
ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

УДК 582.241(571.1)

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ МИКСОМИЦЕТОВ: ВЧЕРА, СЕГОДНЯ, ЗАВТРА

© 2024 г. Е. Л. Мороз^{1,*}, В. И. Гмошинский^{2,**}, О. Н. Щепин^{3,***}, Ю. К. Новожилов^{3,****}

¹ Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, 220072 Минск, Республика Беларусь

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119234 Москва, Россия

³ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия

⁴ Институт ботаники и ландшафтной экологии, Грайфсвальдский университет, 17487 Грайфсвальд, Германия

*e-mail: moroze.l@tut.by

**e-mail: rubisco@list.ru

***e-mail: oshchepin@binran.ru

****e-mail: yurynovozhlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.01.2024 г.

После доработки 15.03.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Миксомицеты (*Mухомycetes*) — амeboидные грибообразные организмы (*Amoebozoa*) с уникальным жизненным циклом, характеризующиеся большим морфологическим разнообразием спорофоров. Благодаря схожести этих структур с плодовыми телами некоторых представителей отделов *Ascomycota* и *Basidiomycota*, с момента первого известного научного описания в 1654 г. миксомицеты относили к грибам. Только в XIX в., когда удалось установить особенности их жизненного цикла, стала понятна обособленность этой группы от грибов. В результате с конца XIX до середины XX вв. сложилась достаточно стабильная таксономическая система, основанная главным образом на морфологических признаках спорофоров и спор. Однако было показано, что эти признаки довольно изменчивы и зависят от условий окружающей среды, а также могут быть результатом конвергентной эволюции. Это часто вызывает затруднения при идентификации видов и таксонов более высокого ранга. В первой декаде XXI в., благодаря развитию молекулярно-генетических и микроскопических методов, а также накоплению данных о нуклеотидных последовательностях маркерных генов, удалось получить первые данные об эволюционных взаимоотношениях ряда таксонов. Знаковой вехой развития систематики миксомицетов стала публикация в 2019 г. первой филогенетической системы. В настоящее время продолжаются попытки построения филогений различных таксонов миксомицетов и поиски их соответствия с системами, построенными на морфологических признаках. В работе приводится вариант системы миксомицетов с учетом всех изменений и дополнений по состоянию на июнь 2024 года.

Ключевые слова: история микологии, маркерные гены, морфология, таксономия, *Amoebozoa*.

DOI: 10.31857/S0026364824040018, **EDN:** uxeose

ВВЕДЕНИЕ

Миксомицеты (*Mухомycetes*) — амeboидные грибообразные организмы (*Amoebozoa*), насчитывающие около 1100 видов (Lado, 2005–2023). Их отличительной особенностью является уникальный жизненный цикл (Novozhilov, Gudkov, 2000). Споры, формирующиеся в спорофорах, прорастают в амeboидные (миксамебы) или двухжгутиковые клетки с одним длинным и одним коротким гладкими жгутиками. Миксамебы могут делиться митозом, образуя в благоприятных условиях многочисленные популяции. Дальнейшее попарное слияние гаплоидных подвижных клеток

приводит к образованию плазмодия — диплоидной многоядерной клетки, однако описано множество отклонений от этого классического сценария (Clark, Haskins, 2010). Плазмодий имеет обычный набор цитоплазматических органелл эукариот, покрыт цитоплазматической мембраной и слизистым чехлом, а также обладает амeboидным типом движения с ритмичными токами цитоплазмы. Для него характерны отрицательный фото- и положительный гидро- и трофотаксис. При неблагоприятных условиях миксамебы и жгутиконосные клетки образуют микроцисты, тогда как плазмодий превращается в склероций, состоящий из

многоядерных сферул, или макроцист (Schnittler et al., 2012; Keller et al., 2022). Для миксомицетов характерен смешанный тип питания. Он может быть фаготрофным, пиноцитозным или осмотрофным. Пищей служат бактерии, микроводоросли, мицелиальные грибы, дрожжи и другие микроорганизмы, включая миксамеб (Yachevskiy, 1907; Martin, Alexopoulos, 1969; Madelin, 1984; Novozhilov, 1993; Novozhilov et al., 2022a). Из многоядерного плазмодия формируется многоспоровый спорофор, содержащий от двух, как у *Echinostelium bisporum* (L.S. Olive et Stoian.) K.D. Whitney et L.S. Olive, до миллионов спор, как у *Brefeldia maxima* (Fr.) Rostaf.

Миксомицеты — одна из немногих групп протистов, представители которой формируют спорофоры, которые можно длительно хранить в гербариях (Schnittler et al., 2012; Stephenson, Schnittler, 2017). Большинство видов имеет сравнительно разнообразную морфологию структур спорофоров и спор, что позволило использовать их признаки для построения традиционной “морфологической” системы миксомицетов (Martin, 1949, 1960; Krzemieniewska, 1960; Martin, Alexopoulos, 1969; Nannenga-Bremekamp, 1974, 1991; Farr, 1976; Martin et al., 1983; Novozhilov, 1993; Lado, Pando, 1997; Neubert et al., 1993, 1995, 2000; Poulain et al., 2011a, 2011b; Gmoshinskiy et al., 2021).

Морфологические характеристики спорофоров и спор довольно изменчивы в зависимости от условий окружающей среды. Особенно варьирует характер отложения извести на поверхности спорофоров, что является одним из ключевых признаков в традиционной систематике (Walker, Stephenson, 2016; Ronikier et al., 2022). Уже первые данные о молекулярной филогении этой группы показали ее несоответствие с принятой в тот момент системой миксомицетов (Fiore-Donno et al., 2005). Более того, последующие исследования показали, что многие хорошо заметные макроскопические признаки возникли в результате конвергентной эволюции у неродственных таксонов. Результаты филогенетических исследований были недавно обобщены и на их основе была предложена первая версия таксономической системы (Leontyev et al., 2019a; Leontyev, Schnittler, 2022). Однако за последнее время эта система претерпела значительные изменения.

Целью данной публикации является обзор создания и развития системы миксомицетов.

Морфологическая система миксомицетов. История становления и современность

Первое известное описание миксомицета относится к 1654 г., когда немецкий естествоиспытатель Томас Панков (Thomas Panckow) в своей работе “Herbarium

Portatile” приводит описание организма, который можно идентифицировать как представителя рода *Lycogala* Adans. (Panckow, 1654). Подобные описания и изображения миксомицетов, которые были определены как грибы, можно встретить и в других трудах естествоиспытателей Европы в XVII—XIX вв. (Ing, Stephenson, 2022). Однако уже в этот период родство грибов и миксомицетов подвергалось сомнению. Еще в 1797 г. немецкий исследователь Генрих Адольф Шрадер (Heinrich Adolph Schrader; 1767—1836; профессор ботаники в г. Геттингене в Германии) в монографии “Nova Plantarum Genera” (1797) впервые высказал предположение, что миксомицеты — это естественная группа организмов, совершенно отличная от грибов (Schrader, 1797). Тем не менее долгое время его точка зрения оставалась непризнанной и забытой. Даже выдающийся шведский миколог, естествоиспытатель-энциклопедист Элиас Магнус Фриз (Elias Magnus Fries) (1794—1878), заложивший основы современной микологии, в своей работе “Systema Mycologicum” включил миксомицеты в состав *Gasteromycetes* в границах отдельного подотряда *Myxogastres* (“слизистые желудки”) в связи с наличием у них слизистого плазмодия (Fries, 1829). При этом в описаниях миксомицетов он не учитывал микроскопические признаки спорофоров и спор (орнаментация спор, известковые включения и структура капиллиция). Чуть позже — в 1833 г. — немецкий исследователь Карл Фридрих Вильгельм Валлрот (Carl Friedrich Wilhelm Wallroth) (1792—1857) в своей книге “Flora Cryptogramica Germaniae” ввел термин миксомицеты *Myxomycetes*, или “слизевые грибы”, вместо термина *Myxogastres* (Wallroth, 1833). В этот таксон, кроме миксомицетов, вошли также отдельные роды гастеромицетов. В том же году другой немецкий ученый-энциклопедист Генрих Фридрих Линк (Heinrich Friedrich Link) (1767—1851) разделил *Myxomycetes* и *Gasteromycetes* на два отдельных подотряда, исключив из первого все роды гастеромицетов (Link, 1833). Одним из последователей Фриза был “отец британской микологии” Майлз Джозеф Беркли (Miles Joseph Berkeley) (1803—1889). Его книга “British Fungi”, опубликованная в 1836 г., быстро стала классической работой по миксомицетам. Он выявил в Великобритании 63 вида, четыре из которых были новыми для науки. Как и Фриз, Беркли не использовал для определения таксонов микроскопические признаки, а только признаки, которые мог наблюдать с помощью ручной лупы. Он считал миксомицеты грибами на основании того, что споры миксомицетов находятся под оболочкой, т.е. заключены в мешок (Berkeley, 1836).

Работы немецкого ученого, миколога, ботаника, микробиолога, основателя фитопатологии Г.А. де Бари (Heinrich Anton de Bary) (1831—1888) и польских

исследователей, ботаников Л.С. Ценковского (Leon Cienkowski) (1822–1887) и Ю.О. Александровича (Jerzy Aleksandrowicz) (1819–1894) по физиологии, морфологии и биологии развития миксомицетов, а также описание их жизненного цикла послужили научным подтверждением того, что миксомицеты не являются настоящими грибами. В работе “Das Plasmodium” Ценковский описывает процессы прорастания спор, появление амебоидных и жгутиконосных клеток, их слияние и превращение в плазмодий. Он первым проследил весь цикл развития миксомицета от споры до споры, ввел термины “плазмодий” и “микрочиета” (Cienkowski, 1863). В 1859 г. в книге “Die Mycetozoen” де Бари ввел термин *Mycetozoa* (или грибовидные животные) и утверждал, что между миксомицетами и грибами существует лишь внешнее, случайное сходство. Он склонялся к мнению, что миксомицеты имеют гораздо больше родства с животными, чем с растениями (de Bary, 1859, 1887). Эту точку зрения поддержал Эрнст Генрих Геккель (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel) (1834–1919) – немецкий естествоиспытатель, который поместил *Myxogastrea* в группу простейших *Protista* (Haeckel, 1868). В 1872 г. Александрович опубликовал первую обзорную работу на русском языке, посвященную миксомицетам “Строение и развитие споровместилищ миксомицетов” (Aleksandrowicz, 1872).

