

17. Shchepin O., Novozhilov Y. K., Schnittler M. Nivicolous myxomycetes in agar culture: some results and open problems // Protistology. 2014 V, 8 (2). P. 53–61.

D. A. Erastova

Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg
e-mail: DErastova@binran.ru, darjaerastova@gmail.com

ASSEMBLAGES OF NIVICOLOUS MYXOMYCETES FROM NORTH-WEST OF RUSSIA AND NORTH-WESTERN CAUCASUS

Summary. Assemblages of nivicolous myxomycetes from two mountain regions: the Khibiny Mts. and Teberda state natural biosphere reserve of North-Western Caucasus, and from two lowland landscapes of North-west of Russia were compared in order to elucidate whether those species are cosmopolite or represented by a cluster of moderately distributed taxa.

The comparison was made by a cluster analysis based on the modified similarity index, Cs. The analysis demonstrated very low similarity between the lowland and mountain assemblages of the Khibiny Mts. (Cs = 0.54; 14 common taxa) and Teberda (Cs = 0.52; 11). Within the different vegetation communities the minimum similarity was found between lowland taiga and alpine tundra of

the Khibiny Mts. (Cs = 0.47; 7 common taxa), as well as between lowland taiga and alpine meadows of Teberda (Cs = 0.40; 14); the maximum similarity was found for subalpine crooked forests of both mountain regions (Cs = 0.54; 24).

These results may point out the affiliation of some nivicolous species to mountain regions due to the optimum conditions there. The analysis of dominant species distribution lets us consider only *D. meyeriae*, *L. ovoideum*, *Ph. alpestre* and *Ph. vernum* to be 'true alpine' species whereas the rest taxa have probably much wider distribution to be claimed cosmopolite.

A further investigation using ePCR method is needed for better understanding of species distribution of nivicolous myxomycetes assemblages.

Д. А. Ерастова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
г. Санкт-Петербург, Россия
e-mail: DErastova@binran.ru, darjaerastova@gmail.com

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСА НИВАЛЬНЫХ ВИДОВ РОДА *DIDERMA**

Среди группы нивальных миксомицетов существует морфологический комплекс видов *Diderma alpinum*–*D. niveum*, включающий, по оценкам разных исследователей, от 4 до 6 таксонов (*D. alpinum*, *D. fallax*, *D. globosum* var. *europaeum*, *D. meyeriae*, *D. microcarpum*, *D. niveum*), чей филогенетический статус остается неясным. Таксономия миксомицетов фактически базируется на морфологических характеристиках их плодовых тел (спорокарпов). Однако ввиду наличия большого количества переходных форм и того, что разные исследователи совершенно по-разному проводят границы так-

сонов в рассматриваемой группе, классический морфологический подход не является удовлетворительным. Анализ литературы показывает, что наименее ясно в этом комплексе видов положение *D. microcarpum*, которая рассматривается либо в качестве формы *D. alpinum* [10], либо формы *D. niveum* [9]. С другой стороны, также вызывает сомнения правомочность проведения границы между *D. alpinum* и *D. niveum* [9], хотя некоторые авторы поддерживают это разделение [10, 12–14]. Применение комплексного филогенетического анализа группы с привлечением ряда молекулярных маркеров

© Ерастова Д. А., 2015

совместно с выявлением надежного паттерна морфологических признаков может способствовать решению обозначенных таксономических проблем.

Материал для анализа был собран в Хиби́нах (июнь 2012, 2013 гг.), Тебердинском государственном природном биосферном заповеднике на Северо-Западном Кавказе (май-июнь 2010–2013 гг.), Ленинградской области (май 2009, 2011–2013 гг.), на о. Валаам (сентябрь 2008 г., май 2013 г.), во Французских (май, 2012 г.) и Баварских Альпах (май 2013 г.), а также в Казахстане (апрель-май, 2013 г.), всего 483 образца.

