приурочен к свежему вывалу лиственных пород, где конкурирует с заболонными видами. Ареал *T. multicolor* смещен в Голарктику, причем ценооптимум приходится на таежную зону (Арефьев, 2010), а южноамериканские находки этого вида требуют проверки. Модальный экотип этого таксона характеризуется сочетанием черт мезоморфизма и психротолерантности (толстая и плотная ткань, конденсированная пигментированная поверхность, долго сохраняющиеся толстостенными трубочки).

Экотипический полиморфизм *T. pubescens* смещен в термогигрофильную область гидротермического спектра. Этот таксон характеризуется рыхлой гигрофанной тканью и слабоокрашенными, либо неокрашенными шляпками, которые образуются обычно в затененных и нередко увлажненных местообитаниях. Отсутствие психротолерантных черт не дает этому виду возможности выхода на лидирующие позиции в северотаежной ксилотрофной микробиоте, что отличает его от *T. multicolor*, и ценоареал этого вида на большем протяжении перекрывается с таковым *T. versicolor*, нишевая дифференциация с которым проходит по заселяемым микросайтам — ксеромезофильным (*T. versicolor*) и мезогигрофильным (*T. pubescens*).

Экотипический континуум *T. versicolor* – *T. multicolor* – *T. pubescens* обусловлен тем, что каждый из перечисленных видов дает параллельные серии экотипов, воспроизводящихся в различных микроклиматических условиях, что позволяет трем видам сосуществовать как на достаточно локальных участках в условиях внутриценотической гетерогенности, так и на большом протяжении их ареалов. Изоляционный барьер в таких условиях мог сформироваться только в ходе накопления геномных событий, итогом которых явилась несовместимость монокариотических мицелиев — то есть мы имеем дело с завершающими этапами симпатрического видообразования.

4.2. Экотипический полиморфизм в долготном градиенте:

ряд *Pachykytospora tuberculosa* – *P. wasseri* – *P. subtrametea*

Род *Pachykytospora* был описан для интересных резупинатных трутовиков, сочетающих характерную для рода *Polyporus* гифальную систему с уникальными в семействе мелкобородавчатыми и вытянутыми по продольной оси базидиоспорами (Kotlaba, Pouzar, 1963), хотя в дальнейшем (Dai et al., 2002; Piątek, 2005) делались попытки объединить его с родом *Haploporus*, характеризующимся базидиомами фомитоидного облика, короткими эллипсоидальными спорами и невздутыми и неветвящимися склерогифами. Всего известно порядка 6 видов рода *Pachykytospora* s. str. (Kotlaba, Pouzar, 1963, 1979; Ryvariden, 1972; David, Rajchenberg, 1992; Hattori et al., 2002; Zmitrovich et al., 2007), из которых в умеренной зоне Евразии было описано 3 замещающих друг друга в долготном направлении вида, различия между которыми даны в таблице 4.

Таблица 4

Викарирующие виды рода *Pachykytospora* в умеренной зоне Евразии

Диагностические особенности	<i>P. tuberculosa</i>	<i>P. wasseri</i>	<i>P. subtrametea</i>
Консистенция базидиомы	пробковая	кожистая	кожистая
Количество пор на 1 мм	0,4 – 2	1 – 4	3 – 5
Декстриноидная реакция скелетных гиф	сильная	слабая	отсутствующая
Размеры базидиоспор, мкм	(9) 10 – 14 × 4,6 – 7,0	(7,8) 8 – 9 (10,4) × 3,9 – 5,2	(7,9) 8,1 – 10,5 (11) × (4,5) 5 – 6,3 (7)
Споровый коэффициент (Q _m)	1,89	1,90	1,68
Субстрат	<i>Quercus</i> , реже <i>Castanea</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Malus</i> , <i>Fagus</i>	<i>Padus avium</i>	<i>Padus asiatica</i> , <i>Salix</i> sp., <i>Tilia amurensis</i>

Особенно следует отметить описанный нами в Жигулевском широколиственнолесном рефугиуме вид *P. wasseri*, который как бы заполняет «морфологический пробел» между распространен-

ным в европейских широколиственных лесах *P. tuberculosa* (Zmitrovich et al., 2007) и обитающим в широколиственных лесах Дальнего Востока *P. subtrametea*.

Изучение последовательностей области ITS1 – ITS2 *P. wasseri* подтвердило обособленность этого вида от *P. tuberculosa* (рис. 6), хотя восточноазиатский *P. subtrametea* до сих пор в молекулярном отношении не был изучен.

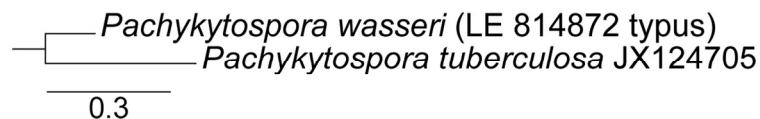


Рис. 6. Филогенетические взаимоотношения *Pachykytospora tuberculosa* и *P. wasseri*, основанные на сравнительном анализе последовательностей ITS (по: Zmitrovich and Kovalenko, 2016). Масштабная линейка — 0,3 ожидаемой замены на сайт.

Как видно из таблицы, *P. wasseri* сочетает черты *P. tuberculosa* и *P. subtrametea* в своеобразной комбинации: споры у этого вида достоверно с более высоким споровым коэффициентом, чем у *P. subtrametea*, но при этом более мелкие, чем у *P. tuberculosa* (табл. 5). Склерогифы *P. wasseri*, как и у *P. tuberculosa*, несут глюкановый чехол, окрашиваемый реактивом Мельцера — эта особенность также не проявляется у *P. subtrametea*. Однако, экотипические особенности *P. wasseri* сравнимы скорее с таковыми *P. subtrametea*. Оба вида ассоциированы главным образом с подлесочными породами широколиственных лесов и несут признаки мезогигроморфизма, в то время как *P. tuberculosa* ассоциирован с дубом в открытых (часто пойменных) лесах и его экотип характеризуется мезоксероморфными чертами.

Таблица 5

Вариабельность базидиоспор *Pachykytospora wasseri*

L × W	Q	L × W	Q	L × W	Q
9,5 × 5,5	1,7	8,0 × 3,9	2,1	9,1 × 4,9	1,9
10,3 × 5,5	1,9	7,8 × 4,9	1,6	8,0 × 3,4	2,4
9,0 × 5,7	1,6	8,3 × 3,4	2,4	9,9 × 4,9	2,0
10,3 × 5,3	1,9	7,8 × 4,7	1,7	9,1 × 4,2	2,2
8,6 × 5,5	1,6	7,8 × 5,2	1,5	7,8 × 3,4	2,3
10,0 × 5,5	1,8	9,9 × 5,2	1,9	10,4 × 3,9	2,7
9,5 × 5,5	1,7	7,8 × 3,6	2,2	8,3 × 5,2	1,6
9,0 × 5,6	1,6	10,4 × 4,7	2,2	8,0 × 4,9	1,6
8,6 × 5,5	1,6	9,6 × 3,9	2,5	8,3 × 3,9	2,1
10,4 × 5,2	2,0	7,8 × 4,2	1,9	8,0 × 5,2	1,5

Примечание: L — длина, мкм; W — ширина, мкм; Q — споровый коэффициент.

Находка *P. wasseri*, сделанная в Жигулях, заставляет более внимательно присмотреться к материалу по *P. tuberculosa* и *P. subtrametea*, приводимому для Волго-Уральского региона (сборы Н. Т. Степановой-Картавенко, определенные Х. Котирантой), однако, исходя из информации Котлабы и Повжара, описавших *P. subtrametea*, можно заключить, что наиболее западная находка этого вида относится к Западной Сибири (Kotlaba and Pouzar, 1979). По всей видимости, наличие трех близких широколиственнолесных видов *Pachykytospora*, взаимопроникновение ареалов которых до сих пор под вопросом, указывает на то, что их становление связано с плейстоценовой деградацией неморального пояса Северного Полушария. Таяжные и холодноstepные пространства, разобившие широколиственнолесные острова Дальнего Востока, Западной Сибири и Восточной Европы явились непреодолимым барьером в распространении этих теплолюбивых и тонко адаптированных к тенистым формациям грибов с низким конкурентным потенциалом, поэтому в данном случае можно постулировать аллопатрический видообразовательный тренд.

4.3. Резкое прерывание экотипического континуума: *Cerionporus rangiferinus*

В некоторых случаях обособленность вида от близкородственных таксонов может быть достаточно резкой, без развития серии параллельных экотипов. Это может относиться к подхватываемым отбором существенным нарушениям морфогенеза с последующей экологической изоляцией соответствующих линий. Такой способ дифференциации мы хотим продемонстрировать на интересном виде *Cerionporus rangiferinus*, в разрешении загадки которого нам довелось принимать участие (Zmitrovich et al., 2017).

Необычный гриб, образующий массивные и напоминающие олени рога тела был описан Блэкстоуном (Blackstone, 1746) еще в долиннеевский период и был назван им *Agaricus ramosus cornu reniferi referens*. Позднее этот гриб был повторно и независимо описан и проиллюстрирован Болтоном (Bolton, 1790) и назван им «Rain-deer Boletus (*Boletus rangiferinus*)» вследствие присутствия среди стерильных ветвей двух хорошо различимых шляпок, имеющих некоторое сходство с таковыми *Boletus squamosus*.

Фриз (Fries, 1821) сводит *Boletus rangiferinus* в синонимы *Polyporus (Favolus) squamosus* и рассматривает его в качестве монстрозной формы последнего, «приуроченной к погребам». Также Фриз указывает на промежуточные формы, проиллюстрированные Саурби (Sowerby, 1815), характеризующиеся тем, что часть ветвей стерильна, а часть несет редуцированные или приближающиеся к нормальным шляпки. Хасси (Hussey, 1847) также упоминает, что в необычных условиях *Polyporus squamosus* может формировать «девиантные тела», описываемые в качестве самостоятельных видов. Грэф (Graff, 1936) в обширном очерке полиморфизма *Polyporus squamosus* сводит *Boletus rangiferinus* в синонимы *B. polymorphus*, рассматривая последний в качестве разновидности *Polyporus squamosus* — *P. squamosus* var. *polymorphus*, характеризуя этот таксон разветвленной ножкой и более или менее редуцированными шляпками.

А.С. Бондарцев (1953) и Донк (Donk, 1974) рассматривают названия *Boletus rangiferinus* и *B. polymorphus* в качестве синонимов *Polyporus squamosus*. В развернутой характеристике *P. squamosus* f. *polymorphus* (incl. f. *rangiferinus*) А.С. Бондарцев пишет: «...Характеризуется удлиненной, изогнутой и разветвленной ножкой; шляпка по сравнению с типом сильно уменьшена; иногда она может совсем отсутствовать или не превышать своим диаметром диаметра ножки; поры слабо развиваются, менее правильны, чем у основного вида, и имеют более толстые перегородки» (Бондарцев, 1953).

В 2012 г. гриб, напоминающий «Rain-deer Boletus» Болтона — имеющий форму визуально стерильных «олених рогов» — был обнаружен В.А. Мельником в Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН растущим на погруженной в почву (~20 см) древесине предположительно *Cotoneaster lucidus*. Отсутствие выраженных диагностически-значимых элементов гименофора у этого гриба стало причиной его дальнейшего молекулярного тестирования, проведенного В.Ф. Малышевой в 2014 г. и С.В. Волобуевым в 2016 г. Результаты этого тестирования оказались необычными: нуклеотидные последовательности области ITS достаточно дистанцированы от таковых *Cerionporus squamosus* (имеющих как местное — г. Санкт-Петербург, так и азиатское происхождение): процент гомологии этих последовательностей был ниже 95 % (рис. 7, табл. 6), что свидетельствует о дивергенции видового уровня (Schoch et al., 2012).

Таблица 6

Эволюционная дистанция *Cerionporus rangiferinus*, *C. squamosus* и *Polyporus tuberaster*, оцененная по дивергенции последовательностей ITS области рибосомального кластера (по: Zmitrovich et al., 2017)

Виды	Эволюционная дистанция		
	1	2	3
1. <i>C. rangiferinus</i>	—		
2. <i>C. squamosus</i>	0,113 ± 0,020	—	
3. <i>P. tuberaster</i>	0,208 ± 0,033	0,186 ± 0,029	—

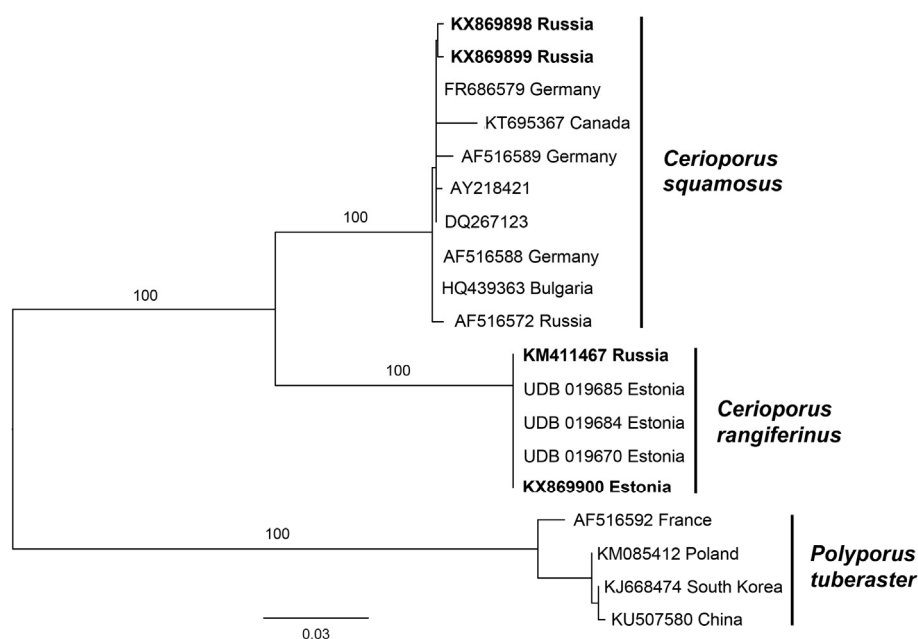


Рис. 7. Филогенетическое древо, построенное на основе сравнительного изучения области ITS (680 позиций) 19 образцов *Cerioporus squamosus*, *C. rangiferinus* и *Polyporus tuberaster* (по: Zmitrovich et al., 2017).

Нанесены значения бутстреп-поддержки ветвей, превышающие 95 %.

Масштабная линейка — 0,03 ожидаемой замены на сайт.

Однако в международной базе данных UNITE удалось найти последовательности, характеризующиеся 100 %-й гомологией с последовательностями обнаруженного в Ботаническом саду БИН РАН образца. Все они были получены из материала, хранящегося в гербарии Института зоологии и ботаники Тартусского сельскохозяйственного университета (ТААМ) и определенного как *Polyporus tuberaster*. Морфологический анализ соответствующих образцов показал, что они развивают нормальный гименофор, причем по облику фертильных шляпок вполне соответствуют изображениям «*Boletus rangiferinus*», а их отнесение к *Polyporus tuberaster* ошибочно. Ножка у таких образцов также очень характерна: она не имеет базального вздутия, что свойственно типичным представителям *Polyporus (Cerioporus) squamosus*, покрыта толстой темной коркой и нередко ветвится у основания. С другой стороны, детально изучив микроморфологические особенности визуально стерильного образца, собранного в Ботаническом саду БИН РАН, мы обнаружили споры и базидии, развивающиеся на нижней части его терминальных ветвей. Таким образом, все полученные данные однозначно свидетельствуют, что перед нами — не стерильные и уклоняющиеся формы *Polyporus (Cerioporus) squamosus*, и тем более не *P. tuberaster*, а вполне дивергировавший (дивергенция видового уровня) и способный к самовоспроизведению пул, представители которого характеризуются существенными нарушениями морфогенеза базидиом. Мы зафиксировали видовое название этого таксона — *Cerioporus rangiferinus*, отобрали находку в Ботаническом саду БИН РАН в качестве эпитипа, задепонировали полученные нуклеотидные последовательности в генбанк, произвели морфометрию базидиоспор, что дало возможность разработать расширенный диагноз этого давно забытого вида (Zmitrovich et al., 2017).

Основные отличия этого восстановленного нами таксона от близкого вида *Cerioporus squamosus* могут быть сведены к наличию у его представителей разветвленного и невздутого основания базидиомы, более длинной и покрытой толстой коркой ножки и шляпкам, характеризующимся большей или меньшей степенью редукции, причем если шляпки начинают расти в ширину, то все равно остаются вытянутыми по продольной оси. Интересно, что хорошо развившиеся до почти воронковидных шляпки этого вида нередко характеризуются темным буроватым пятном в центре шляпке — напротив места прикрепления ножки. У *C. squamosus* ножка вздута у основания, а шляпка широкая, почковидная, с шириной обычно превышающей ее длину. Основным микроскопическим различием между видами является наличие у представителей *C. rangiferinus* корки, образованной несколькими слоями каулоцистид, в то время как у *C. squamosus* каулоцис-

тиды или отсутствуют или (у образцов с «сажистым налетом» на ножке), образуют достаточно рыхлый слой. Размеры базидиоспор у этих двух видов перекрываются, причем у обоих видов наблюдается корреляция их размеров со степенью развития гименофора: у более старых образцов с вполне развившимся гименофором споры в среднем крупнее. Столь незначительные микроморфологические отличия и заставляли многих авторов включать *C. rangiferinus* в спектр variability *C. squamosus*.

Дивергенция *C. squamosus* и *C. rangiferinus*, зафиксированная по участку ITS1 – ITS2, свидетельствует о протяженной во времени независимой эволюции этих видов. Между ними нет экологического континуума, причем, судя по характеру морфогенетических нарушений *C. rangiferinus*, никогда и не было, поскольку эти нарушения оказываются более существенными, чем экологически-обусловленные модификации морфогенеза. Успехи сравнительной геномики и транскриптомики, несомненно, рано или поздно прояснят, какие именно гены *C. rangiferinus* были повреждены, однако уже сегодня можно вполне обоснованно говорить о том, что этот таксон характеризуется «аритмичным фенотипом» — повреждением (судя по всему, компенсированным) работы молекулярного осциллятора, задающего характер дневного и ночного нарастания мицелия, результатом которого является более медленный дневной рост, менее активная экспансия шляпок и более активное и стабильное во времени формирование коровых зон. По всей видимости, такой фенотип оказался более адаптированным при развитии гриба в аномально затененных местообитаниях — дуплах, внутри пней, на погребенной древесине (рис. 8). «Циркадные фенотипы», свойственные типичным *C. squamosus*, продолжали удерживать ниши, связанные с открытой поверхностью крупномерных пней и сухостоя. Гибридные фенотипы оказывались менее конкурентоспособными при колонизации открытых местообитаний с одной стороны, где уступали выраженным «циркадным фенотипам» в силу меньшей скорости роста, и при колонизации аномально затененных местообитаний с другой, поскольку уступали выраженным «аритмичным фенотипам» в силу неспособности формирования разветвленных «побегов», развивающих спороношение в условиях затенения. По-видимому, именно таким образом в данном случае происходила дифференциация ниш двух видов, и формировался изоляционный барьер.