В 1875 г., под руководством де Бари, польский исследователь Юзеф Томаш Ростафинский (Jozef Tomasz Rostafinski) (1850–1928) опубликовал монографию “Śluzowce Monografia”. Работа была иллюстрирована точными и детализированными рисунками миксомицетов и стала основой дальнейших исследований этих организмов. Следует отметить, что Ростафинский первым предложил классификацию миксомицетов на основе как макро-, так и микроскопических признаков спорофоров (Rostafinski, 1875). Эта классификация, хоть и со значительными изменениями, существует и по сей день. В классификации Ростафинского, в группу *Endosporeae* (*Myxogastraceae*) были включены виды со спорами, формирующимися под общей оболочкой спорофора. Он выделил две группы миксомицетов: *Lamprosporeae* со спорами желтого или бурого цвета и *Amaurosporeae* со спорами фиолетового или буро-фиолетового цвета. Следует подчеркнуть, что Ростафинский рассматривал род *Ceratiomyxa* J. Schröt. в отдельной группе *Exosporeae* с семейством *Ceratiomyxaceae*. Споры у видов *Ceratiomyxa* формируются на индивидуальных тонких ножках экзогенно, т.е. они не покрыты общей оболочкой спорофора. Ростафинский утверждал, что миксомицеты не имеют общих черт с грибами и, вероятно, даже не обладают общим с ними происхождением (Rostafinski, 1875). Он был первым из исследователей,

кто собрал и привел в порядок многочисленные номенклатурные синонимы видов миксомицетов. Надо отметить, что все это он делал еще до появления Кодекса ботанической номенклатуры в современном понимании, однако большинство из предложенных им номенклатурных комбинаций признается и по сей день. Труд Ростафинского был написан на польском языке, что затрудняло ознакомление с ним исследователей из других стран. Впоследствии монография частично была переведена на английский язык Мордехем Кубиттом Куком (Mordecai Cubitt Cooke) (1825–1914), возглавлявшим отделение микологии Королевских ботанических садов Кью (Ing, Stephenson, 2022). В 1877 г. вышла книга Кука “The Myxomycetes of Great Britain”, в которой была изложена и принята система Ростафинского (Cooke, 1877).

Преемником Кука в Кью стал Джордж Масси (George Masee) (1847–1917), один из основателей Британского микологического общества и его первый президент. Он написал ряд справочников по британским грибам и опубликовал в 1892 г. “Monograph of the *Myxogastres*”. Масси относил миксомицеты к грибам и не рассматривал их как простейших (Masee, 1892). В его книге есть интересные подробные описания и цветные иллюстрации множества новых видов, многие из которых к настоящему времени переведены в синонимы (Ing, Stephenson, 2022).

Выдающимися исследователями миксомицетов первой половины XX века были Артур Листер (F.R.S. Arthur Lister) (1830–1908) и его дочь Гулиельма Листер (Gulielma Lister) (1860–1949). Артур Листер изучал коллекции Королевских ботанических садов Кью, Британского музея, Страсбурга и Парижа. Обладая широким кругом корреспондентов, он получал гербарные образцы из многих стран мира. Его гербарная коллекция, переданная в отдел ботаники Британского Музея (Ing, Stephenson, 2022), стала основой монографии “A monograph of the *Mycetozoa*”. В ней принята несколько дополненная и детализированная система Ростафинского (Lister, 1894). Впоследствии его дочь, Гулиельма Листер, продолжит исследования своего отца и в 1911, а также в 1925 г. под ее редакцией выходят второе и третье издания “A Monograph of the *Mycetozoa*” с прекрасными цветными иллюстрациями (Lister, 1911, 1925). Она была одной из первых женщин, ставших членом Лондонского Линнеевского общества (1904 г.), членом совета общества (1915–1917 гг., 1927–1931 гг.) и его вице-президентом (1929–1931 гг.), членом Британского микологического общества с 1903 г., его президентом в 1912 и 1932 гг., а с 1924 г. – почетным его членом (Ing, Stephenson, 2022). Монография “A monograph of the *Mycetozoa*” (Lister, 1925) станет на многие годы настольной книгой исследователей этих организмов и в значительной

мере будет стимулировать интерес к миксомицетам в США, где была сформирована блестящая школа исследователей миксомицетов, ярким представителем которой был Томас Хьюстон Макбрайд (Thomas Houston Macbride) (1848–1934), опубликовавший в 1899 г. монографию “The North American slime-moulds” (Macbride, 1899), а в 1922 г. — второе ее издание (Macbride, 1922). Впоследствии эти две работы легли в основу монографии “The *Myxomycetes*” (Macbride, Martin, 1934), написанную Макбрайдом в соавторстве с Дж.У. Мартином (George W. Martin) (1886–1971). Мартин, в свою очередь, в соавторстве с К.Дж. Алексопулосом (Constantine John Alexopoulos) (1907–1986) опубликовал другую монографию с тем же названием “The *Myxomycetes*” (Martin, Alexopoulos, 1969). В других странах также активно продолжалось изучение миксомицетов: были опубликованы монографии о миксомицетах Польши (Krzemieniewska, 1960), Испании (Lado, Pando, 1997), Австрии и Германии (Neubert et al., 1993, 1995, 2000), Нидерландов (Nannenga-Bremekamp, 1974), России (Novozhilov, 1993, 2005), Японии (Emoto, 1977; Yamamoto, 1998, 2021), Великобритании и Ирландии (Ing, 1999), Франции (Poulain et al., 2011a, 2011b), Бразилии и сопредельных государств (Farr, 1976), Китая (Li, 2005, 2008a, 2008b), Индии (Thind, 1977; Lakhanpal, Mukherji, 1981) и других стран.

Российские исследователи в XIX в. сыграли значительную роль в изучении строения, биологии и положения миксомицетов в системе органического мира. Михаил Степанович Воронин (1833–1903) и Андрей Сергеевич Фаминцин (1835–1918) изучили жизненный цикл *Ceratiomyxa* (Famintzin, Woronin, 1873).

Огромный вклад в обобщение данных о миксомицетах внес Артур Артурович Ячевский (1863–1932) — основоположник отечественной микологии и фитопатологии. Он вел активную переписку с коллегами как в России, так и за рубежом, обменивался и выкупал коллекции эксикатов и собрал внушительный по размерам гербарий, насчитывающий более 2000 образцов, который и по сей день доступен широкому кругу исследователей в Микологическом гербарии Всероссийского института защиты растений (г. Пушкин) (Berestetskaya et al., 2012). А.А. Ячевский подготовил фундаментальную монографию “Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевика” (Yachevskiy, 1907). Ячевский, как и Ростафинский, придерживался взглядов, что “миксомицеты не имеют собственно ничего общего с грибами”, но, в отличие от Ростафинского, считал, что миксомицеты и грибы имеют общее происхождение (Yachevskiy, 1907). Включение миксомицетов в многотомное издание микологической флоры России, как это изложил сам Артур Артурович, было обусловлено “лишь практическими соображениями; не говоря уже про то, что

в большинстве даже современных учебников миксомицеты всегда помещены в начало обзора грибов” (Yachevskiy, 1907). Однако это породило ошибочное представление ряда исследователей, что Ячевский относил миксомицеты к грибам.

В 1970 г. американский миколог и протозоолог Линдси Шеперд Олив (Lindsay Shepherd Olive) (1917–1988) приступил к изучению близких миксомицетам протостелиевых (*Protosteliomycetes*). Они обладают похожей ультраструктурой жгутикового аппарата, трубчатыми кристами митохондрий, способностью к образованию плодовых тел. Л.Ш. Олив предложил рассматривать миксомицеты (*Myxomycetes*) или настоящие слизевика (true slime molds) в подклассе *Myxogastria* царства *Protista* (Olive, 1970, 1975). Длительное время миксомицеты продолжали рассматривать либо в границах грибов (Krzemieniewska, 1960; Martin, 1960; Martin, Alexopoulos, 1969), либо относили их к простейшим (Margulis, 1971; Olive, 1970, 1975). Классификации таксонов миксомицетов высокого ранга до сих пор подчиняются одновременно Международному кодексу номенклатуры водорослей, грибов и растений (Turland et al., 2018) и Международному кодексу зоологической номенклатуры (International Code, 1999). Однако их изучение до сих пор проводится в организациях, где изучаются грибы, а большинство описаний таксонов было выполнено в соответствии с правилами Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений. В этой связи для сохранения стабильности номенклатуры именно его рекомендуют использовать для описания таксонов в пределах класса *Myxomycetes* (Ronikier, Halamski, 2018).

Система миксомицетов, основанная на морфологии спорофоров, практически в современном варианте представлена в работе Дж. Мартина и К. Алексопулоса (Martin, Alexopoulos, 1969). В ней миксомицеты имели ранг класса (*Myxomycetes*) и были разделены на два подкласса — *Ceratiomyxomycetidae* с единственным родом *Ceratiomyxa* и *Myxogastromycetidae* с пятью порядками (*Echinosteliales*, *Liceales*, *Trichiales*, *Physarales* и *Stemonitidales*) (Krzemieniewska, 1960; Martin, 1960; Martin, Alexopoulos, 1969; Martin et al., 1983; Novozhilov, 1993; Lado, Pando, 1997; Neubert et al., 1993, 1995, 2000; Poulain et al., 2011a, 2011b). Длительное время эта классификация претерпевала лишь незначительные изменения (Lado, Eliasson, 2022) и базировались только на сходстве или различиях морфологических признаков спорофоров.

Использование молекулярно-генетических методов позволило значительно продвинуться в понимании эволюционных взаимоотношений таксонов миксомицетов и показало, что это монофилетическая группа

организмов, входящая в эукариотическую супергруппу *Amoebozoa*, которая включает большинство амебодных протистов (Cavalier-Smith, 2013; Adl et al., 2019; Leontyev, Schnittler, 2022).

В последние два десятилетия молекулярная филогенетика миксомицетов бурно развивается (Baldauf, Doolittle, 1997; Fiore-Donno et al., 2005, 2008, 2010, 2011; Novozhilov et al., 2013b, 2013c, 2022a, 2023b; Kretzschmar et al., 2016; Leontyev et al., 2019a; 2019b, 2023; Leontyev, Schnittler, 2022; Lado et al., 2022; Gmoshinskiy et al., 2023a, 2023b). При этом все чаще стали выявляться противоречия между “морфологическими” классификациями и филогенетическими деревьями, построенными на основании анализа маркерных генов (García-Cunchillos et al., 2022; Ronikier et al., 2022; García-Martín et al., 2023; Gmoshinskiy et al., 2023b; Prikhodko et al., 2023a, 2023b).