Для уточнения филогенетического статуса этой сложной группы нивальных морфовидов был, во-первых, проведен анализ морфологических признаков спорокарпов и спор на основе многомерного не метрического шкалирования (NMS). Также в программе ImageJ были отдельно проанализированы признаки спор и были получены их визуальные образы, выявляющие характерные для каждого из анализируемых видов особенности орнаментации. Во-вторых, был проведен филогенетический мультигенный анализ 60 репрезентативных образцов. Для этого были получены частичные последовательности генов 18S SSU и *tef1alpha*, которые, как было показано ранее, могут служить хорошим маркером для установления видовой принадлежности миксомицетов [1–7]. Реконструкция конгруэнтной дендрограммы проводилась в программе IQTree методом максимального правдоподобия и байезианского поиска, проведенного в программе Mr.Bayes. В-третьих, для тех же 60 образцов был проведен анализ генетических расстояний в программе MEGA6 с использованием алгоритма *p-distance* [8, 11, 15]. Далее топология конгруэнтного дерева соотносилась с данными по рибогенотипам, полученными в ходе анализа генетических расстояний.

В ходе проведенного NMS-анализа 30 признаков у 121 образца спорокарпов исследуемых видов удалось выделить пять относительно четких кластеров, соответствующих пяти морфовидам: *D. alpinum*, *D. niveum*, *D. globosum* var. *europaicum*, *D. meyeriae* и *D. fallax*. При этом *D. microcarpum* плохо отделяется от *D. alpinum*, образуя континуум с образцами последнего. Значительно более размытыми оказались гра-

ницы кластеров при анализе 14 признаков спор. В этом случае достаточно отчетливо выделяются только 3 вида: *D. globosum* var. *europaicum*, *D. fallax* и *D. meyeriae*.

Интересно сравнить эти данные с результатами филогенетической реконструкции. На дендрограмме можно обнаружить три отдельные монофилетические клады с высокой бутстреп поддержкой, которым можно присвоить названия «*D. alpinum*», «*D. fallax*» и «*D. globosum* var. *europaicum*», поскольку в них попало большинство образцов, морфологически определенных как *D. alpinum*, *D. fallax* и *D. globosum* var. *europaicum* соответственно. Остальные образцы довольно хаотично расположились в пределах парафилетической клады, которую условно можно назвать «*D. meyeriae–D. niveum*», куда попали образцы, морфологически определенные как *D. meyeriae*, *D. microcarpum*, *D. niveum*, один образец *D. fallax* и небольшая часть образцов *D. alpinum*, чья таксономическая принадлежность должна быть подвергнута ревизии ввиду полученных молекулярных данных.

Анализ генетических расстояний, в свою очередь, показал наличие всего четырех основных рибогенотипов. Таким образом, каждому анализируемому образцу был присвоен номер его рибогенотипа. Полученные данные хорошо соотносятся с топологией конгруэнтного дерева. Каждой кладе дендрограммы соответствует свой рибогенотип. Тип «1» обнаруживается у образцов из клады «*D. alpinum*», тип «3» оказался присущ образцам из клады «*D. fallax*», тип «4» соотносится с кладой «*D. globosum* var. *europaicum*», в то время как все представители наиболее многочисленного типа «2» оказались в пределах клады «*D. meyeriae–D. niveum*».

Данные, полученные в ходе морфологического анализа и, в большей степени, в результате филогенетических исследований, позволяют пересмотреть структуру морфологического комплекса видов *Didierma alpinum–D. niveum*. При этом виды *D. alpinum*, *D. fallax* и *D. globosum* var. *europaicum* могут рассматриваться как валидные, в то время как *D. meyeriae*, *D. microcarpum* и *D. niveum* рекомендуются к сведению в одну таксономическую единицу.

Для большего прояснения таксономического статуса морфовидов исследуемого комплекса необходимо изучение их генетического по-

лиморфизма и выявление ключевых последовательностей маркерных генов, которые можно было бы использовать в качестве надежных видовых критериев.