Рис. 8. Гипотетическая схема дивергенции *Cerioporus squamosus* и *C. rangiferinus*.

5. Сложность дробления линнеонов: проблема *Cerioporus varius* (Заключение)

Следует отметить, что «филогенетический кустарник», соответствующий видовым единицам-линнеонам бывает очень запутанным и изоляционные барьеры оказываются сформированными не между всеми сериями параллельных экотипов. Иногда внутри линнеонов распознаются морфологически достаточно обособленные, но репродуктивно не изолированные «ядра», иногда же дивергенция фиксируется молекулярными методами. Текущий консенсус специалистов как по таким таксонам-линнеонам, так и по дробным единицам, выделяемым из них с использованием

различных методов, связан с осознанием, что эти «объекты» находятся в состоянии реконструкции и используемые названия — всего лишь «прагматические единицы», юнионы, соответствие которых «филовидам» еще предстоит раскрыть.

В качестве примера такого конгломерата рассмотрим *C. varius*-комплекс, для части представителей которого, например, *C. choseniae*, видовой статус подтвержден молекулярными методами, дифференциация другой части представителей выражена морфологически, но трудно фиксируется молекулярными методами и методами скрещиваний (пара *C. Varius* / *C. leptcephalus*), а некоторых представителей которого (*C. vassilievae*) протестировать еще только предстоит.

C. choseniae был описан Б.П. Васильковым (1967) как *Piptoporus chozeniae* по материалу, собранному им совместно с Э.Л. Нездойминого на российском Дальнем Востоке в пойме р. Ола на сухостойном стволе *Salix* (*Chozenia*) *arbutifolia*. Пармасто (1975) помещает этот вид в род *Polyporus* и приводит дополнительные данные по его распространению в Якутии, Бурятии и Туве, где он также был приурочен к видам рода *Salix*. М.А. Бондарцева (1998) также рассматривала *Polyporus choseniae* как независимый вид.

Китайский исследователь Дай на основании анализа описаний *P. choseniae* и *P. ulmi* свел первое название в синонимы второго (Dai, 1999) — несмотря на то обстоятельство, что сам Б.П. Васильков в дифференциальном диагнозе упоминал, что описываемый вид отличается от *P. ulmi* сильно редуцированной ножкой и пробковой тканью, почему и рассматривается в роде *Piptoporus* (Васильков, 1967). С другой стороны, Торн (Thorn, 2000), изучив типовый материал Б.П. Василькова по *P. choseniae* и Л.Н. Васильевой по *P. ulmi* подтвердил независимый статус этих таксонов и представил их расширенные диагнозы с учетом данных микроморфологического анализа. Поскольку название *P. ulmi* Bondartsev et Ljub. представляет поздний омоним *P. ulmi* Paulet (современное название *Ceriporus squamosus*), этот исследователь предложил новый эпитет *P. vassilievae* (Thorn, 2000).

Рюварден в различное время принимал *P. choseniae* как независимый вид (Núñez and Ryvardeen, 1995; Krisai-Greilhuber and Ryvardeen, 1997), либо сводил его в синонимы *P. varius* (Núñez and Ryvardeen, 2001). Мы в свое время провели сравнительное изучение типового материала *P. choseniae* с приуроченными к *Salix* экземплярами *P. (Favolus) pseudobetulinus*, подтвердившее значительные микроморфологические различия между двумя видами (Zmitrovich et al., 2010).

В 2007 г. Дай и соавторы (Dai et al., 2007) описывают из Тибета новый вид *P. subvarius*, приуроченный к живым деревьям *Salix* sp., причем краткий диагноз этого вида существенно не противоречит диагнозу *P. choseniae*, данному Б.П. Васильковым. В примечании авторы пишут, что от *P. ulmi* (в составе которого Дай рассматривал и *P. choseniae*) описываемый ими вид отличается более бледной ножкой и более крупными порами (1 – 2 на 1 мм). В дальнейшем *P. subvarius* был изучен в молекулярном отношении и был подтвержден сначала его независимый видовой статус (Sotome et al., 2011), а затем, когда нашей группой в молекулярном отношении был изучен *P. choseniae* (Змитрович и др., 2014; Zmitrovich et al., 2014) — принадлежность «*P. subvarius*» к этому таксону. Нами был отобран эпитип *P. choseniae* и проведено сравнительно-морфологическое исследование *P. choseniae* с близкими таксонами (рис. 9; табл. 7).

Таблица 7

Эволюционная дистанция между нуклеотидными последовательностями области *Ceriporus choseniae* и «*Polyporus*» *subvarius*

Вид	Эволюционная дистанция		
	1	2	3
1. <i>C. choseniae</i> KJ595567	—		
2. <i>P. subvarius</i> AB587632	0,006	—	
3. <i>P. subvarius</i> AB587643	0,006	0,000	—

Таким образом, проведенные исследования подтвердили самостоятельный видовой статус *P. choseniae* и выявили стойкие различия *P. choseniae* и *P. varius* s. str. В 2016 г. оба вида были пе-

ренесены в род *Cerioporus* (Zmitrovich and Kovalenko, 2016). Далее приводится диагноз *Cerioporus choseniae* с учетом изученного нами материала.

Менее дивергировавшими таксонами оказались *Cerioporus varius* s. str. и *C. leptocephalus*. Они были описаны еще в XVIII столетии как *Boletus leptocephalus* (Jacquin, 1778) и *B. varius* (Persoon, 1796). Начиная с Фриза (Fries, 1821) и до самого недавнего времени оба вида рассматривались в составе рода *Polyporus*, причем в XX столетии наметилась тенденция к их объединению в один вид (Бондарцев, 1953; Gilbertson and Ryvarden, 1987; Бондарцева, 1998), хотя были авторы, продолжавшие рассматривать их отдельно (Overholts, 1953). Последняя точка зрения выглядит логичной, если сравнить оригинальные описания и иллюстрации этих таксонов.

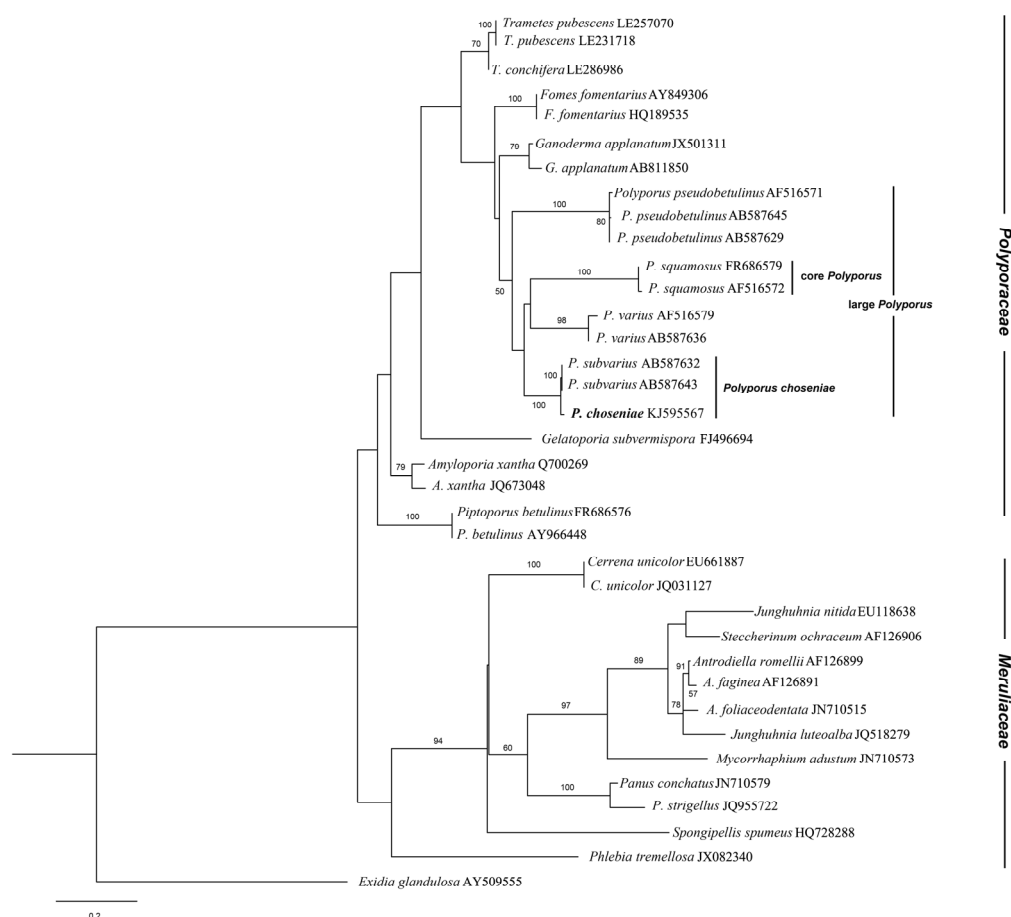


Рис. 9. Филогенетическое древо, построенное на основании сравнительного изучения последовательностей ITS (по: Zmitrovich et al., 2014). Показаны значения бутстреп-поддержки, превышающие 50 %.

Вследствие сходной текстуры базидиомы, характера поверхностей и микроморфологических особенностей, различия между двумя упомянутыми таксонами имеют скорее экотипическую природу. Изоляционный барьер между ними еще не сформировался (Kueger, 2002). С другой стороны, наподобие пары *C. Squamosus* / *C. rangiferinus*, эта пара таксонов характеризуется выраженным гиатусом без развития «экотипического континуума», и, подобно *C. rangiferinus*, хотя и в меньшей степени, для *C. leptocephalus* характерна некоторая редукция шляпки и тенденция к ее вытягиванию по продольной оси (т. е. менее активный рост в ширину на завершающих этапах морфогенеза), а также тенденция к развитию изодиаметрической и покрытой черной кутикулой ножки (ножка *C. varius* обычно короткая, более вздутая в верхней части и корневидно сужающаяся, голая или покрытая рыхлым темным налетом). Именно по этой причине мы предложили временно рассматривать эти таксоны в качестве самостоятельных видов (Zmitrovich et al., 2016).

Таким образом, рассматривая *C. varius*-комплекс, мы можем заметить две рано разошедшиеся (маркируемые по дивергенции в области спейсеров ITS) линии — *C. choseniae* (= *C. subvarius*) и

C. varius, причем в последней, несмотря на определенный полиморфизм, выделяются два четко воспроизводящихся «экотипических ядра» (*C. leptcephalus* и *C. varius* s. str.), статус которых проблематичен. С одной стороны, представители обеих групп интерфертильны (Krueger, 2002), что свидетельствует о том, что генетическая изоляция между ними на данный момент отсутствует. С другой стороны, морфогенетические различия между обеими группами достаточно стойкие, а промежуточные морфотипы не выражены, что наводит на мысль о начавшейся экологической изоляции. В терминологии Добжанского и Спасского (Dobzhansky and Spassky, 1959) применительно к паре *C. Leptocephalus* / *C. varius* s. str. можно использовать такую характеристику как «кластер видов in statu nascendi».

В целом комплекс *C. varius* представляет хороший пример того, что «филогенетический кустарник», связанный с процессами видообразования, является чаще всего асимметричным и серии параллельных морфотипов возникают гетерохронно, поэтому их статус в пределах одной филогенетической радиации может варьировать от экотипа или «вида in statu nascendi» до филовида, либо биологического вида.

Автор благодарен В.Ф. Малышевой, В.А. Спирина, О.Н. Ежову, Р.В. Ершову, Д.А. Косолапову, С.Ю. Большакову, С.В. Волобуеву и М.В. Сидельниковой — своим соавторам и добрым коллегам, а также руководителям проводимых исследований М.А. Бондарцевой и А.Е. Коваленко. Работы выполнялись в рамках госзадания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 01201255602.

Список источников

- Арефьев С.П. (2010) Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск, Наука.
- Бондарцев А.С. (1953) Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. Изд-во АН СССР, М, Л.
- Бондарцев А.С. (1963) Редкие и новые виды трутовых грибов (Polyporaceae) для СССР. *Бот. мат-лы Отд. споровых раст. Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР*. 16: 113 – 124.
- Бондарцева М.А. (1998) Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые; Вып. 2. Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые. Наука, СПб.
- Васильков Б.П. (1967) Новый вид трутовикового гриба на чозении. *Новости сист. низших раст.* 4: 244 – 246.
- Ежов О.Н., Ершов Р.В., Змитрович И.В. (2012) О находках базидиомицетов в условиях арктической пустыни (Земля Франца-Иосифа). *Бюлл. МОИП. Биол.* 117 (4): 81 – 83.
- Змитрович И.В., Спирин В.А. (2005) Экологические аспекты видообразования у высших грибов. *Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения* 6: 46 – 68.
- Иорданский Н.Н. (2009) Некоторые проблемы эволюционного адаптационного генеза. *Ж. общей биол.* 70 (5): 372 – 382.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. (2011) Биологическая систематика: Эволюция идей. Товарищество научных изданий КМК, М.
- Парамонов А.А. (1967) Пути и закономерности эволюционного процесса (Основные принципы филогенетики). В сб. «Современные проблемы эволюционной теории». Наука, Л, 342 – 441.
- Рыковский Г.Ф. (2001) Проблема эволюции мохообразных как особой группы высших растений. *Купревические чтения III. Проблемы экспериментальной ботаники*. Тэхналогія, Минск, 50 – 102.
- Синская Е.Н. (1948) Динамика вида. Сельхозгиз, М.–Л.
- Солбриг О., Солбриг Д. (1982) Популяционная биология и эволюция: Пер. с англ. Мир, М.
- Старобогатов Я.И. (1985) Проблема видообразования. *Итоги науки и техники. Сер. Геология* 20: 1 – 92.
- Тахтаджян А.Л. (1964) Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. Наука, М – Л.
- Тахтаджян А.Л. (1966) Система и филогения цветковых растений. Наука, Л.
- Шварц С.С. (1980) Экологические закономерности эволюции. Наука, М.
- Шмальгаузен И.И. (1946а) Проблемы дарвинизма. Советская наука, М.
- Шмальгаузен И.И. (1946б) Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). АН СССР, М – Л.
- Яблоков А.В. (1969) Адаптационный генез. Большая советская энциклопедия. 3-е изд. 1: 215.
- Blackstone J. (1746) Specimen botanicum quo plantarum plurium rariorum Angliae. London.
- Bolton J. (1790) An history of fungusses, growing about Halifax. Vol. 3. London
- Bourdot H., Galzin A. (1928) Hyménomycètes de France. Hétérobasidiés – Homobasidiés gymnocarpes. Sceaux.
- Bulliard P. (1780 – 1793) Herbar de la France ou collection complete des plantes indigènes de ce royaume. Paris.
- Carlsson A., Justo A., Hibbett D.S. (2014) Species delimitation in *Trametes*: a comparison of ITS, RPB1, RPB2 and TEF1 gene phylogenies. *Mycologia* 106 (4): 735 – 745.
- Dai Y.C. (1999) Changbai wood-rotting fungi 11. Species of *Polyporus* sensu stricto. *Fung. Sci.* 14: 67 – 77.

- Dai Y.C., Niemelä T., Kinnunen J.** (2002) The polypore genera *Abundisporus* and *Perenniporia* (Basidiomycota) in China, with notes on *Haploporus*. *Ann. Bot. Fenn.* 39: 169 – 182.
- Dai Y.C., Yu C.J., Wang H.C.** (2007) Polypores from eastern Xizang (Tibet), western China. *Ann. Bot. Fennici* 44: 135 – 145.
- David A., Rajchenberg M.** (1992) West African polypores: new species and new combinations. *Mycotaxon* 45: 131 – 148.
- Dobzhansky T.** (1935) A critique of the species concept in biology. *Phil. Sci.* 2 (3): 344 – 355.
- Dobzhansky T., Spassky B.** (1959) *Drosophola paulistorum*, a cluster of species *in statu nascendi*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 45 (3): 419 – 428.
- Donk M.A.** (1974) Check list of European polypores. *Verh. Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap. Nat. Reeks.* 62: 1 – 469.
- Faegeri K.** (1937) Some fundamental problems of taxonomy and phylogenetics. *Bot. Rev.* 3 (8): 400 – 423.
- Fries E.M.** (1821) Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuisti atque descripsit. Vol. 1. Gryphiswald.
- Fries E.M.** (1828) Elenchus fungorum, sistens commentarium in Systema mycologicum, I. Gryphiswald.
- Fries E.M.** (1832) Index alphabeticus generum, specierum et synonymorum in Eliae Fries Systemate Mycologico ejusque supplement «Elencho Fungorum» enumerationum. Gryphiswald.
- Gilbertson R.L., Ryvarden L.** (1987) North American polypores. Vol. 2. Lubrecht and Cramer, Port Jervis.
- González-Forero M.** (2009) Removing ambiguity from the biological species concept. *J. Theor. Biol.* 256 (1): 76 – 80.
- Graff W.** (1936) North American polypores. 1. *Polyporus squamosus* and its varieties. *Mycologia* 28 (2): 154 – 170.
- Hall B.** (1999) Evolutionary developmental biology. Kluwer Acad. Publ. Press., Dordrecht.
- Hussey M.** (1849) Illustrations of British mycology containing figures and descriptions of the funguses of interest and novelty indications to Britain. Pt 1. London.
- Jacquin N.J.** (1778) Miscellanea Austriaca ad botanicam, chemiam, et historiam naturalem spectantia, cum figures partis coloratis. Vol. 1. Vindobon.
- Kavina Ch., Pilát A.** (1936 – 1942) Atlas des Champignons de l'Europe. Praha, 1936 – 1942: 1936, p. 1 – 96 (pl. 1 – 48); 1937, p. 97 – 176 (pl. 49 – 136); 1938, p. 177 – 240 (pl. 137 – 168); 1939, p. 241 – 320 (pl. 169 – 208); 1940, p. 321 – 360 (pl. 209 – 248); 1941, p. 361 – 472 (pl. 249 – 304); 1942, p. 473 – 624 (pl. 305 – 374).
- Kotlaba F., Pouzar Z.** (1963) A new genus of the polypores — *Pachykytopsora* gen. nov. *Česká Mykol.* 17 (1): 27 – 34.
- Kotlaba F., Pouzar Z.** (1979) An interesting Asian polypore *Pachykytospora subtrametea*. *Česká Mykol.* 33: 129 – 133.
- Koukol O., Kotlaba F., Pouzar Z.** (2014) Taxonomic evaluation of the polypore *Daedaleopsis tricolor* based on morphology and molecular data. *Czech Mycology* 66 (2): 107 – 119.
- Krisai-Greilhuber I., Ryvarden L.** (1997) *Polyporus chozeniae*: a boreal polypore, new for Europe. *Boll. Gr. Micol. G. Bres.* 40: 281 – 284.
- Krueger D.** (2002) Monographic studies in the genus *Polyporus* (Basidiomycotina). PhD diss., University of Tennessee, Tennessee.
- Kuntze O.** (1898) Revisio generum plantarum vascularium omnium atque cellularium multarum secundum. Pars III. London.
- Malysheva V.F., Zmitrovich I.V.** (2011) Testing the *Trametes hirsuta* complex. *Nova Hedwigia* 93 (1 – 2): 57 – 71.
- Mayr E.** (1988) Toward a new philosophy of biology. N. Y.: Cambridge Univ. Press.
- Nevo E., Shkolnik A.** (1974) Adaptive metabolic variation of chromosome forms in mole rats, *Spalax*. *Experientia* 30: 724 – 726.
- Nevo E., Bar-El H.** (1976) Hybridization and speciation in fossorial mole rats. *Evolution* 30: 831 – 840.
- Nilsson R.H., Kristiansson E., Ryberg M., Hallenberg N., Larsson K.-H.** (2008) Intraspecific ITS variability in the kingdom *Fungi* as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification. *Evol. Bioinformat.* 4: 193 – 201.
- Nonne J.P., Planer J.J.** (1788) Index Plantarum quas Agro Efvrtensi sponte provenientes. Gothae.
- Núñez M., Ryvarden L.** (1995) Polypores, new to Japan 1. Species of *Polyporus*, with a note on *P. hartmanni*. *Mycoscience* 36: 61 – 65.
- Núñez M., Ryvarden L.** (2001) East Asian polypores 2. *Polyporaceae* s. lato. Synopsis Fungorum 14: 170–522.
- O'Brian H.E., Parrent J.L., Jackson J.A., Moncalvo J.-M., Vilgalys R.** (2008) Fungal community analysis by large scale sequencing of environmental samples. *Appl. Envir. Microbiol.* 71: 5544 – 5550.
- Overholts L.O.** (1953) The *Polyporaceae* of United State, Alasca and Canada. New York.
- Parmasto E.** (1975) On *Polyporus chozeniae* (Vassilk.) Parm. comb. nov. and related species. *Folia Cryptog. Estonica* 5: 35 – 39.
- Parr A.E.** (1926) Adaptiogenesis und Phylogenese. Zur analyse der Anpassungserscheinungen und Ihrer Entstehung. Verlag von Julius Springer, Berlin.
- Persoon Ch.H.** (1796) Observationes mycologicae. Pars prima. Leipzig.
- Piątek M.** (2005) Taxonomic position and world distribution of *Pachykytospora nanosporea* (*Polyporaceae*). *Ann. Bot. Fenn.* 42: 23 – 25.
- Pilát A.** (1937) *Polyporaceae*. Atlas des champignons de l'Europe III. Vol. 1. Praha.
- Pinna M.G.G., de** (1999) Species concepts and phylogenetics. *Rev. Fish Biol. Fisheries.* 9 (4): 353 – 373.
- Queiroz K., de** (2005) Different species problems and their resolution. *BioEssays* 27 (12): 1263 – 1269.
- Rajchenberg M.** (1995) A taxonomic study of the Subantarctic *Piptoporus* (*Polyporaceae*, *Basidiomycetes*) II. *Nordic J. Bot.* 15 (1): 105 – 119.
- Ryvarden L.** (1972) A critical checklist of the *Polyporaceae* in tropical East Africa. *Norw. J. Bot.* 19: 229 – 238.
- Ryvarden L., Gilbertson R.L.** (1993) European polypores. Part 1. *Abortiporus* – *Lindtneria*. Synopsis Fung. 6. Fungiflora, Oslo.