Основные гены, используемые в филогенетических построениях для миксомицетов

Ген РНК малой субъединицы рибосомы (ген 18S рРНК, *18S rRNA* gene, *18S rDNA*, *nrSSU* = nuclear small subunit) находится в ядре на минихромосомах в так называемых ядерных рибосомных оперонах — уникальных структурах, содержащих серию генов и некодирующих участков, ответственных за синтез рибосом. При этом подобных оперонов в ядре содержится сразу множество копий (Johansen et al., 1992; Torres-Machorro et al., 2010), что очень облегчает работу с организмами, обладающими небольшими размерами, из которых сложно получить большое количество геномной ДНК (Steitz, 2008). С этим геном легко работать также и потому, что он подвержен процессу гомогенизации: один из “родительских” вариантов гена после слияния двух миксамеб элиминируется, в результате чего все копии гена в пределах плазмодия имеют одинаковую последовательность. Этот ген является одним из наиболее часто используемых в молекулярно-филогенетических исследованиях миксомицетов (Fiore-Donno et al., 2008, 2010; Schnittler et al., 2017).

Из-за высокой изменчивости рибосомных генов миксомицетов универсальные для других *Amoebozoa* праймеры не подходят для ПЦР-амплификации даже консервативных участков гена *nrSSU* миксомицетов (Feng, Schnittler, 2017). Ситуация осложняется тем, что ген *nrSSU* содержит большое число интронов различной длины, которые могут занимать до 70% всей последовательности и сильно затрудняют получение данных (Feng, Schnittler 2015; Feng et al., 2016; Wikmark et al., 2007a, 2007b). Более того, не удается

подобрать праймеры к *nrSSU*, которые работали бы по отношению ко всем группам миксомицетов.

Проведенные исследования показали перспективность использования для ДНК-штрихкодирования (баркодинга) миксомицетов фрагмента первой части гена *nrSSU* (около 600 п.н.), свободной от интронов (Kamono et al., 2013; Pawlowski et al., 2012). Было подтверждено, что *nrSSU* в качестве ДНК-штрихкода хорошо идентифицирует практически все изученные морфовиды, а во многих случаях также выявляет внутривидовое разнообразие вариантов этой последовательности, часть которых может соответствовать криптическим видам (Borg Dahl et al., 2018; Feng, Schnittler, 2017; Novozhilov et al., 2013a, 2023, 2024; Shchepin et al., 2017).

Сцепленное наследование с геном 18S рРНК имеют гены внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS1 и ITS2), которые широко применяются как филогенетические маркеры или ДНК-штрихкоды во многих микологических работах. Он был успешно опробован при изучении видов рода *Fuligo* Haller (Норре, 2013) и при исследовании филогенетической графии *Didymium squamulosum* (Alb. et Schwein.) Fr. et Palmquist (Winsett, Stephenson, 2008). Из-за чрезмерно высокой вариабельности эти маркеры малоинформативны для исследования филогении миксомицетов, если сравниваются не близкородственные виды и не внутривидовая изменчивость. Например, последовательности видов рода *Lamproderma* Rostaf. оказались настолько различными, что даже не поддаются выравниванию (Fiore-Donno et al., 2011), а последовательности *Didymium iridis* (Ditmar) Fr. и *Badhamia polycephala* (Schwein.) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado (= *Physarum polycephalum* Schwein.) отличаются на 53% (Martin et al., 2003).

Ген фактора элонгации *EF-1α* (Fiore-Donno et al., 2011; Feng et al., 2016) находится в ядре и имеет менделевское наследование. Основная сложность при работе с ним заключается в том, что он является однокопийным и его сложнее амплифицировать (Baldauf, Doolittle, 1997). Интрон, расположенный в первой части гена, может сильно варьировать по длине, например, от 40 оснований у *Trichia alpina* (R.E. Fr.) Meyl. до 719 у *Lycogala epidendrum* (L.) Fr. (Fiore-Donno et al., 2013). Он был успешно использован для анализа внутривидового разнообразия (Schnittler et al., 2017). Однако если длина интрона отличается для двух аллелей в пределах гетерозиготного по *EF-1α* образца, секвенирование последовательности этого гена методом Сэнгера усложняется и может потребоваться молекулярное клонирование для разделения последовательностей двух аллелей. Как и для остальных филогенетических маркеров, обычно используемых

для миксомицетов, для этого гена не разработано универсальных праймеров, которые работали бы для всех видов миксомицетов.

Ген субъединицы I цитохромоксидазы с (*COI*) находится в митохондриальном геноме и демонстрирует изменчивость, дающую высокую разрешающую способность в филогенетических исследованиях миксомицетов (Liu et al., 2015; Feng, Schnittler, 2015; Shchepin et al., 2016; Schnittler et al., 2017). У миксомицетов на один ядерный геном приходится множество копий митохондриального генома, благодаря чему митохондриальные гены обычно достаточно легко амплифицировать даже из проб с низким содержанием ДНК. С другой стороны, присутствие котранскрипционного инсерционного редактирования митохондриальных генов у миксомицетов приводит к появлению одно- и двухнуклеотидных делеций в обычно консервативной кодонной структуре этих генов, которые могут отличаться даже у близких видов, что сильно осложняет подбор праймеров (Traphagen et al., 2010; Chen et al., 2012).

В последнее время происходит процесс поиска новых маркерных генов для построения мультигенных филогений для увеличения разрешающей способности филогенетических построений. Среди наиболее перспективных генов следует отметить ген малой субъединицы митохондриальной рРНК (*mtSSU*), который находится в митохондриальном геноме (Lado et al., 2022; Gmoshinskiy et al., 2023a, 2023b; Prikhodko et al., 2023a; García-Martín et al., 2023). Также большие надежды возлагаются на ген α -тубулина, который успешно применяют в филогении темнеспоровых миксомицетов (García-Martín et al., 2023).

Филогенетическая система миксомицетов

Виды, описанные на основании морфологических признаков спорофоров (Poulain et al., 2011a), в значительной степени соответствуют филогенетическимкладам, полученным на основании частичных последовательностей *nrSSU*, но не полностью, так как многие морфовиды распадаются на группы криптических видов (Feng, Schnittler, 2015; Feng et al., 2016; Shchepin et al., 2016; Dagamac et al., 2017; Shchepin et al., 2022; Leontyev et al., 2022a, 2023; Bortnikov et al., 2023). Однако на уровне родов и таксономических единиц более высокого ранга было обнаружено множество несоответствий между общепринятой системой и молекулярными филогениями.

Исследования филогении супергруппы *Amoebozoa* и эукариот в целом показали, что род *Ceratiomyxa*, у видов которого споры формируются экзогенно, не входит в состав класса *Mycetozoa*, а группируется с родами протостелоидных амeboидных

протистов *Protosporangium* L.S. Olive et Stoian. и *Clastostelium* L.S. Olive et Stoian. в отдельный класс *Ceratiomyxomycetes* (= *Protosporangiida*) (Kang et al., 2017; Adl et al., 2019; Leontyev et al., 2019a).

Первая попытка сравнения “морфологических” классификаций миксомицетов и всех опубликованных к 2019 г. молекулярно-филогенетических деревьев, включая новую филогению класса, полученную на основании полных последовательностей *nrSSU*, позволили предложить новую иерархическую филогенетическую классификацию миксомицетов (Leontyev et al., 2019a; Leontyev, Schnittler, 2022). Это исследование выявило явные несоответствия между классификациями и филогенией миксомицетов на уровне родов, семейств и порядков. Вместо системы из пяти порядков (*Echinosteliales*, *Liceales*, *Trichiales*, *Stemonitidales* и *Physarales*), использовавшейся во всех монографиях с 1945 г., была предложена система, включающая девять порядков и 13 семейств. Кроме того, филогенетическимкладам светло- и темнеспоровых миксомицетов были присвоены имена в ранге подклассов *Lucisporomycetidae* и *Columellomycetidae* соответственно (рис. 1). Годом позднее был введен новый порядок *Echinosteliopsidales* на основе положения вида с микроскопическими спорофорами, *Echinosteliopsis oligospora* D.J. Reinh. et L.S. Olive, в филогении *nrSSU* (Wijayawardene et al., 2020).

Значительной ревизии в последние годы подверглось семейство *Didymiaceae*, для которого были представлены данные двух-, трех- и четырехгенных филогений (Ronikier et al., 2022; Lado et al., 2022; García-Martín et al., 2023; Gmoshinskiy et al., 2023a; Prikhodko et al., 2023a; Novozhilov et al., 2023; Zamora et al., 2023). В данных работах показана пара- или полифилетичность многих традиционных родов и проведена ревизия некоторых из них (рис. 1). Также важным выводом этой серии работ можно считать подтверждение тезиса о том, что тип спорофора и способ отложения извести не всегда являются хорошими таксономическими признаками для выделения родов и в пределах семейства *Didymiaceae* их стоит использовать только для выделения видов.

На основании четырехгенной филогении порядка *Physarales* (*nSSU*, *EF-1 α* , α -*Tub* и *mtSSU*) была проведена частичная ревизия родов *Physarum* Pers., *Craterium* Trentep. и *Fuligo* в пределах семейства *Physaraceae*, в результате чего описан новый род (рис. 1) и предложены 22 новые комбинации (García-Martín et al., 2023).

Значительная ревизия порядка *Trichiales* была проведена в статье Гарсия-Кунчилиос с соавторами (García-Cunchillos et al., 2022). Ими была предложена новая система, основанная на анализе трех независимых генетических маркеров (*nrSSU*, *EF-1 α* и *mtSSU*)

и изучении эволюции ключевых морфологических признаков (перидия, капилиция и спор) 73 видов из 13 родов и трех семейств порядка *Trichiales*, а также двух родов и двух видов порядка *Reticulariales* (рис. 1). Молекулярно-генетический анализ показал, что разделение видов на роды на основании некоторых морфологических признаков не всегда оправданно. Авторами подтверждено предположение о том, что структура капилиция у представителей порядка может варьировать в широких пределах: наличие свободных окончаний или выраженность спиральных утолщений нитей капилиция являются менее значимыми признаками по сравнению с ornamentацией спор и наличием спороподобных структур в ножке спорангия. Кроме того, предложено вновь выделить из *Dianemataceae* семейство *Dictydiaethaliaceae*, а из *Trichiaceae* – *Arcyriaceae* (García-Cunchillos et al., 2022).