Список литературы

1. Окунь М. В. Молекулярная филогения и таксономический статус видов миксомицетов комплекса *Physarum notabile*: дисс. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 2013. 105 с.
2. Erastova D. A., Okun M. V., Novozhilov Y. K., Schnittler M. Phylogenetic position of the enigmatic myxomycete genus *Kelleromyxa* revealed by SSU rDNA sequences // Mycological Progress. 2013. V. 12. P. 599–608.
3. Fiore-Donno A.-M., Berney C., Pawlowski J., Baldauf S. L. Higher-order phylogeny of plasmodial slime molds (Myxogastria) based on elongation factor 1-A and small subunit rRNA gene sequences // J Eukaryot Microbiol. 2005. V. 52. P. 1–10.
4. Fiore-Donno A. M., Meyer M., Baldauf S. L., Pawlowski J. Evolution of dark-spored Myxomycetes (slime-molds): molecules versus morphology // Mol Phylogenet Evol. 2008. V. 46. P. 878–889.
5. Fiore-Donno A. M., Nikolaev S. I., Nelson M., Pawlowski J., Cavalier-Smith T., Baldauf S. L. Deep Phylogeny and Evolution of Slime Moulds (Mycetozoa) // Protist. 2010. V. 161. P. 55–70.
6. Fiore-Donno A. M., Novozhilov Y. K., Meyer M., Schnittler M. Genetic Structure of two protist species (Myxogastria, Amoebozoa) suggests asexual reproduction in sexual amoebae // PLoS ONE. 2011. V. 6 (8). e22872.
7. Fiore-Donno A. M., Kamono M., Meyer M., Schnittler M., Fukui M., Cavalier-Smith T. 18S rDNA phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (Stemonitales, Myxomycetes, Amoebozoa) // PLoS ONE. 2012. V. 7 (4). e35359.
8. Hall B. G. Phylogenetic trees made easy. A how-to manual. 4th ed.: Sinauer Associates Inc, 2001. 282 p.
9. Kowalski D. T. The myxomycete taxa described by Charles Meylan // Mycologia. 1975. V. 67. P. 448–494.
10. Lado C., Ronikier A. Nivicolous myxomycetes from the Pyrenees: notes on taxonomy and species diversity. Part 1. Physarales and Trichiales // Nova Hedwigia. 2008. V. 87 (3–4). P. 337–360.
11. Leontyev D. V., Schnittler M., Stephenson S. L. A critical revision of the *Tubifera ferruginosa*-complex // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнарод. конф. молодих учених 18–22 червня 2013 року Щолкіне. Щолкіне, 2013. С. 46–47.
12. Moreno G., Sanchez A., Castillo A., Singer H., Illana C. Nivicolous myxomycetes from the Sierra Nevada National Park (Spain) // Mycotaxon. 2003. V. 87. P. 223–242.
13. Novozhilov Y. K., Okun M. V., Erastova D. A., Shchepin O. N., Zemlyanskaya I. V., García-Carvajal E., Schnittler M. Description, culture and phylogenetic position of a new xerotolerant species of *Physarum* // Mycologia. 2013. V. 105. P. 1535–1546.
14. Singer H., Moreno G., Illana C. A SEM-study of some types of nivicolous Physarales // Oesterr Z Pilzk. 2004. V. 13. P. 75–89.
15. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. 2011. V. 28. P. 2731–2739.

D. A. Erastova

Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg
e-mail: DErastova@binran.ru, darjaerastova@gmail.com

MORPHOLOGICAL AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE NIVICOLOUS *DIDERMA* SPECIES COMPLEX

Summary. Among the specific group of nivicolous myxomycetes a complex of nivicolous *Diderma* species is of an outstanding interest. This complex includes 4–6 species (*D. alpinum*, *D. fallax*, *D. globosum* var. *europaeum*, *D. meyerae*, *D. microcarpum*, *D. niveum*) with no clear phylogenetic state due to the great amount of in-between varieties. To elucidate the phylogenetic state of the species and their taxonomic value within the complex a

morphological analysis using multi-dimensional non-metric scaling method based on sporocarp and spore characters, as well as molecular analysis based on 18S SSU and tef1alpha partial gene sequences were performed.

The morphological analysis based on sporocarp characters points out that five species could be distinguished well: *D. alpinum*, *D. niveum*, *D. globosum* var. *europaeum*, *D. meyerae* and *D. fallax*

whereas *D. microcarpum* forms a continuum with *D. alpinum*. At the same time the morphological analysis based on spore characters shows only 3 species to be separated: *D. globosum* var. *europaeum*, *D. fallax* и *D. meyeriae*.

Interestingly, the molecular analysis reveals the existence of three well supported clades: “*D. alpinum*“, “*D. fallax*“ and “*D. globosum* var. *europaeum*“, whereas the samples of all the other species form a separate clade. This coincides with the obtained data on ribogenotypes within the studied selection.