- Ryvarden L., Gilbertson R.L.** (1994) European polypores. Part 2. *Meripilus – Tyromyces*. Synopsis Fung. 7. Fungiflora, Oslo.
- Ryvarden L., Melo I.** (2014) Poroid fungi of Europe / with photos by T. Niemelä and drawings by I. Melo and T. Niemelä. Synopsis Fung. 31. Fungiflora, Oslo.
- Schäffer J. Ch.** (1774) Fungorum qui in Bavaria et Palatinatu circa Ratisbonam nascuntur Icones. T. 4. Palm.
- Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S., Robert V., Spogue J.L. et al.** (2012) Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for *Fungi*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109: 6241 – 6246.
- Sotome K., Hattori T., Ota Yu.** (2011) Taxonomic study on a threatened polypore, *Polyporus pseudobetulinus*, and a morphologically similar species, *P. subvarius*. *Mycoscience* 52: 319 – 326.
- Sotome K., Akagi Y., Lee S.S., Ishikawa N.K., Hattori T.** (2013) Taxonomic study of *Favolus* and *Neofavolus* gen. nov. segregated from *Polyporus* (*Basidiomycota*, *Polyporales*). *Fungal Div.* 58: 245 – 266.
- Sowerby J.** (1897 – 1815) Colored figures of English fungi or mushrooms. London.
- Spirin W.A., Zmitrovich I.V., Malysheva V.F.** (2005) Notes on *Perenniporiaceae*. St. Petersburg: All-Russian Institute of Plant protection.
- Taylor A.F.S.** (2008) Recent advances in our understanding of fungal ecology. *Coolia* 51: 197 – 212.
- Thorn R.G.** (2000) Some polypores misclassified in *Piptoporus*. *Karstenia* 40: 181 – 187.
- Tomšovský M., Homolka L.** (2004) Mating tests among geographically separated collections of the *Trametes versicolor* (Fr.) Pilát (*Basidiomycetes*, *Polyporales*) group. *Nova Hedwigia* 79 (3 – 4): 425 – 431.
- Trifonov E.N.** (2004) Tuning function of tandemly repeating sequences: a molecular device for fast adaptation. In: *Evolutionary theory and processes: Modern Horizons* (Wasser S.P., ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 115 – 138.
- Turesson G.** (1930) Genecological units and their classificatory value. *Svensk Bot. Tidskr.* 24: 511 – 545.
- Walker J.F., Miller O.K., Horton J.L.** (2009) Seasonal dynamics of ectomycorrhizal fungal assemblages on oak seedlings in the southeastern Appalachian Mountains. *Mycorrhiza* 19: 123 – 132.
- Wheeler Q.D.** (2008) The new taxonomy. CRC Press, Boca Raton.
- Zmitrovich I.V., Malysheva V.F., Spirin W.A.** (2007) A new *Pachykytospora* species (*Basidiomycota*, *Polyporales*) from Zhuguli, European Russia. *Укр. бот. ж.* 64 (1): 42 – 46.
- Zmitrovich I.V., Malysheva V.F.** (2013) Towards a phylogeny of *Trametes* alliance (*Basidiomycota*, *Polyporales*). *Микол. фитопатол.* 47 (6): 358 – 380.
- Zmitrovich I.V., Malysheva V.F., Kosolapov D.A., Bolshakov S.Yu.** (2014) Epitypification and characterization of *Polyporus choseniae* (*Polyporales*, *Basidiomycota*). *Микол. фитопатол.* 48 (4): 224 – 230.
- Zmitrovich I.V., Kovalenko A.E.** (2016) Lentinoid and polyporoid fungi, two generic conglomerates containing important medicinal mushrooms in molecular perspective. *Int. J. Med. Mush.* 18 (1): 23 – 38.
- Zmitrovich I.V., Ezhov O.N., Ershov R.V.** (2010) On *Salix*-associated *Polyporus pseudobetulinus* and *P. choseniae* in Russia. *Karstenia* 5 (2): 53 – 58.
- Zmitrovich I.V., Bondartseva M.A., Sidelnikova M.V.** (2016) Noteworthy polypores of Pushkin city near the Saint Petersburg (Russia), the reserve of old-growth trees. 2. *Cerioporus varius* and *C. leptcephalus*. *Agricult. Forest.* 62 (4): 213 – 225.
- Zmitrovich I.V., Volobuev S.V., Parmasto I., Bondartseva M.A.** (2017) Re-habilitation of *Cerioporus* (*Polyporus*) *rangiferinus*, a sib of *Cerioporus squamosus*. *Nova Hedwigia* (in press).

***Acremonium*-подобные грибы: разнообразие таксонов**

Е.Ю. Благовещенская, Н.И.Блум

Московский Государственный университет имени М.В. Ломоносова

kathryn@yandex.ru

Acremonium Link — это анаморфный род порядка Нуростреалес, широко представленный в природе и имеющий очень большое практическое значение, особенно для медицинской микологии. Бедность морфологии неоднократно приводила (и приводит) к существенным проблемам при идентификации изолятов и различным таксономическим конфузам. Наиболее знаменитым из них, конечно же, является само существование этого рода, так как многие виды акремониев и по сегодняшний день фигурируют в работах как виды другого рода — рода *Cephalosporium* Corda — который еще полвека назад был признан *nomen confusum* (Gams, 1968). Основная часть видов этого рода перешла в род *Acremonium*, а затем и в другие таксоны сумчатых грибов. Тем не менее, в настоящий момент времени в базах Index Fungorum и MycoBank около двадцати видов рода *Cephalosporium* снова имеют статус легитимных, причем некоторый абсурд ситуации добавляет то, что род *Cephalosporium* в базе Index Fungorum по-прежнему указан как синонимичный роду *Acremonium*. Таким образом, ситуация остается весьма запутанной.

В русскоязычной литературе проблемное положение акремониеподобных грибов вообще практически не освещалось за небольшим исключением (Тарасов, 1976; Налепина и Тарасов, 1987). В нашей работе мы постараемся восполнить этот пробел и привести обзор современного положения *Acremonium* spp. и схожих видов. Для облегчения восприятия мы приводим в алфавитном порядке список наиболее важных терминов, используемых в литературе при описании таксонов с пояснениями и схематическими иллюстрациями (рис. 1).

Термины, используемые при описании таксонов

Аделофиалида — редуцированная фиалида в виде слабо дифференцированного ответвления от основной клетки (рис. 1, *d*); септы, отделяющей аделофиалиду от подлежащей гифы, не формируется. Характерная особенность — хорошо выраженный воротничок.

Афанофиалида — фиалида, редуцированная до одной шейки (рис. 1, *f*); обычно их бывает несколько на одну клетку подлежащей гифы.

Вертицеллятное ветвление конидиеносцев — такое ветвление, при котором главная и боковые оси имеют примерно одинаковую длину (*sensu* Gams, 1971).

Головка конидий — шаровидная структура, возникающая на фиалиде из конидий, склеенных общей слизью (рис. 1, *i*).

Извилистая фиалида или фиалида с извилистой клеточной стенкой — фиалида, верхняя часть которой имеет характерный искривленный контур (рис. 1, *g*).

Ортофиалиды или ортотропные фиалиды — фиалиды, ориентированные перпендикулярно гифе, на которой они расположены (рис. 1, *b*).

Периклинальное утолщение клеточной стенки фиалиды — увеличение толщины клеточной стенки фиалиды в верхней ее части (рис. 1, *h*).

Плагофиалиды или плагиотропные фиалиды — фиалиды, образующие острый угол с подлежащей гифой (рис. 1, *c*). Обычно возникают непосредственно под септой.

Разъединенная (disconnected) цепочка конидий — такая цепочка, где конидии не имеют специальных коннективов и сравнительно легко разъединяются (рис. 1, *j*).

Рацемозное ветвление конидиеносцев — такое ветвление, при котором боковые ветви короче, чем главная ось (*sensu* Gams, 1971).

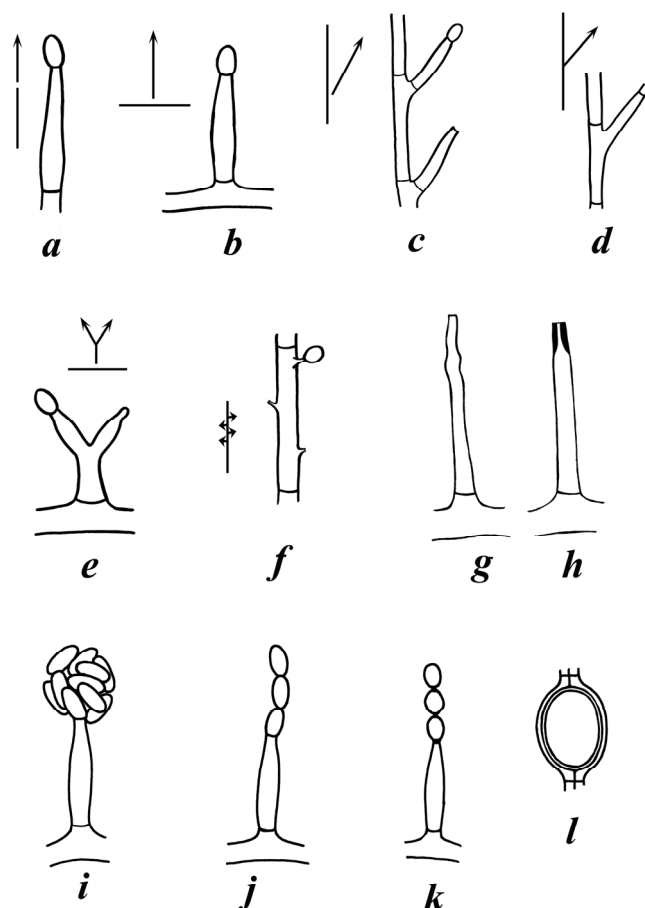


Рис. 1. Различные варианты строения фиалид

- a – c.* Ориентация фиалид по отношению к гифе: *a* — телофиалида, *b* — ортофиалида, *c* — плагиофиалида.
- d – h.* Нестандартные фиалиды: *d* — аделофиалида, *e* — схизофиалида, *f* — афанофиалиды, *g* — извилистая фиалида, *h* — фиалида с периклинальным утолщением клеточной стенки.
- i – l.* Расположение формирующихся на фиалидах конидий: *i* — головка конидий, *j* — разъединенная цепочка конидий, *k* — соединенная цепочка конидий, *l* — строение клеточной стенки конидии в соединенной цепочке (первичная стенка на обоих концах конидии утолщена).

Соединенная (connected) цепочка конидий — такая цепочка, где первичная клеточная стенка формирует особое утолщение с обеих сторон конидии, образуя, таким образом, коннективы (рис. 1, *k, l*).

Схизофиалида (шизофиалида) — ветвящаяся фиалида (рис. 1, *e*); дополнительных септ при этом не образуется.

Телофиалида — фиалида, имеющая верхушечное расположение. Фактически, это апикальная клетка гифы, ставшая конидиогенной (рис. 1, *a*).

Фиалида — бутылковидная конидиогенная клетка, формирующая базипетальную цепочку конидий. Фиалоконидии относятся к энтеробластическим конидиям, то есть в построении клеточной стенки спор участвует только внутренний слой клеточной стенки материнской клетки. По расположению на мицелии различают орто- и плагиофиалиды.

Цепочка конидий — структура, состоящая из последовательно соединенных конидий. Различают т.н. разъединенные (рис. 1, *j*) и соединенные (рис. 1, *k*) цепочки.

Цимозное ветвление конидиеносцев — такое ветвление, при котором боковые ветви длиннее, чем главная ось (*sensu* Gams, 1971).

Предыстория вопроса: от Корда до Гамса

В связи с указанными выше обстоятельствами, мы начнем историю изучения акремониев именно с описания рода *Cephalosporium*. Впервые род *Cephalosporium* был описан в 1839 году чешским микологом Августом Карлом Йозефом Корда в книге «*Icones Fungorum hucusque Cognitorum*» (Corda, 1839). В описании рода характерными чертами являются отсутствие септ, простые конидиеносцы (в оригинале — спороносцы), заканчивающиеся головкой из одноклеточных спор. В этой работе описано два вида: типовой — *C. acremonium* Corda, выделенный с разлагающихся останков насекомых, ранее хранившихся в спирту, и *C. macrocarpum* Corda, найденный в разлагающихся семенах конопли. На основе описания, изображений (рис. 2) и экологии описанных видов Вальтер Гамс посчитал, что, скорее всего, Август Корда наблюдал какие-то виды зигомицетного рода *Mortierella* (Gams, 1967; Gams, 1971).

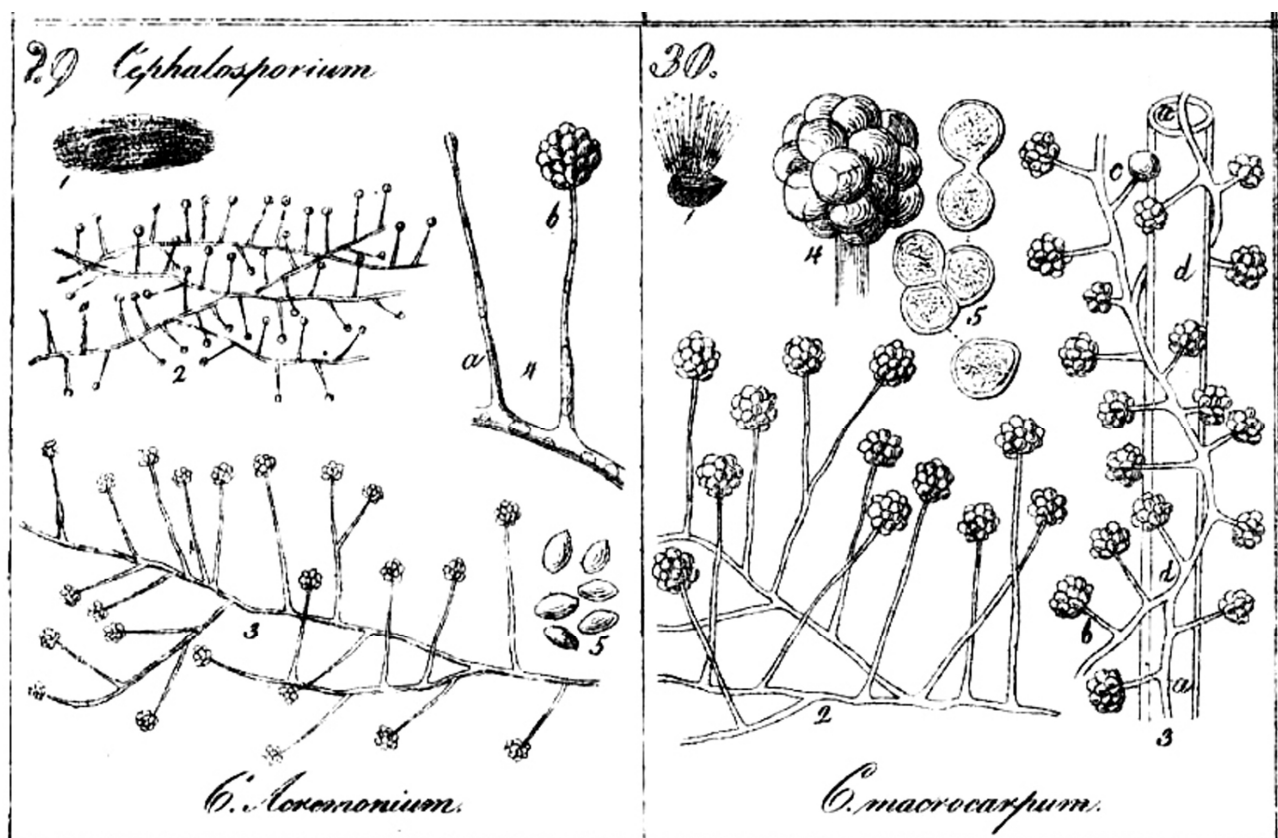


Рис. 2. Иллюстрации к роду *Cephalosporium* из книги «*Icones Fungorum hucusque Cognitorum*» (Corda, 1839)

Спустя 24 года немецкий врач и ботаник Георг Фрезениус в третьем выпуске своего многотомного труда «*Beiträge zur Mykologie*» (Fresenius, 1863), представил более подробное описание гриба, найденного на разлагающихся листьях кукурузы и отнесенного им к *C. acremonium*: «Белая нежная плесень. Мицелий ползучий и ветвящийся, даже при большом увеличении не удастся отметить четкой септированности... Спороносцы без перегородок, иногда в основании заметно расширенные, к вершине постепенно шиловидно заостряются и несут круглую головку из многочисленных спор, склеенных посредством слизи. Спороносцы отходят поодиночке или в мутовке... Споры значительно варьируют по форме и размеру; размеры спор 1/300 – 1/700 мм».