Проведенный в конце 2023 г. филогенетический анализ представителей порядка *Stemonitidales* подтвердил обоснованность выделения семейств *Stemonitidaceae* и *Amaurochaetaceae* (Gmoshinskiy et al., 2023b), но при этом показал, что данные являются пока недостаточными для того, чтобы выявить диагностические признаки для этих семейств. Также было показано, что основные роды этих семейств не являются монофилетичными, и описан новый род *Valtocarpus*.

Система миксомицетов по состоянию на июнь 2024 г.

По состоянию на июнь 2024 г. можно сказать, что термин миксомицеты включает в себя только представителей класса *Myxomycetes* G. Winter (= *Myxogastrea* Cavalier-Smith). Это организмы, способные формировать спорофоры с эндогенными спорами (споры формируются под оболочкой). Класс делится на светлоспоровую и темнospоровую клады, теперь это подклассы *Lucisporomycetidae* и *Columellomycetidae* соответственно (рис. 1).

Подкласс *Lucisporomycetidae* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin характеризуется наличием субгипоталлической ножки, продолжением которой является перидий. Колонка, понимаемая как продолжение ножки в споротеку, отсутствует (трубчатая колонкоподобная структура встречается у *Siphoptychium casparyi* Rostaf.). Капилиций, если имеется, трубчатый, орнаментированный или почти гладкий, иногда сливается с перидием. Споры окрашены в оттенки коричневатого, желтого, оранжевого, красного, фиолетового или оливкового цвета (Leontyev et al., 2019a). Данный подкласс включает два надпорядка – *Cribrariidia* и *Trichiidia*.

Надпорядок *Cribrariidia* характеризуется отсутствием капилиция и наличием диктидиновых гранул в структурах спорофора. В пределах этого порядка выделяют один порядок *Cribrariales* T. Macbr. с единственным семейством *Cribrariaceae* Corda, включающим в себя три рода *Cribraria* Pers., *Lindbladia* Fr. и *Liceaethalium* Rostaf.

Надпорядок *Trichiidia* включает в себя представителей с трубчатым капилицием, некоторые из которых его вторично утратили, и отсутствием диктидиновых гранул в структурах спорофора. Этот надпорядок включает в себя три порядка.

Порядок *Reticulariales* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin обычно характеризуется отсутствием капилиция (кроме *Alwisia bombardia* Berk. et Broome, *A. lloydiae* Leontyev, S.L. Stephenson et Schnittler, *Siphoptychium casparyi* Rostaf. и представителей рода *Lycogala*), однако в спорофорах может формироваться псевдокапилиций; споры сетчатые. В пределах порядка выделяют единственное семейство *Reticulariaceae* Chevall. ex Corda с шестью родами: *Alwisia* Berk. et Broome, *Lycogala*, *Reticularia* Bull., *Tubifera* J.F. Gmel., *Thecotubifera* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson et Novozh. и *Siphoptychium* Rostaf. (Leontyev et al., 2019a; 2019b). Следует отдельно отметить, что молекулярные данные, подкрепленные признаками строения перидия, позволили значительно расширить число видов, признаваемых в роде *Lycogala* (Leontyev et al., 2022a, 2022b, 2023; Leontyev, Schnittler, 2023). Данная работа в настоящий момент не завершена и в ближайшее время следует ожидать описания новых видов. Д.В. Леонтьевым также предложена схема эволюции спорофоров представителей семейства *Reticulariaceae* и показан многократный переход к эталоидным формам (Leontyev, 2016).

Порядок *Liceales* E. Jahn включает в себя представителей без капилиция (за исключением *Listerella paradoxa* E. Jahn), с перидием, вскрывающимся неправильно или по предварительно сформированным линиям, и с мелкобородавчатыми или гладкими спорами. В пределах порядка принято выделять единственное семейство *Liceaceae* Chevall. с родом *Licea* Schrad. и монотипным родом *Listerella* E. Jahn. Для представителей этого семейства практически отсутствуют данные о нуклеотидных последовательностях, однако даже отрывочные сведения указывают на полифилетичность рода *Licea* в классическом понимании. Более того, некоторые виды рода *Licea* очень близки к представителям *Perichaena* Fr. без развитого капилиция (Eliasson, 2017; Gubanov et al., 2022).

Порядок *Trichiales* T. Macbr., за редкими исключениями, (*Dictydiaethalium* Rostaf., некоторые виды

рода *Perichaena* и “*Licea*” *variabilis* Schrad.) характеризуется наличием развитого капилиция и спорами с хорошо выраженной орнаментацией, представленной бородавочками или сетью. В первой работе, посвященной филогенетической системе миксомицетов (Leontyev et al., 2019a), для порядка указывалось два семейства: *Dianemataceae* T. Macbr. и *Trichiaceae* Chevall. В более поздней ревизии было предложено выделить из *Dianemataceae* семейство *Dictydiaethaliaceae*, а из *Trichiaceae* – *Arcyriaceae* (García-Cunchillos et al., 2022). Тогда же были пересмотрены морфологические диагнозы семейств и значительной части родов (*Trichia* Haller, *Hemitrichia* Rostaf. и *Oligonema* Rostaf.), а для большого числа видов предложены новые номенклатурные комбинации.

Семейство *Dictydiaethaliaceae* включает в себя единственный род *Dictydiaethalium* с двумя видами. Спорофоры в виде псевдоэтелиев, не содержат настоящего капилиция. Спорофоры представителей семейства *Dianemataceae* обладают капилицием, который не связан с внутренней поверхностью перидия. Нити капилиция простые или слабо ветвящиеся. К этому семейству относятся представители родов *Calomyxa* Nieuwl., *Dianema* Rex (Leontyev et al., 2019a) и *Prototrichia* Rostaf. (Fiore-Donno et al., 2013). Кроме того, в это семейство должна быть включена *Licea variabilis* (Leontyev et al., 2019a), для которой до сих пор не предложена новая номенклатурная комбинация. Семейство *Arcyriaceae* объединяет представителей с трубчатым капилицием, для которых характерно

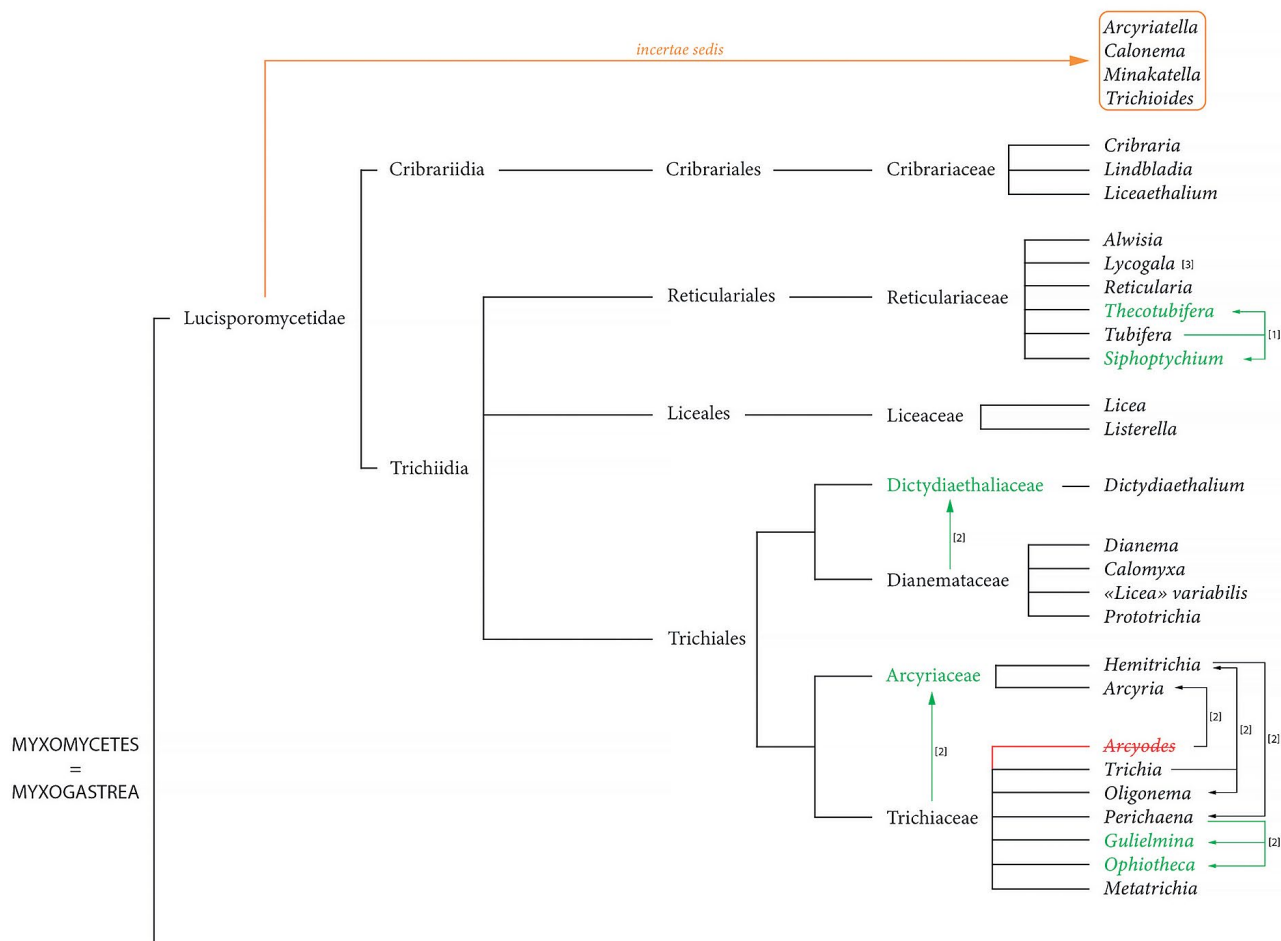


Рис. 1. Современное состояние системы миксомицетов (*Myxomycetes*) в соответствии с работой Leontyev et al., 2019a (с изменениями): [1] – Leontyev et al. (2019b); [2] – García-Cunchillos et al. (2022); [3] – объем рода был значительно расширен, см. Leontyev et al. (2022a, 2022 b, 2023, Leontyev, Schnittler, 2023); [4] – Prikhodko et al. (2023a); [5] – Ronikier et al. (2022); [6] – García-Martin et al. (2023); [7] – Erastova et al. (2013), Prikhodko et al. (2023b); [8] – Gmshinskiy et al. (2023b); [9] – Moreno et al. (2023a); [10] – Moreno et al. (2023b); [11] – Lloyd et al. (2023); [12] – Wijayawardene et al. (2020). Черным цветом отмечены таксоны, которые признавались в момент написания и признаются в настоящее время. Зачеркнутые названия красного цвета соответствуют родам, которые были расформированы после публикации обзора Д.В. Леонтьева и соавт. (Leontyev et al., 2019a). Зеленым цветом отмечены восстановленные или впервые описанные таксоны. Направление стрелок означает перенесение видов из одного рода в другой.