Thus, “1” type matches “*D. alpinum*“ clade, “3” matches “*D. fallax*“ clade, “4” matches “*D. globosum* var. *europaeum*“ and “2” matches «*D. meyeriae*–*D. niveum*». These results may lead one to the conclusion that *D. meyeriae*, *D. microcarpum* and *D. niveum* taxa are not valid and shall be united in one taxonomical unit.

For better understanding of the taxonomical state of the studied species a further investigation on DNA polymorphism and search for molecular fingerprints are needed.

М. П. Журбенко, А. А. Кобзева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
г. Санкт-Петербург, Россия

e-mail: zhurb58@gmail.com, anastasiakobzeva9023@gmail.com

ЛИХЕНОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ КAVKAZA: НЕВЫЯВЛЕННОЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ*

Первые сведения о лихенофильных грибах Кавказа появились более 100 лет назад [1, 7], однако систематическое изучение этой эколого-трофической группы грибов началось здесь совсем недавно. В 2012 году был опубликован первый каталог лихенофильных грибов Кавказа, содержащий сведения о 72 известных на тот момент видах [8]. К настоящему времени для Кавказа известно 179 видов этих грибов из 83 родов [4–6, 8, 9], однако можно ожидать, что их истинное видовое богатство здесь примерно такое же, как в Альпах, для которых известно не менее 457 видов этих грибов [2].

Чтобы наметить вероятные пропуски в познании таксономического разнообразия лихенофильной микобиоты Кавказа, сравним ее с таковой Баварии [3], которая: 1) является одной из наиболее полно изученных в этом отношении микобиот (в ее составе известно 372 вида из 126 родов); 2) достаточно близка кавказской по своим природным условиям (Бавария включает часть Альп). Отметим, что все ведущие по числу видов роды кавказской микобиоты входят в состав таковых в баварской микобиоте, что свидетельствует в пользу сравнимости этих микобиот.

Лихенофильные виды грибов следующих 63 родов, растущие в Баварии, пока не найде-

ны на Кавказе: *Acaroconium*, *Acremonium*, *Actinocladium*, *Arthrorhaphis*, *Asterophoma*, *Bacidia*, *Bloxamia*, *Buelliella*, *Burgoa*, *Calongeomyces*, *Carronia*, *Cladoniicola*, *Cladosporium*, *Cornutispora*, *Corynespora*, *Cyphelium*, *Didymosphaeria*, *Diederichia*, *Dinemasporium*, *Ellisemia*, *Endophragmiella*, *Hawksworthiana*, *Karsteniomyces*, *Laetisaria*, *Lawalreea*, *Leptosphaerulina*, *Libertiella*, *Lichenohendersonia*, *Llimoniella*, *Micarea*, *Microsphaeropsis*, *Minimedusa*, *Minutoexcipula*, *Monodictys*, *Obryzum*, *Ophiobolus*, *Ovicuculispora*, *Phacographa*, *Phacothecium*, *Phaeopyxis*, *Phaeoseptoria*, *Phaeospora*, *Phyllactinia*, *Phyllosticta*, *Pleospora*, *Polysporina*, *Protothelenella*, *Pseudocercospora*, *Pseudorobillarda*, *Pseudoseptoria*, *Pseudospiropes*, *Roselliniella*, *Roselliniopsis*, *Sagediopsis*, *Sarcopyrenia*, *Scutula*, *Skyttea*, *Spirographa*, *Sporormiella*, *Stagonospora*, *Telogalla*, *Trichoconis*, *Tubeufia* и *Weddellomyces*.

Отметим также, что лихенофильные микромитеты 11 родов кавказской микобиоты (*Anthostomaria*, *Arthrophacopsis*, *Epibryon*, *Laeviomyces*, *Lambinonia*, *Odontotrema*, *Perigrapha*, *Refractohilum*, *Rhymbocarpus*, *Thamnogalla* и *Unguiculariopsis*) не были отмечены в Баварии, что с большей вероятностью может отражать своеобразие этих микобиот.

Сравнивая спектры ведущих по числу видов родов обоих микобиот, представленные на

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 14–04–01031).