К сожалению, гербарного материала описанной культуры гриба не сохранилось, но, судя по описанию и рисункам, можно предположить, что описанный гриб является *Acremonium furcatum* (Moreau & V. Moreau) ex W. Gams (Gams, 1971). И сам Георг Фрезениус упоминает, что данный гриб имеет большое сходство с *Acremonium* Link, от которого его отличает

только наличие спор собранных в головки (Fresenius, 1863), в то время как в первоначальном описании рода *Acremonium* спораносцы несут на конце только одну спору.

В течение последующих лет в рамках рода *Cephalosporium* было описано около 150 видов, в том числе и отечественными учеными, например: *Cephalosporium atrum* (Corda) Pidopl. и *Cephalosporium oudemansii* Pidopl. (Пидопличко, 1953), *Cephalosporium euonymi* Orlova (Орлова и Голодная, 1959), *Cephalosporium viride* Grebenjuk (Гребенюк, 1971). Реальное количество видов, с которыми микологи-систематики могли работать, было значительно меньше, так как больше половины из описанных видов не были представлены в коллекциях типовыми культурами и не были доступны для изучения.

Первую значительную попытку обобщить разрозненные сведения о грибах рода *Cephalosporium* предприняла американская ученоя Элизабет Пинкертон в 1936 году (Pinkerton, 1936). В своей работе она провела детальный анализ как макро- и микроморфологических, так и физиологических особенностей (реакции на кислотность среды) 17 типовых штаммов мицелиальных грибов как рода *Cephalosporium*, так близких к нему родов. Для изученных видов был приведен ключ для определения, опирающийся на различия штаммов по внешнему виду колоний, характеру ветвления конидиеносцев и по размеру конидий, а также подробное описание с иллюстрациями. Следующая попытка упорядочить грибы, описанные как *Cephalosporium*, была предпринята в 1963 году (Durrell, 1963, цит. по Gams, 1971), но классификация изученных видов предложена не была. В 1966 г. индийские ученые на основе изучения 29 видов предложили разделить род *Cephalosporium* на четыре группы по цвету колонии (Sukapure and Thirumalachar, 1966). Внутри каждой группы они разделяли виды и разновидности по размеру и форме конидий, по цвету и характеру роста воздушного мицелия. Кроме того, в работе этих авторов впервые был поднят вопрос о том, что, вероятно, помещение некоторых видов в род *Cephalosporium* ошибочно. В частности они подчеркивали, что микроконидиальные стадии *Fusarium* spp. часто принимают за *Cephalosporium*, таким образом, виды с многоклеточными макроконидиями, как, например, *C. pammelli* Buchanan и *C. dieffenbachiae* Linn было бы целесообразно относить к роду *Fusarium* Link.

В 1968 году Вальтер Гамс, изучая культуры гриба *Acremonium alternatum* Link, отметил, что в отличие от первого описания культуры (Corda, 1839) для штаммов этого рода возможно образование конидий не только в цепочках, но и в головках со множеством переходных форм. Таким образом, формирование конидий в цепочках переставало быть признаком рода *Acremonium* (Gams, 1968). Наблюдение спор в головках привело к выводу, что многими учеными в рамках рода *Cephalosporium* были описаны виды, которые на самом деле должны были быть отнесены к роду *Acremonium* Link, который имеет номенклатурный приоритет перед *Cephalosporium* (Gams, 1968), и следует считать *Cephalosporium* названием, основанном на смешанном типе, *nomen confusum*, и отказаться в дальнейшем от его использования.

История: Вальтер Гамс

В 1971 году в свет выходит монументальная работа «Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes)» — «*Cephalosporium*-подобные гифомицеты» (Gams, 1971), с которой фактически начинается новая жизнь рода *Acremonium* Link. В своей монографии Вальтер Гамс проанализировал микро- и макроморфологические признаки 82 видов рода *Acremonium* среди которых 18 видов были им перенесены из рода *Cephalosporium*, а 25 являлись новоописанными видами. Вплоть до настоящего времени это произведение является настольной книгой для многих микологов по всему миру. И до сих пор это практически единственное доступное произведение, где приведены подробные ключи для определения как видов рода *Acremonium*, так и других, сходных по морфологии родов. Несмотря на то, что язык книги немецкий, определительные ключи продублированы на английском, что, несомненно, способствовало популярности этой книги.

Далее мы приведем перевод на русский язык описания рода *Acremonium* Link, как оно дано в указанной выше монографии.

«Лектотип — *Acremonium alternatum* Link.

Колонии более-менее медленно растущие, не достигающие 25 мм в диаметре за 10 дней. Гифы тонкие, бесцветные (или, во всяком случае, клеточная стенка без темно-оливковых цветов). Обычно формируют одиночные ортотропные фиалиды, но также могут встречаться и ветвящиеся в основании конидиеносцы (вертицилляторные или цимозные). Фиалиды постепенно утончаются к вершине; кончик выглядит обрубленным, лишь изредка формируя небольшой не расширяющийся воротничок. Конидии бесцветные или окрашенные, формирующиеся в цепочках или в слизистых головках.

Телеоморфы — *Emericellopsis* и некоторые виды рода *Nectria*.

Виды из бывшего рода *Cephalosporium* не подходящие под критерии рода *Acremonium*, были перенесены в существующие ранее рода. Например, *Cephalosporium nordinii* Bouch. перенесен в род *Monocillium* S.B. Saksena (*M. nordinii* (Bouch.) W. Gams). Часть видов рода *Cephalosporium* была перенесена в род *Verticillium* Nees в ранге отдельной секции *Prostrata* W. Gams. В эту секцию попали грибы, для которых была характерна белая или желтоватая окраска колоний и, так называемые, простратные (стелющиеся) конидиеносцы, т.е. одиночные или собранные в группы фиалиды отходят от недифференцированных гиф воздушного мицелия (Gams, 1971). Секция *Prostrata* была не единственной секцией рода *Verticillium*, которая вместила в себя представителей бывшего рода *Cephalosporium*. Так, спустя несколько лет, *Cephalosporium serraе* Maffei был перемещен в секцию *Nigrescentia* W. Gams, причем в качестве типового вида — *Verticillium nigrescens* Preuss (Gams and van Zaayen, 1982). Для видов акремониев, которые могут формировать афанофиалиды, был создан род *Aphanocladium* W. Gams (Gams, 1971).

Что касается собственно рода *Acremonium*, Вальтер Гамс выделяет три секции — *Simplex* W. Gams, *Gliomastix* (Guégen) W. Gams и *Nectrioidea* W. Gams. Первую секцию составили «нормальные» акремонии: мицелий без «хондронидных» гиф, легко рассекаемый; конидиеносцы преимущественно неветвящиеся, в основном развиваются только ортофиалиды; кончик фиалиды без периклиналильного утолщения клеточной стенки, контур его не волнистый; конидии в головках или в цепочках. То есть, мы имеем «преимущественно типичные признаки» плюс признаки отрицательные — отсутствие тех или иных характеристик. В дальнейшем эта секция была переименована в секцию *Acremonium* W. Gams (Gams, 1975). Виды, тем или иным образом уклоняющиеся от базового габитуса, попали в две другие секции.

Секция *Gliomastix* была создана для видов, ранее относимых к роду *Gliomastix* Guégen, отличия которого от рода *Acremonium*, заключались в основном в темной окраске конидий (так называемые «черные акремонии»). Вальтер Гамс считал несущественными подобный признак, так как существовали очень похожие виды, отличающиеся только окраской спор, и ввел их в ранге секции в род *Acremonium*. Интересная особенность глиомастиксов — особые, т.н. «хондронидные», гифы, придающие колонии очень жесткую структуру. В качестве показателя жесткости говорится о том, что колонию трудно *разрезать* («...wodurch die Kulturen zäh und schwer zu durchschneiden sind»). Так что в целом в эту секцию попали и виды с бесцветными конидиями, но в таком случае обязательно с хондронидными гифами. Проблемы возникли как раз с некоторыми представителями, имеющими темноокрашенные конидии. Часть из них была вынесена в отдельный род *Sagenomella* W. Gams (Gams, 1978), на основании развития конидий в соединенных цепочках. Затем в 1985 году Вальтер Гамс вынес анаморфу *Wallrothiella subiculosa* Höhnelt (Incertae sedis, Coniochaetales), ранее рассматриваемую как *Gliomastix protea* Sacc., в отдельный род *Pseudogliomastix* W. Gams (вид *P. protea* (Sacc.) W. Gams) (Gams and Boekhout, 1985), так как пигментация конидий этого объекта имеет другую структуру, пигмент здесь не откладывается на поверхности конидий, а входит в состав их клеточной стенки.

Секция *Nectrioidea* объединяет преимущественно виды, у которых в наличие те или иные особенности строения, невозможные для секции *Acremonium*. Конидиеносцы у них могут в основании ветвиться, неветвящиеся конидиеносцы часто септированные, в основании конидиеносцы в большинстве случаев хромофильны (окрашиваются хлопковым голубым), вершина фиалиды может быть с периклиналильным утолщением клеточной стенки,

очертания ее могут быть волнистыми, иногда может формироваться небольшой воротничок. Таким образом, мы имеем сборную по морфологическим признакам группу видов, которые можно было бы назвать «уклонистами». Действительно, здесь сложно выделить какой-либо признак, характеризующий группу в целом, признаки мицелия в этом случае едва ли могут выступать в качестве обобщающего начала (для представителей секции характерны преимущественно крупные толстостенные гифы, но не жесткие, в отличие от секции *Gliomastix*). Зато в эту секцию попадают анаморфы рода *Nectria* (Fr.) Fr. (сем. Nectriaceae, пор. Нуротеалес) и предполагалось, что виды в этой секции филогенетически близки друг другу; в последующих работах телеоморфам акремониев придают все большее значение.

В 1982 году к указанным трем секциям добавляется еще две (Morgan-Jones and Gams, 1982), что связано с переоткрытием в 1977 году эндофитных грибов злаков (Bacon et al., 1977). Чарльз Бэкон с соавторами из внешне здоровых растений овсяницы тростниковой выделили чистую культуру гриба, определенную ими как анаморфа *Epichloë typhina* (Fr.) Tul., и показали, что именно бессимптомное присутствие в растениях этого гриба и определяет токсичность травы для крупного рогатого скота. Микро- и макроморфологические признаки этих грибов показали промежуточное положение между родом *Acremonium* (sensu Gams, 1971) и секцией *Prostrata* рода *Verticillium*, поэтому Гаррет Морган-Джонс и Вальтер Гамс создают новую секцию *Albo-lanosa* Morgan-Jones & W. Gams среди акремониев, помещая туда кроме эндофита овсяницы тростниковой (*Acremonium coenophialum* Morgan-Jones & W. Gams), которому они дают описание в этой же статье, также и анаморфу *E. typhina*, возбудителя чехловидной болезни злаков (Morgan-Jones and Gams, 1982). Конидиальная стадия *E. typhina* была известна довольно давно, она предшествует образованию перитециев на сформированной паразитом строме, и в указанной выше статье подробно рассмотрена проблема ее наименования, начиная с описания этой стадии Пьером Андреа Саккардо в 1881 году как *Sphacelia typhina* Sacc. Показано, что этот бином по отношению к анаморфе *E. typhina* законно использовать нельзя и авторы дают новое его описание как вида *A. typhinum* Morgan-Jones & W. Gams.

Главные особенности секции *Albo-lanosa* макроморфологические. У них белые до желтоватых, медленно растущие колонии, с обильным воздушным мицелием, ватообразные, но не тяжистые. Именно характеристика колоний и сближает эти виды с секцией *Prostrata* рода *Verticillium*. Но микроскопические признаки ничем не противоречат «нормальным» акремониям, у них простые одиночные фиалиды без каких-либо специальных особенностей. Грибы этой группы связывают с сем. Clavicipitaceae (пор. Нуротеалес), что еще более усилило формальность рода *Acremonium*.

Добавила гетерогенности и вторая новая секция, описанная в этой же работе — секция *Chaetomioides* Morgan-Jones & W. Gams. Эта секция создана фактически для вида *Acremonium alabamense* Morgan-Jones, анаморфы *Thielavia terrestris* (Apinis) Malloch & Cain (сем. Chaetomiaceae, пор. Sordariales), который по совокупности своих признаков не попадал ни в одну из описанных ранее секций. Сюда же были включены акремониеподобные анаморфы других грибов семейства Chaetomiaceae, определение которых в большинстве случаев без телеоморфы невозможно (Morgan-Jones and Gams, 1982).

В 1983 г. выходит работа, посвященная роду *Phialophora* Medlar (Gams and McGinnis, 1983), представители которого часто бывают морфологически сходны с представителями рода *Acremonium*, в частности, строением фиалид (одиночные фиалиды с базальной септой). В. Гамсом и М. МакГиннисом были детально изучены несколько штаммов темноокрашенных грибов, имеющих аделофиалиды с редуцированным воротничком. В то время как у многих *Acremonium*-подобных родов, аделофиалиды являются скорее исключением, чем правилом, у изученных штаммов такое строение конидиального аппарата является типичным. Для размещения этих грибов в системе гифомицетов было предложено создание рода *Phialemonium* W. Gams & McGinnis, включающего в себя три вида, различающихся формой конидий и окраской колоний (Gams and McGinnis, 1983). Группа видов из *Phialophora* была перенесена в род *Lecythophora* Nannf (Gams and McGinnis, 1983). Ранее, в 1970 г., при ревизии

рода *Phialophora* было предложено выделить часть видов в группу «*Phialophora hoffmannii*», вследствие их существенных морфологических отличий от других представителей этого рода, а именно наличия светлоокрашенных слизистых колоний и аделофиалид с редуцированным воротничком (Schol-Schwarz, 1970). Собственно именно для этой группы, ввиду ее морфологической обособленности, и было предложено вновь ввести в обращение приоритетное родовое название *Lecythophora* Nannf. В данный род было помещено три вида: *L. lignicola*, *L. hoffmannii* и *L. mutabilis* (Gams and McGinnis, 1983). В последствии из рода *Phialophora* вывели еще один акремонеподобный вид (*P. parasitica* Ajello, Georg & C.J.K. Wang) создав для него род *Phaeoacremonium* W. Gams, Crous & M.J. Wingf. (Crous et al., 1996).

В 1995 году число секций в роде *Acremonium* увеличивается до шести с введением секции *Lichenoidea* Lowen, объединяющей лихенофильные акремонии, близкие роду *Nectria*, но не укладывающиеся в секцию *Nectrioidea* (Lowen, 1995). У них нет ни хромофильных гранул в основании конидиеносца, ни волнистого контура, и конидиеносцы у них не ветвятся. Отличие этих видов от секции *Acremonium* состоит в наличии периклиналиного утолщения клеточной стенки фиалиды. Кроме собственно описания новой секции Розалинд Лоуэн в этой статье приводит ключ для определения лихенофильных видов акремониев, включая туда два вида из других секций, которые также могут быть выделены с этого субстрата (*A. psychrophylum* C. & W. Gams — секция *Gliomastix*; *A. strictum* W. Gams — секция *Acremonium*).

Таким образом, сложившуюся на конец XX века ситуацию среди акремониеподобных грибов отражают рисунок 3 и таблица. Следующий этап в изучении акремониев связан со статьей «Молекулярная филогения рода *Actremonium* и ее последствия для таксономии» Энтони Гленна, Чарльза Бэкона, Роберта Прайса и Ричарда Хэнлина, вышедшей в конце XX века (Glenn et al., 1996).

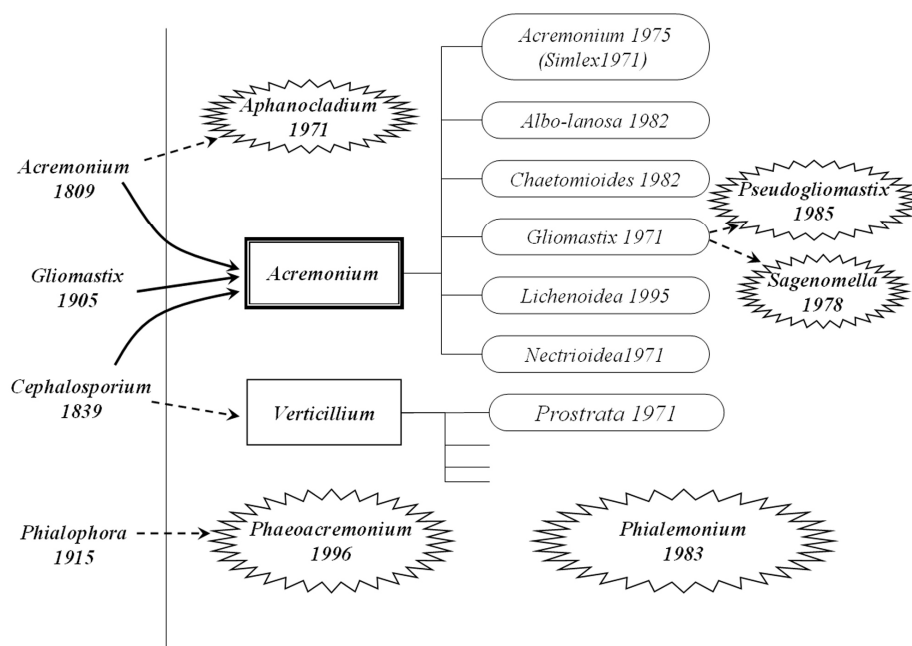


Рис. 3. Акремониеподобные грибы: ситуация на конец XX века

Слева — ранее существовавшие рода, все или часть видов которых изменили свое положение в системе.

Скругленные прямоугольники — секции внутри рода, звезды — новые рода, прямоугольники — ранее существовавшие рода.

Сплошная стрелка показывает переход основного массива видов, пунктирная — перенесение части видов.