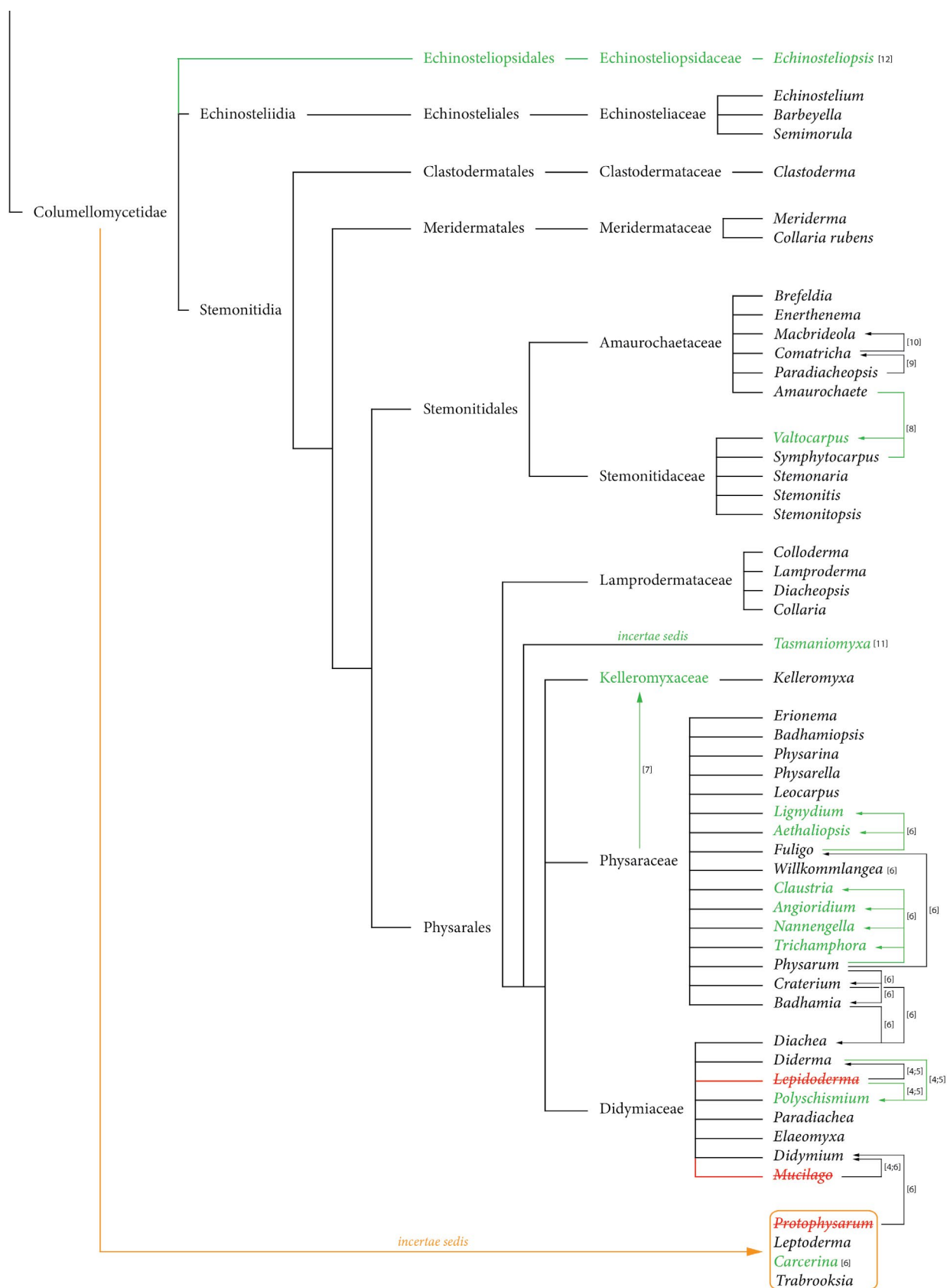


Рис. 1. (окончание).

наличие спороподобных тел в ножке спорангия (García-Cunchillos et al., 2022). К нему относятся роды *Arcyria* F.H. Wigg. и *Hemitrichia*. Монотипный род *Arcyodes* O.F. Cook был включен в род *Arcyria* (García-Cunchillos et al., 2022). Семейство *Trichiaceae* также обладает трубчатым капилицием, однако в ножке спорангия вместо спороподобных тел присутствуют фрагменты субстрата. К этому семейству относятся роды *Perichaena*, *Trichia*, *Metatrichia* Ing и *Oligonema*. Объем и структура рода *Perichaena* были значительно пересмотрены, в результате чего выделены роды *Ophiotheca* Curr. и *Gulielmina* García-Cunch., J.C. Zamora et Lado (García-Cunchillos et al., 2022).

За неимением данных о нуклеотидных последовательностях, часть родов, представители которых обладают уникальной морфологией, было предложено оставить в качестве *incertae sedis* в пределах подкласса *Lucisporomycetidae*. Это роды *Arcyriatella* Hochg. et Gottsb., *Calonema* Morgan, *Minakatella* G. Lister (Leontyev et al., 2019a) и *Trichioides* Novozh., Hoof et Jagers (Novozhilov et al., 2015).

Подкласс *Columellomycetidae* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin объединяет представителей, формирующих спорофоры на ножках, которые могут быть вторично утрачены. При этом тип формирования ножки может быть как эпигипоталлическим (ножка формируется из гипоталлуса и является продолжением гипоталлуса), так и субгипоталлическим. Колонка присутствует или вторично утрачена. Капилиций присутствует, но может либо быть полностью редуцирован вследствие малых размеров спорофоров, как у некоторых видов *Echinostelium* de Bary и *Echinosteliopsis* D.J. Reinh. et L.S. Olive, а также у *Didymium reticulosporum* Novozh. et Zemly., *D. dictyosporum* Lizárraga et G. Moreno. Нити капилиция твердые, гладкие, разветвленные и анастомозирующие, всегда прикреплены к колонке. Споры чаще темные (от коричневого до черного цвета), меланизированные (Leontyev et al., 2019a). В пределах этого подкласса выделяют два надпорядка: *Echinosteliidia* и *Stemonitidia*.

Надпорядкок *Echinosteliidia* с единственным порядком *Echinosteliales* G.W. Martin и семейством *Echinosteliaceae* Rostaf. ex Cooke характеризуется отсутствующим или слабо развитым капилицием, а также наличием гранулированного материала в ножке. В рамках данного надпорядка принято выделять роды *Echinostelium* и *Barbeyella* Meyl., для представителей каждого из которых получены генетические маркеры. Кроме того, сюда относятся представители с сидячими спорангиями, которых рассматривают в роде *Semimorula* E.F. Haskins, McGuinn. et C.S. Berry и которые, возможно, являются сидячими

формами *Echinostelium* (Fiore-Donno et al., 2009, 2018; Kretzschmar et al., 2016).

Надпорядкок *Stemonitidia* характеризуется наличием капилиция внутри спорангиев (за редкими исключениями, например, *Didymium reticulosporum* и *D. dictyosporum*). Ножка развивается по субили эпигипоталлическому пути и может содержать фрагменты субстрата, быть волокнистой или роговидной. Этот надпорядкок содержит четыре порядка — *Clastodermatales*, *Meridermatales*, *Stemonitidales* и *Physarales*.

Порядок *Clastodermatales* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin с единственным семейством *Clastodermataceae* Alexop. et T.E. Brooks отличается наличием гранул в основании ножки, колонки. Колонка постепенно переходит в структуру капилиция, который обильно ветвится и анастомозирует, заканчиваясь на конце уплощенными пластинкоподобными структурами. К этому порядку относится только род *Clastoderma* A. Blytt с четырьмя видами.

Порядок *Meridermatales* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin с единственным семейством *Meridermataceae* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov et Shchepin объединяет в себе представителей с волокнистой ножкой, развивающейся по эпигипоталлическому пути, обильно развитым капилицием, отходящим от колонки по всей длине, и воронковидными окончаниями капилиция, которые переходят во фрагменты перидия. К этому порядку относятся нивальные миксомицеты из рода *Meriderma* Mar. Mey. et Poulain, а также *Collaria rubens* (Lister) Nann.-Bremek. (Fiore-Donno et al., 2012), которая является типовым видом рода. Д.В. Леонтьев (Leontyev et al., 2019a) помещал в этот порядок также *Comatricha pseudoalpina* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez et Illana на основании неопубликованных данных, однако это не нашло дальнейшего подтверждения.

Порядок *Stemonitidales* T. Macbr. Представлен видами с эпигипоталлическим типом формирования спорофоров. Колонка, как правило, присутствует и переходит в сеть капилиция, который обильно развит, ветвится и анастомозирует и не образует на концах пластинкоподобных расширений. Перидий в большинстве случаев разрушается полностью либо может оставаться в виде воротничка при основании спорангия, немногочисленных пленчатых пластинок или кортекса, покрывающего эталий у рода *Amaurochaete* Rostaf. В пределах порядка принято выделять два семейства — *Amaurochaetaceae* Fr. и *Stemonitidaceae* Rostaf. ex Cooke. Изначально было предложено разделять эти семейства на основании строения ножек

спорангиев (Leontyev et al., 2019a): представители с волокнистой структурой ножки должны были относиться к *Amaurochaetaceae*, а с роговидной — к *Stemonitidaceae*. Однако недавно было показано, что представители рода *Stemonitopsis* (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., у которых основание ножки волокнистое, образуют монофилетическую кладу с представителями родов *Stemonitis* Gled., *Stemonaria* Nann.-Bremek., R. Sharma et Y. Yamam., *Symphytocarpus* Ing et Nann.-Bremek. и новым родом *Valtocarpus* Gmoshinskiy, Prihodko, Bortnikov, Shchepin et Novozh. (Gmoshinskiy et al., 2023b). Все эти роды обладают волосовидной структурой ножки. Таким образом, требуются дополнительные исследования для определения морфологических диагнозов этих семейств. Более того, появление новых данных о нуклеотидных последовательностях маркерных генов представителей родов *Stemonitis*, *Stemonitopsis*, *Stemonaria* и *Symphytocarpus* показали полифилетичность этих групп, и для выделения данных таксонов необходимо пересмотреть основные морфологические признаки, такие как орнаментация спор, а также особенности экологии, а не признак волокнистости ножки и наличие периферической сети капиллиция (Gmoshinskiy et al., 2023b).

Порядок *Physarales* T. Macbr. включает в себя представителей с эпи- и субгипоталлическим развитием спорофоров, с сохраняющимся перидием, обильно ветвящимся и анастомозирующим капиллием, который прикрепляется к перидию, но, как правило, не имеет воронковидных окончаний (за исключением представителей рода *Badhamia* Berk.). В этом порядке выделяют четыре семейства — *Lamprodermataceae*, *Didymiaceae*, *Physaraceae* и *Kelleromyxaceae*.

Lamprodermataceae T. Macbr. занимает базальное положение в порядке и обладает спорофорами практически без извести в структурах перидия (лишь иногда она может быть представлена шиловидными кристаллами). Спорофоры формируются по эпигипоталлическому типу. Капиллий необыкновенно обильно ветвится и анастомозирует. К этому семейству относятся представители рода *Lamproderma*, а также близкие роды, в том числе *Colloderma* G. Lister, *Elaeomyxa* Hagelst. и *Diacheopsis* Meyl. Также сюда должны относиться некоторые виды рода *Collaria* Nann.-Bremek., например, *C. arcyronema* (Rostaf.) Nann.-Bremek. ex Lado (Novozhilov et al., 2022). На данный момент семейство остается полифилетическим и требует ревизии.

Семейство *Didymiaceae* Rostaf. ex Cooke представлено видами, у которых известна присутствие только на поверхности перидия и отсутствует в структурах капиллиция. Исключениями из этого правила являются *Polyschismium granuliferum* (W. Phillips.)

A. Ronikier, J.M. García-Martín, A. Kuhnt, J.C. Zamora, M. de Haan, Janik et Lado, *Didymium subreticulosporum* Oltra, G. Moreno et Illana, *Diachea muscorum* (Ing) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado, *D. dictyospora* (Rostaf.) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado, *D. obovata* (Peck) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado и некоторые другие виды. В случае наличия ножки ее развитие идет по субгипоталлическому пути. До последнего времени семейство традиционно включало представителей родов *Diderma* Pers., *Didymium* Schrad., *Lepidoderma* de Bary ex Rostaf., *Mucilago* P. Micheli ex F.H. Wigg. (Leontyev et al., 2019a), а также *Paradiachea* Hertel (Novozhilov et al., 2023). В последние два года для представителей этого порядка был выполнен ряд таксономических ревизий (Ronikier et al., 2022; Prihodko et al., 2023a; García-Martín et al., 2023), в которых было показано, что ни один род в его пределах не является монофилетическим. При этом объем многих родов был значительно пересмотрен. Типовой вид рода *Lepidoderma*, *L. tigrinum* (Schrad.) Rostaf., внесен в род *Diderma*, а все оставшиеся представители перенесены в восстановленный род *Polyschismium*. Единственный представитель рода *Mucilago* формирует монофилетическую группу с представителями рода *Didymium* (Prihodko et al., 2023a) и должен называться *D. spongiosum* (Leyss.) J.M. García-Martín, J.C. Zamora et Lado (García-Martín et al., 2023). Также было показано положение рода *Protophysarum* M. Blackw. et Alexop. в пределах рода *Didymium*, в результате чего единственный известный ныне живущий вид получил комбинацию *Didymium phloiogenum* (M. Blackw. et Alexop.) J.M. García-Martín et Lado. Было кардинально расширено понимание рода *Diachea*, в который были включены некоторые представители родов *Craterium*, *Diderma* и *Badhamia*, что сделало эту группу очень сложной для морфологического обобщения (García-Martín et al., 2023; Novozhilov et al., 2023). На данный момент семейство остается парафилетическим и требует дальнейшей ревизии.

Семейство *Physaraceae* Chevall. включает представителей с обызвествленным перидием, капиллием и ножками спорангиев, которые, если имеются, развиваются по субгипоталлическому типу. Капиллий обычно трубчатый и заполнен известью. К этому семейству традиционно относились роды *Craterium*, *Leocarpus* Link, *Fuligo*, *Physarum*, *Physarella* Peck, *Physarina* Peck и *Badhamia* (Leontyev et al., 2019a). В 2023 г. проведена масштабная таксономическая ревизия, которая была направлена на разделение крупных родов в пределах порядка (García-Martín et al., 2023). Оказалось, что род *Physarum* является полифилетическим, и для некоторых его монофилетических клад было предложено восстановить прежние названия родов или присвоить новые. Таким образом,

в настоящий момент часть видов из рода *Physarum* относится к следующим родам: *Trichamphora* Jungh., *Nannengaella* J.M. Gracia-Martín, J.C. Zamora et Lado, *Lignyidium* Link, *Claustria* Fr., *Angioridium* Grev. Часть видов рода *Physarum* была перенесена в роды *Craterium* и *Badhamia*. Часть видов рода *Craterium* [*C. obovatum* Peck, *C. muscorum* Ing, *C. dictyosporum* (Rostaf.) H. Neubert, Nowotny et K. Baumann) и *Badhamia* (*B. lilacina* (Fr.) Rostaf.] рассматривают в роде *Diachea* (García-Martin et al., 2023; Novozhilov et al., 2023). Объем рода *Fuligo* также пересмотрен и некоторые виды включены в восстановленные роды *Aethaliopsis* Zopf и *Lignyidium* (García-Martin et al., 2023). Кроме того, монотипичный род *Willkommlangea* Kuntze, ранее имевший неопределенное положение в пределах *Physarales*, включен в состав семейства *Physaraceae* (García-Martin et al., 2023).

В 2023 г. также была предпринята попытка определить филогенетическое положение *Kelleromyxa fimicola* (Dearn. et Bisby) Eliasson — редкого вида, который формируется на помете растительоядных животных. Реконструкция филогении с использованием трехгенного выравнивания не позволила отнести этот вид ни к семейству *Physaraceae*, ни к *Didymiaceae* (Prikhodko et al., 2023b). Таким образом, его можно по-прежнему рассматривать в рамках семейства *Kelleromyxaceae* D. Erastova, M. Okun, A.M. Fiore-Donno, Novozh. et Schnittler (Erastova et al., 2013).

В конце 2023 г. описан новый монотипный род *Tasmaniomyxa* S.J. Lloyd, D. Leontyev, G. Moreno, Á. López Villalba et M. Schnittler, единственный представитель которого, *Tasmaniomyxa umbilicata* S.J. Lloyd, D. Leontyev, G. Moreno, Á. López Villalba et M. Schnittler, представлен спорангиями на ножках, которые продолжают внутрь спорангия в виде цилиндрической непрозрачной колонки. При этом спорангии покрыты длительное время сохраняющимся пленчатым перидием, к которому при помощи расширенных окончаний прикрепляются трубчатые, слабо ветвящиеся нити капиллиция, которые не образуют плотной сети и после разрушения спорангия отделяются от колонки и остаются прикрепленными к внутренней поверхности перидия. Совокупность морфологических и молекулярных данных позволяет предположить, что этот вид является “недостающим звеном” в эволюционной истории *Physarales*, который отделился от общей эволюционной линии еще до появления у них извести в структурах спорофоров (Lloyd et al., 2023). По этой причине род *Tasmaniomyxa* предложено рассматривать в пределах порядка *Physarales* в качестве группы *incertae sedis* без указания семейства.

Род *Echinosteliopsis* выделен в пределах порядка *Echinosteliopsidales* Shchepin, Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov с единственным семейством *Echinosteliopsidaceae* L.S. Olive в пределах *Columellomycetidae* без указания его отношения к какому-либо надпорядку (Wijayawardene et al., 2020).

За неимением данных о нуклеотидных последовательностях, часть родов предложено оставить в качестве *incertae sedis* в пределах подкласса *Columellomycetidae*: *Leptoderma* G. Lister и *Trabrooksia* H.W. Keller. Род *Carcerina* Fr. был восстановлен в 2023 г. К нему относятся виды, которые обладают гранулированной известью на поверхности перидия и плотным, губчатым, обызвествленным гипоталлусом. Типовым видом является *C. spumarioides* (Fr. et Palmquist) Fr. [= *Diderma spumarioides* (Fr. et Palmquist) Fr.]. При этом авторы работы указывают на то, что этот вид не формирует монофилетической клады, а разные образцы, которые были по морфологии спорофоров отнесены к этому виду, близки или к роду *Diachea*, или к кладам *Keleromyxa* — *Lignyidium*. Авторы подчеркивают, что необходимы дополнительные морфологические и филогенетические исследования, и помещают этот род в группу *incertae sedis* (García-Martin et al., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Система миксомицетов в настоящий момент проходит период быстрого изменения по мере накопления данных о нуклеотидных последовательностях все большего числа генов для все большего числа видов. Что касается возможностей мультигенного анализа для построения филогений миксомицетов, становится ясно, что распространенный в последние годы анализ последовательностей фрагментов одного — четырех генетических маркеров, полученных с использованием секвенирования по Сэнгеру, во многих случаях позволяет разрешить противоречия на уровне видов и родов, однако имеет ограниченную разрешающую способность для таксонов более высокого ранга и не может решить вопросы, связанные с анализом т.н. “глубокой филогении” (deep phylogeny).