Цифры — год описания.

Таблица

Секции рода *Acremonium* на 1995 г.

№	Секция	Кем выделена	Типовой вид	Экология группы	Связь с телеоморфой
1	<i>Acremonium</i> (<i>Simlex</i>)	Gams, 1975 (Gams, 1971)	<i>A. strictum</i> W. Gams	Различная	Hypocreales
2	<i>Albo-lanosa</i>	Morgan-Jones and Gams, 1982	<i>A. coenophialum</i> Morgan-Jones & W. Gams	Эндифиты злаков	Clavicipitaceae; Hypocreales
3	<i>Chaetomioides</i>	Morgan-Jones and Gams, 1982	<i>A. alabamense</i> Morgan-Jones	Термофильные и копрофильные грибы	Chaetomiaceae; Sordariales
4	<i>Gliomastix</i>	Gams, 1971	<i>G. chartarum</i> (Corda) Guégen	Различная	Hypocreales
5	<i>Lichenoidea</i>	Lowen, 1995	<i>Acremonium</i> -анаморфа <i>Pronectria oligospora</i> Lowen	Лихенофильные грибы	Nectriaceae; Hypocreales
6	<i>Nectrioidea</i>	Gams, 1971	<i>A. butyri</i> (van Beyma) W. Gams	Различная	Nectriaceae; Hypocreales

Современность: XXI век

Э. Гленн с соавторами, обратившись к позициям известных телеоморф, указали на тот факт, что основная масса акремониев связана с гипокрейными грибами — *Nectria* и др. (Glenn et al., 1996). Таким образом, авторы предположили, что, возможно, род *Acremonium* не является столь гетерогенным родом, как считалось, и провели молекулярный анализ на основании 18S рДНК пятнадцати видов рода *Acremonium*, принадлежащих к разным секциям (за исключением примерно в то же время секции *Lichenoidea*), а также нескольких телеоморфных родов. При построении деревьев использовали также данные ряда других видов, взятые из ГенБанка. Результаты их работы оказались очень интересными и чрезвычайно важными для таксономии как акремониев, так и гипокрейных. Главные выводы этой статьи следующие.

1. *Acremonium alabamense* (секция *Chaetomioides*) и *Chaetomium globosum* Kunze ушли в сторону от основной группы акремониев и авторы предполагают, что подробный анализ с использованием большего числа видов позволит в будущем вывести эту секцию из рода *Acremonium*.

2. Эндифиты злаков составили тоже свою обособленную группу, и для них создают новый род *Neotyphodium* Glenn, Bacon & Hanlin. Тем самым секция *Albo-lanosa* рода *Acremonium* прекращает свое существование.

3. Порядок Clavicipitales оказывается монофилетичной группой внутри порядка Hypocreales. В связи с этим авторы предлагают вернуться к трактовке Крайзеля 1969 года, рассматривая спорыньевые в ранге семейства Clavicipitaceae внутри порядка гипокрейных (Hypocreales).

После 1996 года продолжается описание новых видов акремониев, причем, как и из достаточно обычных субстратов, таких как почва — *Acremonium borodinense* Tad. Ito, Okane, Nagak. & W. Gams (Ito et al., 2000), *A. macroclavatum* Ts. Watan. (Watanabe et al., 2001), *A. moniliforme* Giraldo, Deanna A. Sutton & Gene (Giraldo et al., 2017), так и из более экзотических, например, *A. exuviarum* Sigler, Zuccaro, Summerb. & Paré выделен с поверхности кожи ящерицы (Sigler et al., 2004), культура *A. fuci* Summerb., Zuccaro & W. Gams выделена из таллома фукуса (Zuccaro et al., 2004). Среди вновь описанных видов есть и новые фитопатогены, важные для сельского хозяйства, например, патоген латука *A. lactucae* H.J. Lin, C.Y. Chien & J.W. Huang (Lin et al., 2004), а также потенциальные патогены человека — *A. collariferum* J.L.F. Weisenborn & R. Kirschner (Weisenborn et al., 2010).

Что касается акремониеподобных грибов, то здесь тоже имеются определенные таксономические подвижки. Род *Phaeoacremonium* по результатам анализа нуклеотидных последовательностей 28S рДНК оказался близок к семейству Magnaporaceae (Dupont et al., 1998), однако впоследствии было доказано как культуральными, так и молекулярными данными, что телеоморфой *Phaeoacremonium* является род *Togninia* (Mostert et al., 2003), для которого было предложено выделить особое семейство Togniniaceae (Reblova, Seifert, 2004). В этом роде также происходит описание новых видов и перенос видов из других родов (Dupont et al., 2000; Mostert et al., 2005, 2006; Damm et al., 2008; Essakhi et al., 2008; Gramaje et al., 2009, 2015). Вид *P. chlamydosporum* W. Gams, Crous, M.J. Wingf. & Mugnai в свою очередь оказался достаточно сильно отличающимся от других видов этого рода (присутствие в культуре гриба хламидоспороподобных структур и микросклероциев, дрожжеподобный рост у свежeweделенных изолятов, наличие *Phoma*-подобных синанаморф и темноокрашенных конидий), в связи с чем было предложено описание нового рода *Phaeomoniella* Crous & W. Gams (Crous and Gams, 2000). Анализ нуклеотидных последовательностей генов ITS1-5.8S-ITS2, 28S и бета-тубулина, подтвердил, что представители данного вида (*Phaeomoniella chlamydospora* (W. Gams, Crous, M.J. Wingf. & Mugnai) Crous & W. Gams) относятся не к Sordaryomycetes, как *Phaeoacremonium*, а к Eurotiomycetes (Whiting et al., 2005; Damm et al., 2010).

Была показана монофилетичность группы видов, попавших в род *Lecythophora* Nannf. и наличие *Lecythophora*-подобных анаморф для 16 видов рода *Coniochaeta* (Sacc.) Cooke (Weber et al., 2002). *Lecythophora*-подобная анаморфа была известна и для вида *Barrina polyspora* A.W. Ramaley, рассматриваемого в рамках сем. Lasiosphaeriaceae (Ramaley, 1997), но исследования последовательностей 28S рДНК показали, что род *Barrina* на самом деле относится к сем. Coniochaetaceae (Huhndorf et al., 2004). Таким образом, монофилетичность и положение в системе грибов комплекса *Lecythophora-Coniochaeta* была подтверждена.

Для эндофитных грибов (*Neotyphodium* spp.) было показано родство с родами *Epichloë* (Fr.) Tul. & C. Tul. и *Balansia* Speg. семейства Clavicipitaceae (Schardl and Moon, 2003). Кроме описания новых видов в роде *Neotyphodium* (Moon et al., 2002, 2007; Li et al., 2004; Iannone et al., 2009), здесь тоже имеются некоторые таксономические передвижки. Так как генетическое родство известных изолятов, относимых к роду *Neotyphodium*, с видами *Epichloë* не просто велико, а по сути анаморфные эндофиты являются гибридами различных представителей *Epichloë*, то Адрианом Лойхтманом с соавторами было предложено свести эти виды именно в последний род (Leuchtmann et al., 2014).

Существенные изменения происходят в секции *Prostrata* рода *Verticillium*. Анализ нуклеотидных последовательностей регионов ITS, 18S рДНК и 28S рДНК показал, что внутри данной секции можно выделить несколько четко различающихся клад, и представления о монофилетичности данной секции должны быть отклонены (Zare et al., 2000; Sung et al., 2001). Генетическая неоднородность совпадала и с морфологическими признаками, на основании чего было предложено вывести некоторых представителей секции *Prostrata* из рода *Verticillium*. Часть видов была переведена в род *Pochonia* Bat. & O.M., для других были описаны три новых рода: *Lecanicillium* W. Gams & Zare, *Haptocillium* W. Gams & Zare, *Simplicillium* W. Gams & Zare, все эти роды рассматривались в семействе Clavicipitaceae (Gams and Zare, 2001). Правомoрность выделения новых родов была подтверждена на хемотаксономическом уровне (Stadler et al., 2003).

Характерным признаком рода *Haptocillium* являются фиалиды, заметно утолщенные в основании, и конидии с утолщенной клеточной стенкой в апикальной части, что является приспособлением для инфицирования нематод (Zare and Gams, 2001b). Помимо изначально предложенных видов, впоследствии еще два были перенесены из рода *Acrostalagmus* Corda (Glockling and Holbrook, 2005). Представители рода по морфологии близки к *Pochonia*, но отличаются меньшей скоростью роста, отсутствием сферических диктиохламидоспор и большим количеством утолщенных фиалид (Zare et al., 2001).

Основными морфологическими признаками рода *Lecanicillium* являются фиалиды собранные, как правило, в мутовки на недифференцированных конидиеносцах (Zare and

Gams, 2001a). Позже на основании сходства нуклеотидных последовательностей регионов 28S рДНК и ITS была показана принадлежность к этому роду вида *Verticillium fungicola* (Preuss) Hassebr. с дифференцированными прямыми конидиеносцами, что привело к расширению диагноза рода *Lecanicillium* (Zare and Gams, 2008). Близким по морфологии к *Lecanicillium* является род *Simplicillium*, основной особенностью данного рода являются одиночные, а не собранные в мутовки, фиалиды с мелкими игловидными конидиями (Zare and Gams, 2001a).

Дальнейшие исследования показали еще большую филогенетическую неоднородность представителей бывшей секции Prostrata. В семействе Clavicipitaceae остался только род *Pochonia*; роды *Lecanicillium* и *Simplicillium* были перенесены в семейство Cordycepitaceae, а род *Haptocillium* — в семейство Ophiocordycepitaceae (Bischoff and White, 2004; Sung et al., 2007).

В 2011 году Ричард Саммербелл с соавторами публикует результаты масштабного филогенетического исследования данной группы (Summerbell et al., 2011). Некоторые виды акремониев при этом «отскакивают» от основных массивов (например, указанный выше *Acremonium alabamense* попадает в порядок Sordariales) и, вероятно, требуют таксономического пересмотра. Основная же часть видов действительно ложится в порядок Нуроскреалес, плюс появляется четкая группа, среди которых *A. alcalophilum* G. Okada и *A. antarcticum* (Speg.) D. Hawksw., укладывающаяся в семейство Plectosphaerellaceae (порядок Glomerellales). В данном семействе в настоящее время также проводятся таксономические исследования, в том числе касающиеся видов, имеющих акремониеподобные анаморфы. На основе изолятов, полученных из монгольских содовых солончаков с экстремально высокими значениями pH, описан телеоморфный род *Sodiomyces* Grum-Grzhimaylo, Debets & Bilanenko (Grum-Grzhimaylo et al., 2013a), и совсем недавно из содовых озер Кении описаны еще два вида этого рода (Grum-Grzhimaylo et al., 2016). Также в этом семействе описан новый анаморфный род *Chordomyces* Bilanenko, M.L. Georgieva & Grum-Grzhimaylo (Grum-Grzhimaylo et al., 2016) и анаморфный род *Brunneomyces* Giraldo, Gené & Guarro (Giraldo et al., 2017). Можно предположить, что в дальнейшем будет проведена ревизия видов рода *Acremonium*, принадлежащих данному семейству и либо перенос их в уже существующие рода, либо описание новых таксонов.

Внутри порядка Нуроскреалес тоже все не столь однозначно. Р. Саммербелл с соавторами выделяет 21 четкую кладу, среди которых четыре уже «устоявшихся» семейства (Summerbell et al., 2011). Это преимущественно энтомопатогенные семейства Ophiocordicipitaceae (включая род *Haptocillium*) и Cordycipitaceae (включая рода *Lecanicillium* и *Simplicillium*), преимущественно фитопатогенное семейство Clavicipitaceae (включая род *Pochonia*), а также центральное семейство порядка — Нуроскреасеае. Собственно акремонии в эти семейства практически не попадают, формируя либо отдельные линии, либо сближаясь с какими-либо другими таксонами внутри порядка.

В семейство Nectriaceae, согласно данным Р. Саммербелла с соавторами попадают исследованные ими изоляты *Acremonium Recifei* (Leão & Lôbo) W. Gams, формируя кладу «Nectriaceae / Recifei» (Summerbell et al., 2011). Для этих и близких видов при таксономической ревизии семейства Nectriaceae предложено два новых рода — *Paracremonium* L. Lombard & Crous и *Xenoacremonium* L. Lombard & Crous (Lombard et al., 2015).

Ряд видов несомненно принадлежат семейству Bionectriaceae, в частности это касается клады «fusidioides» и видов, близких к роду *Emericellopsis* J.F.H. Beuma (Summerbell et al., 2011; Grum-Grzhimaylo et al., 2013b; Giraldo et al., 2014, 2017). К этому же семейству попадают две группы акремониеподобных грибов, которые получили статус рода (Summerbell et al., 2011). Во-первых, это виды с темными конидиями — род *Gliomastix* Guég. — ранее рассматриваемые В. Гамсом в качестве секции рода *Acremonium* (Gams, 1971). И ряд широко известных видов, таких как *Acremonium strictum* W. Gams, также были вынесены в отдельную группу, пополнив род *Sarocladium* W. Gams & D. Hawksw (Summerbell et al.,

2011). Недавние исследования позволили более четко очертить эту группу, подтверждая таксономический статус этого рода (Giraldo et al., 2015).

Согласно сводке, обобщающей данные по всем родам и семействам класса Sordariomycetes, как телеоморфным, так и анаморфным, род *Acremonium* Link с типовым видом *A. alternatum* Link сейчас рассматривается в семействе Bionectriaceae (Maharachchikumbura et al., 2016). Тем самым в порядке Нуротеалес на настоящий момент в наиболее неопределенном положении (не считая отдельных видов) остается группа, близкая к роду *Trichothecium* Link (Summerbell et al., 2011) и в целом текущую ситуацию с таксономическим положением акремониеподобных грибов отражает рисунок 4.

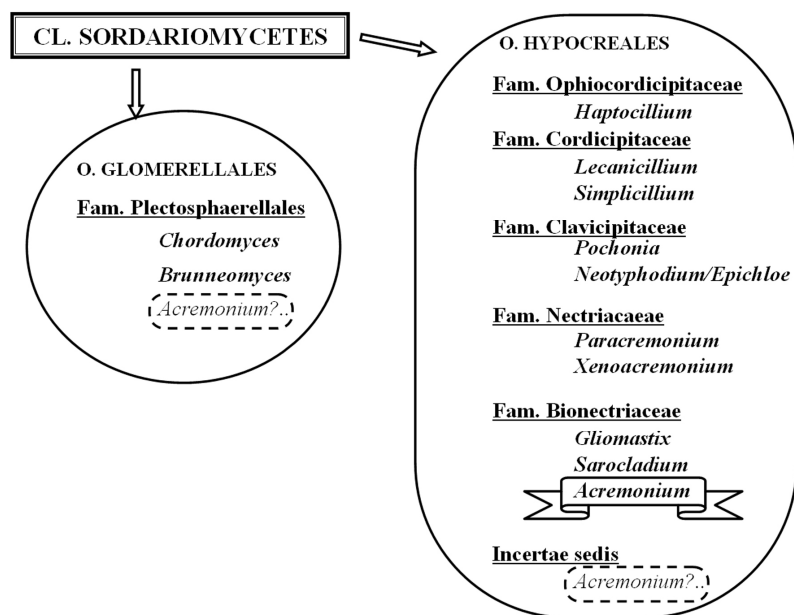


Рис. 4. Текущее систематическое положение основных родов акремониеподобных грибов (новые рода, указанные на рис. 3 не учтены); в пунктирной окантовке позиции, систематический статус которых не ясен

Экология *Acremonium* s.l.

Акремониеподобные изоляты могут быть встречены практически где угодно. Многие виды *Acremonium* s.l. обычны при выявлении видового состава почвенной микобиоты, в том числе в почве возле геотермальных источников (Redman et al., 1999), в засоленных почвах (Steiman et al., 2004; Биланенко и Георгиева, 2005), в донных грунтах (Пивкин и др., 2005; Бубнова, 2009) и т.п. Эти виды выделяются с поверхности тела и из пищеварительного тракта членистоногих (Moraes et al., 2000; van der Geest, 2004; Greif, Currah, 2007), с шерсти мелких млекопитающих (Шубина и др., 2013), с листового опада (Чигинева и др., 2008). Среди них есть представители, занимающие и более редкие экологические ниши; так, например, *Acremonium alternatum* Link известен как возможный гиперпаразит мучнисторосяного гриба *Sphaerotheca fusca* (Fr.) S. Blumer (сейчас — *Podosphaera fusca* (Fr.) U. Braun & Shishkoff), возбудителя мучнистой росы дыни (Romero et al., 2003); *Acremonium antarcticum* (Speg.) D. Hawksw. выделен как лишенофильный с лишайника *Xanthoria parietina* (L.) Beltr. (Suija et al., 2010); *Acremonium exuviarum* Sigler, Zuccaro, Summerbell & Paré был выделен с кожи ящерицы (Sigler et al., 2004).

Акремониеподобные изоляты отмечены как эндофиты злаков, это *Acremonium implicatum* (J.C. Gilman & E.V. Abbott) W. Gams, ассоциированный со злаками рода *Brachiaria* (Trin.) Griseb., важной кормовой культурой тропической части Америки (Kelemu et al., 2001, 2003) и *Acremonium zeae* W. Gams & D.R. Sumner, который очень часто присутствует в растениях кукурузы (Wicklow et al., 2005); в настоящее время оба этих вида перенесены в род *Sarocladium* (Summerbell et al., 2011; Giraldo et al., 2015). *Acremonium* spp. выделяются и из других растений, как голосеменных (Giordano et al., 2009; Hormazabal and

Piontelli, 2009), так и покрытосеменных (Evans et al., 2003; Eschen et al., 2010), в том числе из орхидей (Chen et al., 2010). Возможно некоторые из этих изолятов тоже можно рассматривать как эндофиты, но установить их трофический статус без опытов по перезаражению затруднительно.

Известны также и специализированные патогены растений, хотя их количество по отношению к общему числу видов и невелико. Наиболее известный фитопатоген — *Acremonium cucurbitacearum* Alfaro-García, W. Gams & García-Jim., вызывающий увядание (т.н. «*Acremonium collapse*») таких важных бахчевых культур, как дыня и арбуз (Armengol et al., 1998). Как возбудитель бурой пятнистости салата (*Lactuca sativa* L.) описан новый вид *Acremonium lactucae* Lin, Chien & Huang (Lin et al., 2004). И очень интересный случай связан с заболеванием австралийского ореха (*Macadamia integrifolia* Maiden & Betcher; сем. Proteaceae, отд. Magnoliophyta) на Гавайях. Здесь в качестве возбудителя указан *Acremonium recifei* (Leão & Lôbo) W. Gams (сейчас — *Xenoacremonium recifei* (Leão & Lôbo) L. Lombard & Crous), вид, который гораздо более известен как возбудитель микозов человека (Ko and Kunimoto, 1999).