Основные ограничения вызваны следующими причинами:

1) всплески диверсификации могут препятствовать разрешению филогенетических деревьев, если они основаны на небольшом числе филогенетически информативных сайтов (Davis, Anderson, 2010; Malé et al., 2014). Недостаточная разрешающая способность используемых на данный момент генетических маркеров проявляется в неразрешенном глубоком ветвлении в пределах порядков *Physarales*, *Stemonitidales*

и *Trichiales* и неясных границах между рядом семейств в пределах этих порядков;

2) поскольку при анализе одного или нескольких генов доступно лишь относительно небольшое число филогенетически информативных сайтов, содержащийся в них филогенетический сигнал зачастую недостаточен для разрешения ветвления, особенно при наличии конфликтующих эволюционных траекторий у анализируемых генов. В результате это приводит к созданию деревьев с низкой статистической поддержкой (Blom et al., 2017);

3) многие таксоны миксомицетов до сих пор не были включены в филогенетический анализ: например, последовательности гена nrSSU доступны в публичных депозитариях лишь для около 35% видов. Недостаточная представленность некоторых таксономических групп в филогенетическом анализе оказывает влияние на получаемую топологию, а также не позволяет осуществить ревизию определенных таксонов;

4) многие виды миксомицетов представлены в гербариях небольшим числом образцов, а иногда известны только в единственном экземпляре. Часто они довольно старые и/или плохой сохранности. В результате выделение ДНК для последующей ПЦР и секвенирования по Сэнгеру практически невозможно, и эти виды также выпадают из филогенетического анализа;

5) вследствие чрезвычайно высокой генетической изменчивости (обилия интронов и инсерционного редактирования митохондриальных генов) для многих родов и видов миксомицетов получение последовательностей одного или более генетических маркеров путем амплификации со специфическими праймерами и секвенирования по Сэнгеру представляет значительные методологические трудности.

Для решения неразрешенных вопросов требуется дальнейшее расширение выборки анализируемых видов путем секвенирования маркерных генов из уже имеющихся коллекций, сбор свежего материала, в том числе в ранее неисследованных регионах, а также привлечение методов высокопроизводительного секвенирования, которые позволят обойти проблему подбора ПЦР-праймеров.

Суммируя сказанное выше, можно предположить, что в ближайшие месяцы и годы можно ожидать продолжения выхода работ, посвященных таксономическим ревизиям миксомицетов на различном уровне.

Работа В.И. Гмошинского выполнена в рамках научного проекта № 121032300081-7 государственного задания МГУ № 26-1-21. Работа Ю.К. Новожилова и О.Н. Щепина выполнялась в рамках государственного задания согласно плану НИР Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, тема

№ 122011900033-4. Авторы выражают благодарность Н.И. Киреевой за подготовку схемы с современной системой миксомицетов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adl S.M., Bass D., Lane C.E. et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of *Eukaryotes*. J. Eukaryot. Microbiol. 2019. V. 66. P. 4–119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Aleksandrowicz Yu.O. Structure and development of sporocarps of myxomycetes. Tipographia O. Sikorskogo, Warszawa, 1872 (In Russ.).
- Baldauf S.L., Doolittle W.F. Origin and evolution of the slime molds (*Mycetozoa*). PNAS. 1997. V. 94 (22). P. 12007–12012. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.22.12007>
- Berestetskaya L.I., Dmitriev A.P., Levitin M.M. Mycological herbarium of all-Russian institute of plant protection. Vestnik zashchity rasteniy. 2012. V. 3. P. 58–61 (In Russ.).
- Berkeley M.J. British fungi. In: J.E. Smith (Ed.), The English Flora. Vol. 2. Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown, and Green, London, 1836. P. 3–42.
- Blom M.P.K., Bragg J.G., Potter S. et al. Accounting for uncertainty in gene tree estimation: summary-coalescent species tree inference in a challenging radiation of Australian lizards. Syst. Biol. 2017. V. 66 (3). P. 352–366. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw089>
- Borg Dahl M., Brejnrod A.D. et al. Genetic barcoding of dark-spored myxomycetes (*Amoebozoa*) – identification, evaluation and application of a sequence similarity threshold for species differentiation in NGS studies. Mol. Ecol. Res. 2018. V. 18. P. 306–318. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12725>
- Bortnikov F.M., Bortnikova N.A., Gmshinskiy V.I. et al. Additions to *Trichia botrytis* complex (*Myxomycetes*): 9 new species. Botanica Pacifica. 2023. V. 12 (2). P. 1–39. <https://doi.org/10.17581/bp.2023.12s03>
- Cavalier-Smith T. Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla *Loukozoa*, *Sulcozoa*, and *Choanozoa*. Eur. J. Protistol. 2013. V. 49 (2). P. 115–178. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2012.06.001>
- Chen C., Frankhouser D., Bundschuh R. Comparison of insertional RNA editing in myxomycetes. PLOS Comput. Biol. 2012. V. 8 (2). e1002400. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002400>
- Cienkowski L. Das Plasmodium. Jahrb. Wiss. Bot. 1863. V. 3. P. 400–411.
- Clark J., Haskins E.F. Reproductive systems in the myxomycetes: a review. Mycosphere. 2010. V. 1 (4). P. 337–353.
- Cooke M.C. The *Myxomycetes* of Great Britain. Williams and Norgate, London, 1877.
- Dagamac N.H.A., Rojas C., Novozhilov Y.K. et al. Speciation in progress? A phylogeographic study among populations of *Hemitrichia serpula* (*Myxomycetes*). PLOS One. 2017.

- V. 12 (4). e0174825.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174825>
- Davis C.C., Anderson W.R. A complete generic phylogeny of *Malpighiaceae* inferred from nucleotide sequence data and morphology. *Am. J. Bot.* 2010. V. 97 (12). P. 2031–2048.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000146>
- De Bary A. Die Mycetozen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Niedersten Organismen, 2nd ed. W. Engelmann, Leipzig, 1859.
- De Bary A. The comparative morphology and biology of the Fungi, Mycetozoa and Bacteria. Oxford, Clarendon Press, 1887.
- Eliasson U. Review and remarks on current generic delimitations in the myxomycetes, with special emphasis on *Licea*, *Listerella* and *Perichaena*. *Nova Hedwigia*. 2017. V. 104. P. 343–350.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2015/0283
- Emoto Y. The *Myxomycetes* of Japan. Sangyo Tosho Publishing Co. Ltd., Tokyo, 1977.
- Erastova D.A., Okun M.V., Fiore-Donno A.M. et al. Phylogenetic position of the enigmatic myxomycete genus *Kelleromyxa* revealed by SSU rDNA sequences. *Mycol. Prog.* 2013. V. 12 (3). P. 599–608.
<https://doi.org/10.1007/s11557-013-0892-8>
- Famintzin A., Woronin M. Über zwei neue Formen von Schleimpilzen: *Ceratium hydroides* und *Ceratium poroides*. *Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg*. 1873. V. 7 (20). P. 1–16.
- Farr M.L. *Myxomycetes*. Flora Neotropica. V. 16. The New York Botanical Garden, N.Y., 1976.
- Feng Y., Klahr A., Janik P. et al. What an intron may tell: several sexual biospecies coexist in *Meriderma* spp. (*Myxomycetes*). *Protist*. 2016. V. 167 (3). P. 234–253.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2016.03.003>
- Feng Y., Schnittler M. Molecular or morphological species? Myxomycete diversity in a deciduous forest in northeastern Germany. *Nova Hedwigia*. 2017. V. 104 (1). P. 359–380.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2016/0326
- Feng Y., Schnittler M. Sex or no sex? Independent marker genes and group I introns reveal the existence of three sexual but reproductively isolated biospecies in *Trichia varia* (*Myxomycetes*). *Org. Div. Evol.* 2015. V. 15. P. 631–650.
<https://doi.org/10.1007/s13127-015-0230-x>
- Fiore-Donno A.M., Berney C.J., Pawlowski J. et al. Higher-order phylogeny of plasmodial slime molds (*Myxogastria*) based on elongation factor 1A and small subunit rRNA gene sequences. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2005. V. 52. P. 201–210.
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2005.00032.x>
- Fiore-Donno A.M., Clissmann F., Meyer M. et al. Two gene phylogeny of bright-spored myxomycetes (slime moulds, superorder *Lucisporidia*). *PLOS One*. 2013. V. 8. e62586.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062586>
- Fiore-Donno A.M., Haskins E., Pawlowski J. et al. *Semimorula liquescens* is a modified echinostelid myxomycete (*Mycetozoa*). *Mycologia*. 2009. V. 101(6). P. 773–776.
<https://doi.org/10.3852/08-075>
- Fiore-Donno A.M., Kamono A., Meyer M. et al. 18S rDNA phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (*Stemonitales*, *Myxomycetes*, *Amoebozoa*). *PLOS One*. 2012. V. 7 (4). e35359.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035359>
- Fiore-Donno A.M., Meyer M., Baldauf S.L. et al. Evolution of dark-spored *Myxomycetes* (slime molds): molecules versus morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2008. V. 46. P. 878–889.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.011>
- Fiore-Donno A.M., Nikolaev S.I., Nelson M. Deep phylogeny and evolution of slime molds (*Mycetozoa*). *Protist*. 2010. V. 161. P. 55–70.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2009.05.002>
- Fiore-Donno A.M., Novozhilov Y.K., Meyer M. et al. Genetic structure of two protist species (*Myxogastria*, *Amoebozoa*) suggests asexual reproduction in sexual amoebae. *PLOS One*. 2011. V. 6 (8). P. 1–11.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022872>
- Fiore-Donno A.M., Tice A.K., Brown M.W. A non-flagellated member of the *Myxogastria* and expansion of the *Echinosteliida*. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2018. V. 66 (4). P. 538–544.
<https://doi.org/10.1111/jeu.12694>
- Fries E.M. *Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species*. V. 3. Ex Officina Berlingiana, Lundae, 1829.
- García-Cunchillos I., Carlos Zamora J., Ryberg M. et al. Phylogeny and evolution of morphological structures in a highly diverse lineage of fruiting-body-forming amoebae, order *Trichiales* (*Myxomycetes*, *Amoebozoa*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2022. V. 177. Art. 107609.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107609>
- García-Martín J.M., Zamora J.C., Lado C. Multigene phylogeny of the order *Physarales* (*Myxomycetes*, *Amoebozoa*): shedding light on the dark-spored clade. *Persoonia*. 2023. V. 51. P. 89–124.
<https://doi.org/10.3767/persoonia.2023.51.02>
- Gmshinskiy V.I., Dunayev E.A., Kireeva N.I. Handbook of *Myxomycetes* of the Moscow region. Kulturno-prosvetitel'skiy tsentr "Arche", Moscow, 2021 (In Russ.).
- Gmshinskiy V.I., Novozhilov Yu.K., Prihodko I.S. et al. Morphology and phylogeny of *Diderma aurantiacum* (*Myxomycetes*) – a new species for Russia from the Far East // *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2023a. V. 57 (1). P. 27–42.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2023.57.1.27>
- Gmshinskiy V.I., Prihodko I.S., Bortnikov F.M. et al. New genus *Valtocarpus* (*Myxomycetes* = *Eumycetozoa*): molecular phylogeny and morphological analysis of aethalioid species in the order *Stemonitales*. *Protistology*. 2023b. V. 17 (4). P. 216–232.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2023-17-4-3>
- Gubanov E.S., Gmshinskiy V.I., Bortnikov F.M. et al. Genus *Perichaena* (*Myxomycetes*, *Trichiales*, *Arcyriaceae*): Nomenclature history and recommendations for morphospecies identification. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2022.