Многие виды *Acremonium* s.l. выделяются с кератиновых субстратов (Blyskal, 2009) и фигурируют в списках возбудителей микозов животных (Pusterla et al., 2005; Binder et al., 2011) и человека (Guarro et al., 1997; Das et al., 2010a, 2010b; Perdomo et al., 2011). Хотя это не самые распространенные возбудители, тем не менее это очень важная группа, которую сложно диагностировать, и которая вызывает очень тяжелое течение болезни. Наиболее часто в качестве патогенов человека отмечают *A. kiliense* Grütz (= *Sarocladium kiliense* (Grütz) Summerb.) (Fridkin et al., 1996; Pastorino et al., 2005; Albrecht et al., 2007; Khan et al., 2011), *A. strictum* W. Gams (= *S. strictum* (W. Gams) Summerb.) (Schell and Perfect, 1996; Yalaz et al., 2003; Foell et al., 2007) и уже упомянутый выше *A. recifei* (= *Xenoacremonium recifei*) (Simonsz, 1983; Zaitz et al., 1995). Как возбудители заболеваний человека отмечены и многие другие представители этого рода (Read et al., 2000), но зачастую идентификация объекта в клинических условиях проводится именно только до рода и нередко посмертно (Szombathy et al., 1988; Sener et al., 2008; Fakharian et al., 2015).

Заключение

Таким образом, эти, казалось бы, очень примитивно устроенные «плесневые грибы» на самом деле демонстрируют большое разнообразие и морфологии, и экологии, и таксономического статуса. Несомненно, в дальнейшем надо ожидать и уточнения систематики, и описания новых таксонов различного ранга. Тем не менее, на настоящее время усилиями множества ученых всего мира контуры многих групп уже довольно четко очерчены, включая положение самого рода *Acremonium* Link в семействе Bionectriaceae. Хотелось бы призвать всех исследователей бережно и осторожно относиться к идентификации изолятов этой группы, используя как морфологические, так и молекулярно-генетические признаки, что особенно важно при диагностике патогенных организмов.

Работа поддержана программой Российского Научного Фонда (РНФ), проект № 14-50-00029.

Список литературы

- Биланенко Е.Н., Георгиева М.Л. (2005) Микромикеты солончаков южной Сибири. *Микол. фитопатол.* 39 (4): 6 – 12.
- Бубнова Е.Н. (2009) Грибы донных грунтов Кандалакшского залива Белого моря. *Микол. фитопатол.* 43: 284 – 291.
- Гребенюк И.Н. (1971) Новые виды грибов из почв Западной Сибири. *Новости сист. низш. раст.* 8: 213 – 216.
- Налепина Л.Н., Тарасов К.Л. (1987) Анаморфный род *Acremonium*: проблемы его понимания и диагностики представителей. В сб. «Проблемы идентификации микроскопических грибов и других микроорганизмов: Материалы к секции респ. конф. «Методы идентификации и конструирования актив. биол. форм растений», 22 – 23 сент. 1987», Вильнюс. 84 – 86.
- Орлова А.А., Голодная С.Л. (1959) Пособие по фитопатологическому анализу семян, Министерство сельского хозяйства СССР, М.

- Пивкин М.В., Худякова Ю.В., Кузнецова Т.А., Сметанина О.Ф., Полохин О.В. (2005) Грибы аквапочв прибрежных территорий Японского моря в южной части Приморского края. *Микол. фитопатол.* 39 (6): 50 – 61.
- Пидопличко Н.М. (1953) Грибная флора грубых кормов, Изд-во АН УССР, Киев.
- Тарасов К.Л. (1976) Изучение возможных родственных связей формального рода *Acremonium* Link ex Fr., канд. дисс. МГУ, М.
- Чигинева Н.И., Александрова А.В., Сидорова И.И., Тиунов А.В. (2008) Таксономическая структура сообществ микромицетов на листовом опаде при разных уровнях доступности углерода. *Микол. фитопатол.* 42: 540 – 550.
- Шубина В.С., Александров Д.Ю., Александрова А.В. (2013) Состав микроскопических грибов в лесной подстилке, в ходах и на шерсти мелких млекопитающих. *Микол. фитопатол.* 47 (6): 397 – 404.
- Albrecht M.C., Fraenza L.B., Ramonda G.T. (2007) Onychomycosis by *Acremonium kiliense*. *Rev. Argent. Dermatol.* 88: 40 – 44.
- Armengol J., Sanz E., Martínez-Ferrer G., Sales R., Bruton B.D., García-Jiménez J. (1998) Host range of *Acremonium cucurbitacearum*, cause of *Acremonium* collapse of muskmelon. *Plant Path.* 47: 29 – 35.
- Bacon C.W., Porter J.K., Robbins J.D., Luttrell E.S. (1977) *Epichloë typhina* from toxic tall fescue grasses. *Appl. Environ. Microbiol.* 34: 576 – 581.
- Binder D.R., Sugrue J.E., Herring I.P. (2011) *Acremonium* keratomycosis in a cat. *Vet. Ophthalmol.* 14 (Suppl. 1): 111 – 116.
- Bischoff J.F., White J.F. (2004) *Torrubiella piperis* sp. nov. (Clavicipitaceae, Hypocreales), a new teleomorph of the *Lecanicillium* complex. *Stud. Mycol.* 50: 89 – 94.
- Blyskal B. (2009) Fungi utilizing keratinous substrates. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 63: 631 – 653.
- Chen X.M., Dong H.L., Hu K.X., Sun Z.R., Chen J., Guo S.X. (2010) Diversity and antimicrobial and plant-growth-promoting activities of endophytic fungi in *Dendrobium loddigesii* Rolfe. *J. Plant Growth Regul.* 29: 328 – 337.
- Corda A.K.J. (1839) *Icones Fungorum hucusque Cognitorum*. V. 3, Pragae.
- Crous P.W., Gams W. (2000) *Phaeomoniella chlamydospora* gen. et comb. nov., a causal organisms of Petri grapevine decline and esca. *Phytopathol. Mediterranea*. 39: 112 – 118.
- Crous P.W., Gams W., Wingfield M.J., van Wyk P.S. (1996) *Phaeoacremonium* gen. nov. associated with wilt and decline diseases of woody hosts and human infections. *Mycologia*. 88: 786 – 796.
- Damm U., Fourie P.H., Crous P.W. (2010) *Coniochaeta (Lecythophora)*, *Collophora* gen. nov. and *Phaeomoniella* species associated with wood necroses of *Prunus* trees. *Persoonia*. 24: 60 – 80.
- Damm U., Mostert L., Crous P.W., Fourie P.H. (2008) Novel *Phaeoacremonium* species associated with necrotic wood of *Prunus* trees. *Persoonia*. 20: 87 – 102.
- Das S., Saha R., Bhattacharaya S.N. Mishra K., Dar S.A. (2010a) Hyalophycomycosis: an unusual presentation and review of literature. *Indian J. Med. Special.* 1: 123 – 129.
- Das S., Saha R., Dar S.A., Ramachandran V.G. (2010b) *Acremonium* species: a review of the etiological agents of emerging hyalohyphomycosis. *Mycopathologia*. 170: 361 – 375.
- Dupont J., Laloui J., Magnin S., Laringnon P., Roquebert M.-F. (2000) *Phaeoacremonium viticola*, a new species associated with Esca disease of grapevine in France. *Mycologia*. 92: 499 – 504.
- Dupont J., Laloui J., Roquebert M.F. (1998) Partial ribosomal DNA sequences show an important divergence between *Phaeoacremonium* species isolated from *Vitis vinifera*. *Micol. Res.* 102: 631 – 637.
- Eschen R., Hunt S., Mykura C., Gange A.C., Sutton B.C. (2010) The foliar endophytic fungal community composition in *Cirsium arvense* is affected by mycorrhizal colonization and soil nutrient content. *Fungal biol.* 114: 991 – 998.
- Essakhi S., Mugnai L., Crous P.W., Groenewald J.Z., Surico G. (2008) Molecular and phenotypic characterization of novel *Phaeoacremonium* species isolated from Esca diseased grapevines. *Persoonia*. 21: 119 – 134.
- Evans H.C., Holmes K.A., Thomas S.E. (2003) Endophytes and mycoparasites associated with an indigenous forest tree, *Theobroma gileri*, in Ecuador and a preliminary assessment of their potential as biocontrol agents of cocoa diseases. *Micol. Prog.* 2: 149 – 160.
- Fakharian A., Dorudinia A., Darazam I.A., Mansouri D., Masje M.R. (2015) *Acremonium* pneumonia: case report and literature review. *Tanaffös* 14 (2): 156 – 160.
- Foell J.L., Fischer M., Seibold M., Borneff-Lipp M., Wawer, A., Horneff G., Burdach S. (2007) Lethal double infection with *Acremonium strictum* and *Aspergillus fumigatus* during induction chemotherapy in a child with ALL. *Pediatr. Blood Cancer*. 49: 858 – 861.
- Fresenius G. (1863) *Beiträge zur Mykologie*, H.L. Brönnner Verlag, Frankfurt A.M.
- Fridkin S.K., Kremer F.B., Bland L.A., Padhye A., McNeil M.M., Jarvis W.R. (1996) *Acremonium kiliense* endophthalmitis that occurred after cataract extraction in an ambulatory surgical center and was traced to an environmental reservoir. *Clinical Inf. Dis.* 22: 222 – 227.
- Gams W. (1967) Was ist *Cephalosporium acremonium*? In *Simp. «Art- und Rassenprobleme bei Pilzen»*, Werningerode am Hatz, Germany. 27 – 41.
- Gams W. (1968) Typisierung der Gattung *Acremonium*. *Nova Hedwigia*. 16: 141 – 145.
- Gams W. (1971) *Cephalosporium*-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

- Gams W.** (1975) *Cephalosporium*-like hyphomycetes: some tropical species. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 64: 389 – 404.
- Gams W.** (1978) Connected and disconnected chains of phialoconidia and *Sagenomella* gen. nov. segregated from *Acremonium*. *Persoonia*. 10: 97 – 112.
- Gams W., Boekhout T.** (1985) Pigment localization in dematiaceous hyphomycetes and the segregation of *Pseudogliomastix* gen nov. from *Acremonium*. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 94: 273 – 280.
- Gams W., McGinnis M.R.** (1983) *Phialemonium*, a new anamorph genus intermediate between *Phialophora* and *Acremonium*. *Mycologia*. 75: 977 – 987.
- Gams W., van Zaayen A.** (1982) Contribution to the taxonomy and pathogenicity of fungicolous *Verticillium* species. I. *Taxonomy. Neth. J. Pl. Path.* 88: 57 – 78.
- Gams W., Zare R.** (2001) A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. III. Generic classification. *Nova Hedwigia*. 72: 329 – 337.
- van der Geest L.** (2004) Schimmels als belagers van schadelijke mijten op planten. *Entomol. Berichten*. 64: 146 – 156.
- Giordano L., Gonthier P., Varese G.C., Miserere L., Nicolotti G.** (2009) Mycobiota inhabiting sapwood of healthy and declining Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in the Alps. *Fungal Diversity*. 38: 69 – 83.
- Giraldo A., Gené J., Cano J., de Hoog S., Decock C., Guarro J.** (2014) *Acremonium* with catenate elongate conidia: phylogeny of *Acremonium fusidioides* and related species. *Mycologia*. 106: 328 – 338.
- Giraldo A., Gené J., Sutton D.A., Madrid H., de Hoog G.S., Cano J., Decock C., Crous P.W., Guarro J.** (2015) Phylogeny of *Sarocladium* (Hypocreales). *Persoonia* 34: 10 – 24.
- Giraldo A., Gené J., Sutton D.A., Wiederhold N., Guarro J.** (2017) New acremonium-like species in the Bionectriaceae and Plectosphaerellaceae. *Mycol. Progress*. 16: 349 – 368.
- Glenn A.E., Bacon C.W., Price R., Hanlin R.T.** (1996) Molecular phylogeny of *Acremonium* and its taxonomic implications. *Mycologia*. 88: 369 – 383.
- Glockling S.L., Holbrook G.R.** (2005) Endoparasites of soil nematodes and rotifers II: The genus *Haptocillium*. *Mycologist*. 19: 2 – 9.
- Gramaje D., Armengol J., Mohammadi H., Banihashemi Z., Mostert L.** (2009). Novel *Phaeoacremonium* species associated with Petri disease and esca of grapevine in Iran and Spain. *Mycologia*. 101: 920 – 929.
- Gramaje D., Mostert L., Groenewald J.Z., Crous P.W.** (2015) *Phaeoacremonium*: from esca disease to phaeohyphomycosis. *Fungal Biol.* 119: 759 – 783.
- Greif M.D., Currah R.S.** (2007) Patterns in the occurrence of saprophytic fungi carried by arthropods caught in traps baited with rotted wood and dung. *Mycologia*. 99: 7 – 19.
- Grum-Grzhimaylo A.A., Debets A.J.M., van Diepeningen A.D., Georgieva M.L., Bilanenko E. N.** (2013a) *Sodiomyces alkalinus*, a new holomorphic alkaliphilic ascomycete within the Plectosphaerellaceae. *Persoonia* 31: 147 – 158.
- Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Debets A.J., Bilanenko E.N.** (2013b) Are alkalitolerant fungi of the *Emericellopsis* lineage (Bionectriaceae) of marine origin? *IMA Fungus*. 4: 213 – 228.
- Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Bondarenko S.A., Debets A.J.M., Bilanenko E.N.** (2016) On the diversity of fungi from soda soils. *Fungal Diversity*. 76: 27 – 74.
- Guarro J., Gams W., Pujol I., Gené J.** (1997) *Acremonium* species: new emerging opportunists – in vitro antifungal susceptibilities and review. *Clin. Inf. Dis.* 25: 1222 – 1229.
- Hormazabal E., Piontelli E.** (2009) Endophytic fungi from Chilean native gymnosperms: antimicrobial activity against human and phytopathogenic fungi. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 25: 813 – 819.
- Huhndorf S.M., Miller A.N., Fernandez F.A.** (2004) Molecular systematics of the Sordariales: the order and the family Lasiosphaeriaceae redefined. *Mycologia*. 96: 368 – 387.
- Iannone L.J., Cabral D., Schardl C.L., Rossi M.S.** (2009) Phylogenetic divergence, morphological and physiological differences distinguish a new *Neotyphodium* endophyte species in the grass *Bromus auleticus* from South America. *Mycologia*. 101: 340 – 351.
- Index Fungorum:** <http://www.indexfungorum.org/> (дата обращения — 12.05.2017).
- Ito T., Okane I., Nagakiri A., Gams W.** (2000) Two species of *Acremonium* section *Acremonium*: *A. borodinense* sp. nov. and *A. cavarraeanum* rediscovered. *Mycol. Res.* 104: 77 – 80.
- Jones E.B.G., Sakayaroj J., Suetrong S., Somrithipol S., Pang K.L.** (2009) Classification of marine Ascomycota, anamorphic taxa and Basidiomycota. *Fungal Diversity*. 35: 1 – 187.
- Kelemu S., Dongyi H., Guixiu H., Takayama Y.** (2003) Detecting and differentiating *Acremonium implicatum*: developing a PCR-based method for an endophytic fungus associated with the genus *Brachiaria*. *Mol. Plant Path.* 4: 115 – 118.
- Kelemu S., White J.F., Muñoz F., Takayama Y.** (2001) An endophyte of the tropical forage grass *Brachiaria brizantha*: isolating, identifying, and characterizing the fungus, and determining its antimycotic properties. *Can. J. Microbiol.* 47: 55 – 62.
- Khan Z., Al-Obaid K., Ahmad S., Ghani A.A., Joseph L., Chandy R.** (2011) *Acremonium kiliense*: Reappraisal of its clinical significance. *J. Clin. Microbiol.* 49: 2342 – 2347.
- Ko W.H., Kunitomo R.K.** (1999) *Acremonium recifei*: a new casual agent of macadamia quick decline. *Can. J. Plant Pathol.* 21: 42 – 44.

- Leuchtmann A., Bacon C.W., Schardl C.L., White J.F., Jr., Tadych M. (2014) Nomenclatural realignment of *Neotyphodium* species with genus *Epichloë*. *Mycologia*. 106: 202 – 215.
- Lombard L., van der Merwe N.A., Groenewald J.Z., Crous P.W. (2015) Generic concepts in Nectriaceae. *Stud. Mycol.* 80: 189 – 245.
- Lowen R. (1995) *Acremonium* section *Lichenoidea* section nov. and *Pronectria oligospora* species nov. *Mycotaxon*. 53: 81 – 95.
- Li C., Nan Z., Paul V.H., Dapprich P.D., Liu Y. (2004) A new *Neotyphodium* species symbiotic with drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*). *China. Mycotaxon*. 90: 141 – 147.
- Lin H.-J., Chien C.-Y., Huang J.-W. (2004) Pathogenicity and host range of *Acremonium lactucae* sp. nov., the casual agent of leaf brown spot of lettuce. *Plant Pathol. Bull.* 13: 91 – 96.
- Maharachchikumbura S.S.N., Hyde K.D., Jones E.B.G., McKenzie E.H.C., Bhat J.D., Dayarathne M.C., Huang S.-K., Norphanphoun C., Senanayake I.C., Perera R.H., Shang Q.-J., Xiao Y., D'souza M.J., Hongsanan S., Jayawardena R.S., Daranagama D.A., Konta S., Goonasekara I.D., Zhuang W.-Y., Jeewon R., Phillips A.J.L., Abdel-Wahab M.A., Al-Sadi A.M., Bahkali A.H., Boonmee S., Boonyuen N., Cheewangkoon R., Dissanayake A.J., Kang J., Li Q.-R., Liu J.K., Liu X.Z., Liu Z.-Y., Luangsa-ard J.J., Pang K.-L., Phookamsak R., Promputtha I., Suetrong S., Stadler M., Wen T., Wijayawardene N.N. (2016) Families of Sordariomycetes. *Fungal Diversity* 79: 1 – 317.
- Moon C.D., Miles C.O., Järlfors U., Schardl C.L. (2002) The evolutionary origins of three new *Neotyphodium* species from grasses indigenous to the southern hemisphere. *Mycologia*. 94: 694 – 711.
- Moon C.D., Guillaumin J.J., Ravel C., Li C., Craven K.D., Schardl C.L. (2007) New *Neotyphodium* endophyte species from the grass tribes Stipeae and Meliceae. *Mycologia*. 99: 895 – 905.
- Moraes A.M.L., Junqueira A.C.V., Costa G.L., Celano V., Oliveira P.C., Coura J.R. (2000) Fungal flora of the digestive tract of 5 species of triatomines vectors of *Trypanosoma cruzi*, Chagas 1909. *Mycopathologia*. 151: 41 – 48.
- Morgan-Jones G., Gams W. (1982) Notes on hyphomycetes. XLI. An endophyte of *Festuca arundinaceae* and the anamorph of the *Epichloe typhina*, new taxon in one of two new sections of *Acremonium*. *Mycotaxon*. 40: 311 – 318.
- Mostert L., Crous P.W., Groenewald J.Z., Gams W., Summerbell R. (2003) *Togninia* (Calosphaeriales) is confirmed as teleomorph of *Phaeoacremonium* by means of morphology, sexual compatibility, and DNA phylogeny. *Mycologia*. 95: 646 – 659.
- Mostert L., Groenewald J.Z., Summerbell R.C., Gams W., Crous P. (2006) Taxonomy and pathology of *Togninia* (Diaporthales) and its *Phaeoacremonium* anamorphs. *Stud. Mycol.* 54: 1 – 115.
- Mostert L., Groenewald J.Z., Summerbell R.C., Robert V., Sutton D.A., Padhye A.A., Crous P.W. (2005) Species of *Phaeoacremonium* associated with infections in humans and environmental reservoirs in infected woody plants. *J. Clin. Microbiol.* 43: 1752 – 1767.
- MycoBank: <http://www.mycobank.org/> (дата обращения — 05.05.2017).
- Pastorino A.C., de Menezes U.P., de Souza Marques H.H., Vallada M.G., Capellozi V.L., Grilo Carnide E.M., Abe Jacob C.M. (2005) *Acremonium kiliense* infection in a child with chronic granulomatous disease. *Brazil. J. Inf. Dis.* 9: 529 – 534.
- Perdomo H., Sutton D.A., García D., Fothergill A.W., Cano J., Gené J., Summerbell R.C., Rinaldi M.G., Guarro J. (2011) Spectrum of clinically relevant *Acremonium* species in the United States. *J. Clin. Microbiol.* 49: 243 – 256.
- Pinkerton M.E. (1936) A comparative study of conidial formation in *Cephalosporium* and some related Hyphomycetes. *Ann. Miss. Bot. Garden*. 23: 1 – 68.
- Pusterla N., Holmberg T.A., Lorenzo-Figueras M., Wong A., Wilson D. (2005) *Acremonium strictum* pulmonary infection in a horse. *Vet. Clin. Pathol.* 34: 413 – 416.
- Ramaley A.W. (1997) *Barrina*, a new genus with polysporous asci. *Mycologia*. 89: 962 – 966.
- Read R.W., Chuck R.S.H., Rao N.A., Smith R.D. (2000) Traumatic *Acremonium atrogriseum* keratitis following laser-assisted in situ keratomileusis. *Arch Ophthalmol.* 118: 418 – 421.
- Reblova M., Seifert K.A. (2004) *Cryptadelphina* (Trichosphaeriales), a new genus for holomorphs with *Brachysporium* anamorphs and clarification of the taxonomic status of *Wallrothiella*. *Mycologia*. 96: 343 – 367.
- Redman R.S., Litvintseva A., Sheehan, Henson J.M., Rodriguez R.J. (1999) Fungi from geothermal soils in Yellowstone National Park. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 5193 – 5197.
- Romero D., Rivera M.E., Cazorla F.M., de Vicente A., Pérez-Garsía A. (2003) Effect of mycoparasitic fungi on the development of *Sphaerotheca fusca* in melon leaves. *Mycol. Res.* 107: 64 – 71.
- Schardl C.L., Moon C.D. (2003) Processes of species evolution in *Epichloë* / *Neotyphodium* endophytes of grasses, In «*Clavicipitalean fungi: evolutionary biology, chemistry, biocontrol and cultural impacts*» (Eds. White J.F., Jr., Bacon C.W., Hywel-Jones N.L., J.W. Spatafora). Marcel Dekker, Inc., New York, 273 – 310.
- Schell W.A., Perfect J.R. (1996) Fatal, disseminated *Acremonium strictum* infection in a neutropenic host. *J Clin Microbiol.* 34: 1333 – 1336.
- Schol-Schwarz M.B. (1970) Revision of the genus *Phialophora* (Moniliales). *Persoonia*. 6: 59 – 94.
- Sener A.G., Yucesoy M., Senturkun S., Afsar I., Yurtsever S.G. Turk M. (2008) A case of *Acremonium strictum* peritonitis. *Med. Mycol.* 46: 495 – 497.

- Sigler L., Zuccaro A., Summerbell R.C., Mitchell J., Paré J.A. (2004) *Acremonium exuviarum* sp. nov., a lizard-associated fungus with affinity to *Emericellopsis*. *Stud. Mycol.* 50: 409 – 413.
- Simonsz H.J. (1983) Keratomycosis caused by *Acremonium recifei*, treated with keratoplasty, Miconazole and Ketoconazole. *Doc. Ophthalmol.* 56: 131 – 135.
- Stadler M., Tichy H.V., Katsiou E., Hellwig V. (2003) Chemotaxonomy of *Pochonia* and other conidial fungi with *Verticillium*-like anamorphs. *Mycol. Progress.* 2: 95 – 122.
- Steiman R., Ford L., Ducros V., Lafond J.-L., Guiraud P. (2004) First survey of fungi in hyperhaline soil and water of Mono Lake area (California). *Antonie van Leeuwenhoek.* 85: 69 – 83.
- Suija A., Czarnota P., Himmelbrant D., Kowalewska A., Kukwa M., Kuznetsova E., Leppik E., Motiejūnaitė J., Piterāns A., Schiefelbein U., Skazina M., Sohrabi M., Stepanchikova I., Veres K. (2010) The lichen biota of three nature reserves in island Saaremaa, Estonia. *Folia Cryptog. Eston.* 47: 85 – 96.
- Sukapure R.S., Thirumalachar M.J. (1966) Conspectus of species of *Cephalosporium* with particular reference to Indian species. *Mycologia.* 58: 351 – 361.
- Sung G.-H., Hywel-Jones N.L., Sung J.-M., Luangsa-ard J.J., Shrestha B., Spatafora J.W. (2007) Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. *Stud. Mycol.* 57: 5 – 59.
- Sung G.-H., Spatafora J.W., Zare R., Hodge K.T., Gams W. (2001) A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. II. Phylogenetic analyses of SSU and LSU nuclear rDNA sequences from anamorphs and teleomorphs of the Clavicipitaceae. *Nova Hedwigia.* 72: 311 – 328.
- Szombathy S.P., Chez M.G., Laxer R.M. (1988) Acute septic arthritis due to *Acremonium*. *J. Rheumatol.* 15: 714 – 715.
- Watanabe T., Watanabe Y., Fukatsu T. (2001) New species of *Acremonium*, *Cylindrocarpon* and *Verticillium* from soil in the Bonin (Ogasawara) Islands, *Jap. Mycosci.* 42: 591 – 595.
- Weber E. (2002) The *Lecythophora-Coniochaeta* complex. I. Morphological studies on *Lecythophora* species isolated from *Picea abies*. *Nova Hedwigia.* 74: 159 – 185.
- Weber E., Görke C., Begerow D. (2002) The *Lecythophora-Coniochaeta* complex. II. Molecular studies based on sequences of the large subunit of ribosomal DNA. *Nova Hedwigia.* 74: 187 – 200.
- Weisenborn J.L.F., Kirschner R., Piepenbring M. (2010) A new darkly pigmented and keratinolytic species of *Acremonium* (Hyphomycetes) with relationship to the Plectosphaerellaceae from human skin and nail lesions in Panama. *Nova Hedwigia.* 90: 457 – 468.
- Whiting E., Cunha M.G., Gubler W.D. (2005) *Phaeomoniella chlamydospora* and *Phaeoacremonium* species distinguished through cultural characters and ribosomal DNA sequence analysis. *Mycotaxon.* 92: 351 – 360.
- Wicklow D.T., Roth S., Deyrup S.T., Gloer J.B. (2005) A protective endophyte of maize: *Acremonium zeae* antibiotics inhibitory to *Aspergillus flavus* and *Fusarium verticillioides*. *Mycol. Res.* 109: 610 – 618.
- Yalaz M., Hilmioglu S., Metin D., Akisu M., Nart D., Cetin H., Ozturk C., Isik E., Kultursay N. (2003) Fatal disseminated *Acremonium strictum* infection in a preterm newborn: a very rare cause of neonatal septicaemia. *J. Med. Microbiol.* 52: 835 – 837.
- Zaitz C., Porto E., Heins-Vaccari E.M., Sadahyro a., Ruiz L.R.B., Müller H., Lacaz C. da S. (1995) Subcutaneous hyalophycomycosis caused by *Acremonium recifei*: case report. *Rev. Inst. Med. Trop. S. Paulo.* 37: 267 – 270.
- Zare R., Gams W. (2001a) A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. IV. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium* gen.nov. *Nova Hedwigia.* 73: 1 – 50.
- Zare R., Gams W. (2001b.) A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. VI. The genus *Haptocillium*. *Nova Hedwigia.* 73: 271 – 292.
- Zare R., Gams W. (2008) A revision of the *Verticillium fungicola* species complex and its affinity with the genus *Lecanicillium*. *Mycol. Res.* 112: 811 – 824.
- Zare R., Gams W., Culham A. (2000) A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. I. Phylogenetic studies using ITS sequences. *Nova Hedwigia.* 71: 465 – 480.
- Zare R., Gams W., Evans H.C. (2001) A revision of *Verticillium* sect. *Prostrata*. V. The genus *Pochonia*, with notes *Rotiferophthora*. *Nova Hedwigia.* 73: 51 – 86.
- Zare R., Gams W., Starink-Willemse M., Summerbell R.C. (2007) *Gibellulopsis*, a suitable genus for *Verticillium nigrescens*, and *Musciellum*, a new genus for *V. theobromae*. *Nova Hedwigia.* 85: 463-489.
- Zuccaro A., Summerbell R.C., Gams W., Schroers H.J., Mitchell J.I. (2004) A new *Acremonium* species associated with *Fucus* spp., and its affinity with a phylogenetically distinct marine *Emericellopsis* clade. *Stud. Mycol.* 50: 283 – 297.

Телеоморфы водных гифомицетов

Воронин Л.В.

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова
voroninfuni@mail.ru

Водные гифомицеты — своеобразная эколого-систематическая группа грибов, широко распространенных в различных водотоках и водоемах. К настоящему времени известно более 350 видов водных гифомицетов (Duarte et al., 2016). В большинстве случаев они являются анаморфами аскомицетов, гораздо реже — базидиомицетов. Только для небольшого их количества известны их телеоморфы (Табл. 1).

Таблица 1

Связь телеоморфы (*Ascomycota*) – анаморфы (водные гифомицеты)
(Дудка, 1885; Abdullah et al., 1981; Descals et al., 1984; Shearer, 1993)

ТЕЛЕОМОРФЫ	АНАМОРФЫ
ДИСКОМИЦЕТЫ	
<i>Cudoniella indica</i> Webster, Eicker et Spooner	<i>Tricladium indicum</i> S.C. Sati et N. Trivari
<i>Hydrocina chaetocladia</i> Scheuer	<i>T. chaetocladium</i> Ing.
<i>Hymenoscyphus africanus</i> Descals et al.	<i>Geniculospora grandis</i> Greathead ex Nolan
<i>H. foliicola</i> Abdullah et al.	<i>Dimorphospora foliicola</i> Tubaki
<i>H. splendens</i> Abdullah et al.	<i>T. splendens</i> Ing.
<i>H. tetracladius</i> Abdullah et al.	<i>Articulospora tetracladia</i> Ing.
<i>H. varicosporioides</i> Tubaki	<i>Varicosporium</i> sp.
<i>Loramycetes junicola</i> Weston	<i>Anguillospora</i> sp.
<i>Mollisia casaresiae</i> Webster, Shearer et Spooner	<i>Casaresia sphagnorum</i> Fragoso
<i>M. uda</i> (Pers.: Fr.) Gill.	<i>Anguillospora crassa</i> Ing.
<i>Mollisia</i> sp.	<i>Flagellospora annelidica</i> (Shearer et Crane) Crane et Shhearer
<i>Mollisia</i> sp.	<i>Anguillospora furtiva</i> Webster et Descals
<i>Mollisia</i> sp.	<i>A. crassa</i> Ing.
<i>Mollisia</i> sp.	<i>Filosporella crassa</i> Ing.
<i>Orbilina</i> sp.	<i>A. rosea</i> Webster et Descals
<i>Pezoloma</i> sp.	<i>A. furtiva</i> Webster et Descals
<i>Vibrissea flavoires</i> (Pers.: Fr.) Korf et Dixon	<i>Anavigra dendromorpha</i> Descals et Sutton
ПИРЕНОМИЦЕТЫ	
<i>Ascossacculus heteroguttulatus</i> (S.W. Wong, K.D. Hyde et E.B.G. Jones) J. Campb., J.L. Anderson et Shearer	<i>Tricladium</i> sp.
<i>Corollospora pulchella</i> Kohlm. et al.	<i>Clavariopsis bulbosa</i> Anastasiou
<i>Nectria ludgunensis</i> Webster	<i>Heliscus ludgunensis</i> Sacc. et Therry
<i>N. penicilloides</i> Ranz.	<i>Flagellospora penicilloides</i> Ing.
ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТЫ	
<i>Massarina aquatica</i> Webster	<i>Tumularia aquatica</i> (Ing.) Descals et Marv.
<i>Massarina</i> sp.	<i>Anguillospora longissima</i> (Sacc. et Syd.) Ing.
<i>Massarina</i> sp.	<i>C. aquatica</i> de Wild.

Кроме включенных в таблицу Шерер (Shearer, 1993) приводит неопубликованные данные об анаморфе *Flagellospora curta* для *Nectria* sp., *Anguillospora fustiformis* для *Hymenoscyphus inberbis*, а также указывает об анаморфе как неназванном гифомицете для *Hymenoscyphus malvensis*.

Была попытка классифицировать связь между телеоморфами и анаморфами на основании формы конидий водных гифомицетов. По Нильссону выделяют 5 групп водных гифомицетов по форме конидий: 1) конидии сферические или эллипсоидные; 2) цилиндрические прямые; 3) разветвленные или почкующиеся в одной плоскости; 4) удлинённые, более или менее согнутые, часто почти сигмоидные (изгиб иногда лежит более чем в одной плоскости); 5) тетрадиальные (Nilsson, 1964). Позже Дескальз создал более детализированную схему разделения конидий водных гифомицетов по форме (Descals, 1989, неопубликованные данные). Но в любом случае связь между формой конидий водных гифомицетов и телеоморфой не проявляется. Так, например, сигмовидные конидии есть у анаморф дискомицетов, пиреномицетов и локулоаскомицетов, таким образом, они представляют собой результат конвергентной эволюции.

Более того, морфологически близкие виды водных гифомицетов, например, *Anguillospora crassa*, *A. rosea*, *A. longissima*, указываются как анаморфы у порой далеких видов аскомицетов — *Mollisia uda*, *Orbilbia* sp., *Massarina* sp. Более того, молекулярный анализ большого количества штаммов шести видов водных гифомицетов показал внутривидовое разнообразие, в котором проявляются географические и генетические значительные различия. Например, штаммы *Anguillospora filiforme*, *Geniculotheca grandis* из Португалии и из Австралии сильно различаются. То же выявлено для штаммов *Flagellospora penicilloides* из континентальной Португалии, Испании и Италии с одной стороны и штаммы из Австралии и Азорских островов с другой. Таким образом, мы имеем дело с морфологически сходными, но генетически различающимися штаммами (Durate et al., 2012). Вероятно, речь идет не только о географическом и генетическом разделении внутри вида, а о существовании морфологически сходных разных видов. Для решения этого вопроса потребуется молекулярный анализ анаморф и телеоморф.

Адаптацию к водному местообитанию следует рассматривать не только по наличию анаморф-водных гифомицетов. Существует ещё группа так называемых амфибийных грибов — воздушно-водных гифомицетов с геликоидными и характерными воздушно-водными конидиями. Эти грибы встречаются в мелководных прибрежьях водоемов и лужах, маленьких мелких водоемах, они спороносят, как правило, на полупогруженном субстрате.

Для телеоморфы *Hymenoscyphus paradoxus* Fisher et Webster выявлена анаморфа *Helicodendron paradoxum* Peyronel, для *Lambrella tubulosa* — *H. tubulosum* (Reiss) Linder, *Mollisia gigantea* Fisher et Webster — *H. giganteum* Glen-Bott, *Hyaloscypha zalewskii* Descals et Webster — *Clathrospora zalewski* van Beverwijk (Shearer, 1993).

Кроме рассмотренных выше анаморф аскомицетов существует еще одна группа митоспоровых аскомицетов, конидии которых не имеют выраженных морфологических особенностей, однако они встречаются только в водной среде. Так у водного дискомицета *Hydrodiscus hymeniophilus* (P. Karsten) Baral известна анаморфа *Catenulifera rhodogena* (F. Mangenot) Hosoya, у *Hyphodiscus otani* Hosoya — *Catenulifera* sp. Эти анаморфы образуют бесцветные одноклеточные фиалоконидии (Hosoya, 2002). Анаморфа разновидности водного аскомицета *Hyaloscypha albohyalina* (P. Karst.) Boud. var. *monodictys* Hosoya et Huhtinen — *Monodictys* sp. Конидии грушевидные, эллипсоидные или субсферические, многоклеточные, от темно-коричневых до почти черных (Hosoya and Huhtinen, 2002). У водного пиреномицета *Ascotaiwania sawada* H.S. Chang et S.-Y. Hsieh анаморфа характеризуется ризоидальными гифами, двуклеточными овальными темноокрашенными конидиями (Sivichai et al., 1998). Подобные анаморфы известны и у ряда других пресноводных аскомицетов (Shearer, 1993).

Абсолютное большинство водных гифомицетов — анаморфная стадия развития аскомицетов, правда, связь анаморфа-телеоморфа установлена лишь для относительно небольшого числа видов. Для многих анаморф (водных и воздушно-водных гифомицетов) не выявлена связь с телеоморфой. Вероятно, в жизненном цикле некоторых видов стадия телеоморфы бывает редко (при наступлении неблагоприятных условий для образования митоспор) или она вообще утрачена, что считается распространенным явлением для многих наземных гифомицетов.

Лишь небольшое количество водных гифомицетов — анаморфная фаза базидиомицетов. Для таких конидий помимо характерных для водных гифомицетов морфологических особенностей присуще наличие пряжек. Только для единичных видов установлена связь телеоморфы и анаморфы (Табл. 2).

Телеоморфы базидиомицетных водных гифомицетов обнаружены либо во влажных условиях (ресупинантный вид *Leptosporomyces galzinii* — на влажных стволах хвойных, березы), либо на погрзенных в воду черешках листьев гевеи (*Sistotrema hamatum*) или на залитой листовой подстилке (*Classicula fluitans*).

Таблица 2

Связь телеоморфы (базидиомицеты) — анаморфы (водные гифомицеты)
(Дудка, 1985; Bauer et al., 2003)

ТЕЛЕОМОРФЫ	АНАМОРФЫ
<i>Classicula fluitans</i> Bauer, Begerow, Oberwinkler et Marvanová	<i>Naiadella fluitans</i> Marvanová et Bandoni
<i>Leptosporomyces galzinii</i> (Bourdot) Jülich	<i>Taeniospora gracilis</i> Marvanová
<i>Sistotrema hamatum</i> Nawawi et J. Webster	<i>Ingoldiella hamata</i> D.E. Shaw

Эволюция пресноводных аскомицетов шла, по-видимому, разными путями. Большинство из них произошли от наземных, некоторые от морских аскомицетов (Shearer, 1993). Для ряда видов характерна адаптация спор телеоморфы и анаморфы к пресноводным условиям: 1) нитевидные аскоспоры телеоморфы и разветвленные конидии анаморфы (*Vibrisea flavoriens*); 2) нитевидные аскоспоры со слизистыми придатками — сигмоидные конидии (*Loramycetes junicola*); 3) аскоспоры в слизистой оболочке — сигмоидные или тетрадиальные конидии (*Massarina* sp.). Таких видов обнаружено ограниченное число. Для большинства характерны адаптации к водной среде телеоморф или анаморф. Для телеоморф это 1) сигмоидные или нитевидные аскоспоры; 2) слизистые придатки у аскоспор; 3) слизистые оболочки у аскоспор. Для анаморф характерны следующие адаптации: 1) разветвленные конидии; 2) сигмоидные конидии; 3) нитевидные и другие конидии, характерные для водных гифомицетов; 4) геликоспоровые конидии (воздушно-водные гифомицеты); 5) характерные для воздушно-водных гифомицетов сложно устроенные конидии (Shearer, 1993; Duarte et al., 2016).

Список литературы

- Дудка И.А. (1985) Водные несовершенные грибы СССР. Наук. Думка, Киев.
- Abdullah S.K., Descals E., Webster J. (1981) Teleomorphs of three aquatic hyphomycetes. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 77: 475 – 483.
- Bauer R., Begerow D., Oberwinkler F., Marvanová L. (2003) *Classicula*: the teleomorph of *Naiadella fluitans*. *Mycologia* 95: 756 – 764.
- Descals E., Fisher J., Webster J. (1984) The *Hymenoscyphus* teleomorph of *Geniculospora grandis*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 83: 541 – 546.
- Duarte S., Seena S., Bärlocher F., Cássio F., Pascal C. (2012) Preliminary insights into the phylogeography of six aquatic hyphomycetes species. *Plos One*. 7: 1 – 7.
- Duarte S., Bärlocher F., Pascal C., Cássio F. (2016) Biogeography of aquatic hyphomycetes: current knowledge and future perspectives. *Fungal Ecol.* 19: 169 – 181.
- Hosoya T. (2002) *Hyaloscyphaceae* in Japan (6): the genus *Hyphodiscus* and its anamorph *Catanulifera* gen. nov. *Mycoscience* 43: 47 – 57.
- Hosoya T., Huhtinen S. (2002) *Hyaloscyphaceae* in Japan (7): *Hyaloscypha albohyalina* var. *monodictys* var. nov. *Mycoscience* 43: 404 – 409.
- Nilsson S. (1964) Freshwater Hyphomycetes. Taxonomy, morphology and ecology. *Symb. Bot. Upsal.* 18: 1 – 130.
- Sivichai S., Hywel-Jones N., Jones E.B.G. (1998) Lignicolous freshwater Ascomycota from Thailand: 1. *Ascotaiwania sawada* and its anamorph state *Monotosporella*. *Mycoscience* 39: 307 – 311.
- Shearer C.A. (1993) The freshwater Ascomycetes. *Nova Hedwigia* 56: 1 – 33.

Механизмы стресс-резистентности эвритоппного вида *Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-ard, Hywel-Jones & Samson (2011)

Белозерская Т.А.*¹, Иванова А.Е.²

¹ФИЦ «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, Институт биохимии им. А.Н. Баха

²Факультет почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова

P. lilacinum — это широкораспространенный почвенный гифомицет с подвижной морфологией и способностью приспосабливаться к самым разнообразным условиям питания. Этот эвритоппный вид обитает как в аэробных, так и в анаэробных условиях; паразитирует на насекомых и рыбах, вызывает поражения тканей и органов человека, проявляя устойчивость к любому рода стерилизациям и заражая воздух больничных помещений, является эндофитом растений. С другой стороны, *P. lilacinum* выявляется в экотопах, подверженных различным антропогенным влияниям (урбанизации, высокой концентрации тяжелых металлов, повышенной радиоактивности). Этот микромицет предложен в качестве биоиндикатора высокой степени заражения радионуклидами почв чернойбыльской зоны ($3,7 \times 10^6 - 3,7 \times 10^8$ Бк/кг).

Какими же адаптационными возможностями обладают представители этого вида?

Для ответа на этот вопрос было взято несколько видов гриба из зоны отчуждения ЧАЭС с разными уровнями радиоактивного загрязнения, несколько видов из почв с повышенным содержанием меди, а также виды с фоновым уровнем радиоактивного загрязнения.

Ввиду того, что действие радиации приводит к образованию высоких концентраций кислородных радикалов, устойчивость к окислительному стрессу является основным критерием выживания в этих условиях. Действительно, радиоактивные штаммы формируют агрегаты гиф, выживают при более высокой концентрации H_2O_2 (на порядок), чем фоновые, повышают устойчивость к окислительному стрессу при низких концентрациях глюкозы в среде. Низкая концентрация глюкозы (0,2 %) стимулирует рост гиф и увеличивает дыхательную активность клеток, адаптируя, по-видимому, механизмы утилизации глюкозы к существованию в экстремальных условиях. Изоляты *P. lilacinum* из чернойбыльской зоны и зараженных ионами меди территорий характеризуются повышенным содержанием меланиновых пигментов, по-видимому, основного механизма защиты этого вида грибов от стресса в экстремальных условиях. Обнаружение меланиновых пигментов у *P. lilacinum*, учитывая древнейшую природу этих пигментов и их широкие возможности в защите грибной клетки от разнообразных типов стресса, заставляет предполагать их основную роль, наряду с функционированием метаболических защитных систем клетки, в обеспечении широких возможностей данного вида для расселения в самых разнообразных экотопах.

Влияние состава питательной среды и способа культивирования на продуктивность, хроматографические профили экстрактов и биологическую активность гриба *Phoma* sp. 22.2

Захаренкова С.А., Далинова А.А., Берестецкий А.О.

*Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург
prickgirl@list.ru*

Грибы рода *Phoma* известны как продуценты вторичных метаболитов, обладающих широким спектром биологической активности (фитотоксической, антимикробной и др.). Из жидкофазной культуры штамма *Phoma* sp. 22.2, выделенного из мари городской, ранее было выделено несколько индивидуальных соединений: В4, CD1, F1, J2, проявивших биологическую активность. Цель работы заключалась в оценке биосинтетического потенциала гриба *Phoma* sp. 22.2 при культивировании на различных твердых и жидких питательных субстратах. Жидкофазное культивирование *Phoma* sp. 22.2 проводили на питательных средах ДМГ (среда на основе дрожжевого и мальтозного экстракта), ЧАВ (среда Чапека с витаминами), YES (среда на основе дрожжевого экстракта и сахарозы). В качестве субстратов для твердофазного культивирования использовали рисовую, пшеничную и перловую крупы. Культивирование осуществлялось в течение 3 недель при температуре 24 °С в темноте. Выход экстрактивных веществ из твердофазных культур *Phoma* sp. 22.2 составлял 1,1 – 2,7 г/кг субстрата, а выход из жидкофазных культур — 29 – 44 мг/л. Относительно высокая фитотоксическая активность наблюдалась у экстракта, полученного из твердофазной культуры на рисе; антимикробную активность проявил только экстракт, полученный из жидкофазной культуры на среде ЧАВ. Максимальную инсектицидную активность проявил экстракт, полученный из культуры на пшене. Экстракты из культур гриба, полученных на жидких и твердых субстратах, существенно различались по метаболитному профилю. В экстракте, полученном из жидкофазной культуры на среде ЧАВ, а также во всех твердофазных культурах штамма 22.2 было найдено уже известное вещество, а именно: хеноподолан Е. В твердофазных культурах на пшеничной и перловой крупе обнаружен хеноподолан С и хеноподолан В в экстрактах твердофазных культур на рисе и пшене. В экстракте, полученном из твердофазной культуры на рисе зафиксирован хеноподолан А, а в жидкофазной культуре на среде ДМГ — хенизокумарин. Во всех экстрактах присутствуют неизвестные метаболиты, которые могут являться веществами с перспективной биологической активностью. Таким образом, варьирование состава питательного субстрата может способствовать более полному выявлению БАВ *Phoma* sp. 22.2. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17-04-01445).

Экологические особенности видов афиллофороидных грибов в парковых ценозах городской среды

Мелькумов Г.М.

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет»
agaricbim86@mail.ru

В связи с повышенной долей влияния абиогенных и биогенных стрессоров, многие древесные растения стали чаще поражаться микозами, снижающими их жизненное состояние. В результате нарушается экологическое равновесие, что приводит к деградации древесного компонента. Поэтому мониторинг видов грибов, подавляющих рост и развитие растений, провоцирующих появление гнилевых болезней, является одной из основополагающих задач современной фитопатологии.

Афиллофороидные макромицеты выполняют в различных биогеоценозах важнейшую функцию утилизации органических веществ, являясь при этом наиболее важным компонентом ксилотрофных сообществ, играющих ведущую роль в биологическом разложении древесины. Однако в лесных и парковых сообществах данная группа грибов может поселяться и на стволах живых древесных растений, и тем самым приводить к их патогенезу.

В результате проведенного микологического исследования в летний период 2016 года на территории парковых ценозов г. Воронежа выявлено 25 видов афиллофороидных грибов, относящихся к отделу Basidiomycota, классу Agaricomycetes, 4 порядкам, 10 семействам и 21 роду.

По трофической специализации выявленные виды макромицетов относятся к трем группам: ксилосапротрофам (8 видов; 32,0 % от общего числа видов), факультативным ксилосапротрофам (6; 24,0 %) и факультативным ксилопаразитами (11; 44,0 %). При анализе гнилевых проявлений установлено, что виды афиллофороидных базидиомицетов парковых зон г. Воронежа вызывают белую, белую мраморную, бурую, бурую трещиноватую, желто-бурую и ситовидную гнили. Подавляющее число видов грибов провоцируют белую гниль (18 таксонов; 72,0 %), бурую (3; 12,0 %), остальные типы гнилей представлены всего одним видом макромицета (4,0 %). По экологическим группам грибы распределялись на две категории, среди которых преобладало число ксерофильных грибов (15 видов; 60,0 %), меньшим числом представлены мезофильные виды (10; 40,0 %).

Таким образом, видовой состав афиллофороидных грибов парковых ценозов г. Воронежа, их трофическая структура и субстратная специализация неоднородны и специфичны, что обусловлено экологическими особенностями исследуемой территории.

Вредоносные виды грибов рода *Septoria* Fr. в фитоценозе озимой пшеницы

Мелькумова Е.А.

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный аграрный университет им. императора Петра I»
e-melkumova@list.ru

На пшенице известно свыше 10 видов микромицетов из рода *Septoria* Fr. Среди них часто встречаются и вредоносы *S. tritici* Desm. и *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedvlieg Verkley & Crous. (син. *S. nodorum* (Berk.) Berk.), которые вызывают пятнистости листьев и могут паразитировать во все фазы онтогенеза озимой пшеницы. С использованием новых технологий возделывания культуры (интенсивная, No-till) в агроценозе произошли изменения, т.е. большее распространение получил вид *S. trititicola* Lobik. Внешне данный вид близок к *S. tritici*, однако микроскопические характеристики разнятся, в связи с чем, уточнена его видовая принадлежность в ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН.

Впервые подробно изучена симптоматика, вредоносность и динамика развития. Установлено, что крайне редко возбудитель *S. trititicola* встречается в фазу осеннего кушения озимой пшеницы, зачастую первый признак заболевания отмечается в фазу весеннего кушения, а нарастание болезни происходит в последующие стадии развития культуры. Характер проявления заболевания зависит от ряда факторов: устойчивость сорта, агроклиматические условия, уровень удобрённости и др. С целью установления проникновения гриба в ткань растений проведены опыты выделения возбудителя в чистую культуру с дальнейшим искусственным инфицированием. С сортов озимой пшеницы Тарасовская-29 и Донская безостая, пораженные септориозом, получены изоляты, которые по морфолого-культуральным признакам и патогенным свойствам дифференцированы на штаммы: St₁, St₂, St₃, St₄, St₅ и St₆. На паразитическую активность возбудителя существенное влияние оказывает состав и качество питательной среды с учетом источников питания. Четкие различия у штаммов свидетельствуют о сложном внутривидовом составе *S. trititicola*, который в природе обладает определенной изменчивостью, образуя физиологические расы. Сопоставляя патогенность изолятов на наборе 5 сортов-дифференциаторов выделены расы под идентичными номерами. Достаточно высокую вирулентность к испытуемым сортам озимой пшеницы проявила раса St₁, однако в опытах с искусственным инфицированием отмечались некоторые колебания. Каждый сорт избирательно проявляет резистентность к разным расам гриба: Тарасовская-29, Мироновская-808 и Северодонская обнаруживают высокую чувствительность к расе St₁ и их комплексу. Для сортов Тарасовская-29 и Эритроспермум-127 сильную вирулентность проявила раса St₃, причем первый из них оказался восприимчивым почти ко всем расам гриба.

Выделение и характеристика биологически активных соединений гриба *Alternaria japonica*

Салимова Д.Р.□, Далинова А.А., Берестецкий А.О.
Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
salimova.92@bk.ru

В связи с негативным влиянием химических пестицидов на экосистемы ведется поиск и разработка биорациональных пестицидов на основе биологически активных веществ природного происхождения. Объект исследования — гриб *Alternaria japonica* поражает стебли и стручки масличной редьки, редиса, капусты и левкоя. Из литературы известно также, что проводилась работа по оценке гербицидной активности культурального фильтрата гриба *A. japonica* против сорного растения *Parthenium hysterophorus*. Однако его вторичные метаболиты мало изучены. Целью работы являлось выделение и очистка вторичных метаболитов из культурального фильтрата изолята 118-011 *A. japonica*, определение биологической активности выделенных соединений.

Культивирование гриба проводили на жидкой питательной среде ДМГ в течение 3 недель при переменном освещении и комнатной температуре. Для подбора эффективной методики выделения грибных экзометаболитов метаболитов экстракты получали методом жидкость-жидкостной экстракции (ЖЖЭ) растворителями разной полярности и при различных уровнях pH культурального фильтрата, а также методом твердофазной экстракции (ТФЭ) с помощью картриджей с различными сорбентами (обращенно-фазными и ионообменными). Метаболитные профили экстрактов анализировали методом ВЭЖХ и проводили оценку их биологической активности.

На основании высокого выхода экстрактивных веществ и наличия биологической активности для извлечения БАВ из культурального фильтрата гриба был выбран метод ТФЭ на обращенно-фазовом сорбенте (полистиролдивинилбензольный сополимер). Полученный экстракт фракционировали методом колоночной обращенно-фазовой жидкостной хроматографии. Из биологически активной фракции методом препаративной ВЭЖХ было выделено индивидуальное соединение с выходом 1,3 мг/л, которое обладало фитотоксической и инсектицидной активностью. Анализ данных ¹H-ЯМР спектра показал наличие ароматического кольца в химической структуре данного соединения. Масс-спектр снятый в режиме отрицательных ионов содержит ион с m/z 178 (100 %), в режиме положительных ионов присутствуют ионы с m/z 180 (100 %), 120 (95 %), 138 (35 %), 162 (15 %), 221 (10 %). В дальнейшей работе мы планируем установить точную структуру данного соединения и оценить способность гриба *A. japonica* синтезировать другие биологически активные вещества. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17-04-01445).

Plot-Based Survey of Macromycetes in Forests near Khanty-Mansiysk (Middle Taiga of West Siberia)

***Filippova N.V.¹, Bulyonkova T.M.²**

¹ Yugra State University, Khanty-Mansiysk

² A.P. Ershov Institute of Informatics Systems, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk
filippova.courlee.nina@gmail.com

Ten permanent plots for observations of terrestrial macrofungi were set up in different forest types in the vicinities of Khanty-Mansiysk in spring of 2015. Plot locations were chosen to assess the influence of clear cutting and bogging on terrestrial macrofungi communities: four plots were established in old mixed coniferous forests, three plots in after-cut secondary aspen forests (20 – 30 years after cut), one in a fresh cutting site (5 years after cut), and two in bogged forests. The total number of fruitbodies of each species was counted on each plot during each visit (5 times during vegetation season from May until September in 2015, 2016). Additionally, we used random route walks to find species not registered in the plots. The final list of larger fungi after the first year of observation (2015) has encompassed 460 species. The total number of species discovered during plots observations was 313 (2/3 of the total species list); the remaining 147 species were found on random routes nearby. The monthly species number changed over the season, being 9, 24, 161, 140, and 115 from May to September, accordingly. The accumulative number of sporocarps counted during the field season reached 5309 sporocarps/1000 m². 218 species showed marked seasonal dynamics. The analysis of trophic composition showed a prevalence of saprotrophic species (60 %) with the rest being ectomycorrhizal (38 %) and parasitic (2 %) species. 130 ectomycorrhizal species formed association with 7 tree species (4 coniferous and 3 deciduous trees), thus the average host/symbiont ratio being 1:18. Species accumulation curves built for all 10 plots showed that estimated species richness did not differ between studied plots except for the bogged site with low species richness. The estimated species richness of the total area based on cumulative sample of all plots was higher than that registered in plots (409 vs. 313). Cluster analysis helped reveal a logical classification of ten studied plots on the basis of composition and abundance of fungal species. In the course of an after-cut succession, the number of species does not change significantly, but otherwise the fungal community undergoes drastic changes. The community of fresh cutting site is denser and its trophic structure is dominated by saprotrophic species. In secondary 20 – 30 old forest, the fungal community shows reduced density while the number of mycorrhizal species increases. Old coniferous forest is similar in density and species number to secondary forests, but the diversity *Cortinarius* spp. increases significantly. The beginning of bogging changed the community of ectomycorrhizal fungi while the saprotrophic community remained similar to that of coniferous forest. The later bogging stage has a very different fungal community: sporocarps density and number of species drops and their composition significantly changes. Rare species constituted about 68% of the total list. A part (68 species) are rare throughout the boreal zone and should be subjected to special attention in further studies. 3 of the species are listed in the Red book of Russia and 9 — in the Red book of Khanty-Mansi autonomous okrug.

Научное издание

Материалы VIII всероссийской микологической школы-конференции
с международным участием
«КОНЦЕПЦИИ ВИДА У ГРИБОВ:
НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА СТАРЫЕ ПРОБЛЕМЫ»

Посвящается памяти Юрия Таричановича Дьякова

Редактор — М.Ю. Дьяков
Дизайн макета — М.Ю. Дьяков
Верстка — М.Ю. Дьяков
Корректор — М.Ю. Дьяков
Обложка — М.Ю. Дьяков