- V. 56 (6). P. 394–411.
<https://doi.org/10.31857/S0026364822060046>
- Haecckel E.H.* Monographie der Moneren. Jena. Z. Med. Naturwiss. 1868. V. 4. P. 64–137.
- Hoppe T.* Molecular diversity of myxomycetes near Siegen (Germany). *Mycoscience*. 2013. V. 54 (4). P. 309–313.
<https://doi.org/10.1016/j.myc.2012.11.001>
- International Code of Zoological Nomenclature. Fourth edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, 1999. <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/>. Accessed 12.12.2023.
- Ing B.* The *Myxomycetes* of Britain and Ireland. Slough. The Richmond Publishing Co. Ltd., 1999.
- Ing B., Stephenson S.L.* The history of the study of *Myxomycetes*. In: *S.L. Stephenson, C. Rojas* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2022, pp. 47–96.
- Johansen S., Johansen T., Haugli F.B.* Extrachromosomal ribosomal DNA of *Didymium iridis*: sequence analysis of the large subunit ribosomal RNA gene and sub-telomeric region. *Current Genetics*. 1992. V. 22. P. 305–312.
<https://doi.org/10.1007/BF00317926>
- Kamono A., Meyer M., Cavalier-Smith T. et al.* Exploring slime mould diversity in high-altitude forests and grasslands by environmental RNA analysis. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2013. V. 84. P. 98–109.
<https://doi.org/10.1111/1574-6941.12042>
- Kang D.W., Adams J.B., Gregory A.C. et al.* Microbiota transfer therapy alters gut ecosystem and improves gastrointestinal and autism symptoms: an open-label study. *Microbiome*. 2017. V. 5 (1). Art. 10.
<https://doi.org/10.1186/s40168-016-0225-7>
- Keller H.W., Everhart S.E., Kilgore C.M.* The myxomycetes: introduction, basic biology, life cycles, genetics, and reproduction. In: *S.L. Stephenson, C. Rojas* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2022, pp. 1–45.
- Kretzschmar M., Kuhnt A., Bonkowski M. et al.* Phylogeny of the highly divergent *Echinosteliales* (Amoebozoa). *J. Eukaryot. Microbiol.* 2016. V. 63 (4). P. 453–459
<https://doi.org/10.1111/jeu.12289>
- Krzemieniewska H.* Śluzowce Polski na tle Flory Śluzowców Europejskich. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 1960.
- Lado C.* 2005–2023. An online nomenclatural information system of *Eumycetozoa*. <http://www.nomen.eumycetozoa.com>. Accessed 15.12.2023.
- Lado C., Eliasson U.* Taxonomy and systematics: current knowledge and approaches on the taxonomic treatment of *Myxomycetes*: updated version. In: *C. Rojas, S.L. Stephenson* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography, and ecology*. Second Edition. London, Academic Press, 2022. P. 269–324.
- Lado C., Pando F.* Flora mycologica Iberica. Vol. 2: *Myxomycetes I: Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales*. Real Jardín Botánico, Madrid, 1997.
- Lado C., Trevino-Zevallos I., Garcia-Martin J.M. et al.* *Dia-chea mitchellii*: a new myxomycete species from high elevation forests in the tropical Andes of Peru. *Mycologia*. 2022. V. 114 (4), pp. 798–811.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2022.2072140>
- Lakhanpal T.N., Mukherji K.G.* Taxonomy of the Indian *Myxomycetes*. *Bibliotheca Mycol.* V. 78. Vaduz. J. Cramer, 1981.
- Leontyev D.V.* The evolution of sporophore in *Reticulariaceae*. *Ukrainian Bot. J.* 2016. V. 73 (2). P. 178–184.
<https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.02.178>
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L. et al.* Towards a phylogenetic classification of the *Myxomycetes*. *Phytotaxa*. 2019a. V. 399 (3). P. 209–238.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.399.3.5>
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L., Novozhilov Y.K.* Systematic revision of the *Tubifera casparyi*–*T. dictyoderma* complex: Resurrection of the genus *Siphoptychium* and introduction of the new genus *Thecotubifera*. *Mycologia*. 2019b. V. 111 (6). P. 1–17.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1660842>
- Leontyev D.V., Schnittler M.* The phylogeny and phylogenetically based classification of myxomycetes In: *S.L. Stephenson, C. Rojas* (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2022, pp. 97–124.
- Leontyev D., Schnittler M.* What are *Lycogala confusum* and *L. exiguum*? Revising authentic collections of myxomycetes in the light of a molecular-aided species concept. *Nova Hedwigia*. 2023. V. 116 (3–4). P. 403–416.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2023/0820
- Leontyev D., Schnittler M., Ishchenko Yu. et al.* Another species complex in myxomycetes: diversity of peridial structures in *Lycogala epidendrum*. *Nova Hedwigia*. 2022a. V. 114. P. 413–434.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2022/0690
- Leontyev D., Buttgerit M., Kochergina A. et al.* Two independent genetic markers support separation of the myxomycete *Lycogala epidendrum* into numerous biological species. *Mycologia*. 2022b. V. 115. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2022.2133526>
- Leontyev D., Ishchenko Yu., Schnittler M.* Fifteen new species from the myxomycete genus *Lycogala*. *Mycologia*. 2023. V. 115 (4). P. 524–560.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2023.2199109>
- Li Y.* *Liceales* in China. Science Press, Beijing, 2005.
- Li Y., Li H.Z., Wang Q. et al.* Flora Fungorum Sinicorum: myxomycetes I. *Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales* and *Trichiales*. Science Press, Beijing, 2008a.
- Li Y., Li H.Z., Wang Q. et al.* Flora Fungorum Sinicorum: myxomycetes II. *Physarales* and *Stemonitales*. Science Press, Beijing, 2008b.
- Link J.H.* Handbuch für Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse. 3. Ordo Fungi, Subordo 6. *Myxomycetes*. Der Haude und Spenerschen buchhandlung, Berlin, 1833.

- Lister A. A monograph of the *Mycetozoa* being a descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum. British Museum (Natural History), L., 1894.
- Lister A. A monograph of the *Mycetozoa* being a descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum. Ed. 2. Revised by G. Lister. British Museum (Natural History), L., 1911.
- Lister A. A monograph of the *Mycetozoa* being a descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum. Ed. 3. Revised by G. Lister. British Museum (Natural History), L., 1925.
- Liu Q.S., Yan S.Z., Chen S.L. Further resolving the phylogeny of *Myxogastria* (slime molds) based on COI and SSU rRNA genes. *Genetika*. 2015. V. 51 (1). P. 46–53. <https://doi.org/10.7868/S0016675814110071>
- Lloyd S.J., Leontyev D.V., Moreno G. et al. *Tasmaniomys umbilicata*, a new genus and new species of myxomycetes from Tasmania. *Mycologia*. 2023. <https://doi.org/10.1080/00275514.2023.2274252>
- Macbride T.H. North American slime-moulds. The Macmillan Company, N.Y., L., 1899.
- Macbride T.H. The North American slime-moulds (ed. 2). The Macmillan Company, N.Y., 1922.
- Macbride T.H., Martin G.W. The *Myxomycetes*. The Macmillan Company, N.Y., 1934.
- Madelin M.F. Myxomycete data of ecological significance. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 1984. V. 83 (1). P. 1–19.
- Malé V., Nisoli I., Kostrzewski T. et al. The transcription factor E4bp4/Nfil3 controls commitment to the NK lineage and directly regulates Eomes and Id2 expression. *J. Exp. Med.* 2014. V. 211 (4). P. 635–642. <https://doi.org/10.1084/jem.20132398>
- Margulis L. Whittaker's five kingdoms of organisms: minor revisions suggested by considerations of the origin of mitosis. *Evolution*. 1971. V. 25 (1). P. 242–245. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1971.tb01876.x>
- Martin G.W. Fungi: *Myxomycetes*, *Ceratiomyxales*, *Liceales*, *Trichiales*, *Stemonitales*, *Physarales*. North American Flora. V. 1 (1). New York Botanical Garden, N.Y., 1949.
- Martin G.W. The systematic position of the *Myxomycetes*. *Mycologia*. 1960. V. 52 (1). P. 119–129. <https://doi.org/10.1080/00275514.1960.12024883>
- Martin G.W., Alexopoulos C.J., Farr M.L. The genera of *Myxomycetes*. University of Iowa Press, Iowa, 1983.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. The *Myxomycetes*. Iowa Univ. Press, Iowa, 1969.
- Martin M.P., Lado C., Johansen S. Primers are designed for amplification and direct sequencing of ITS region of rDNA from myxomycetes. *Mycologia*. 2003. V. 95 (3). P. 474–479. <https://doi.org/10.1080/15572536.2004.11833092>
- Massee G. A monograph of the *Myxogastres*. Methuen and Company, L., 1892. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.33188>
- Moreno G., Sánchez A., Castillo A. *Paradiacheopsis rigida* (*Myxomycetes*) a misinterpreted species. *Bol. Soc. Micol. Madrid*. 2023a. V. 47. P. 3–8.
- Moreno G., Seraoui E.H., Meyer M. et al. A new species of *Macbrideola* on galls of *Rosaceae*. *Phytotaxa*. 2023b. V. 613 (2). P. 180–186. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.613.2.7>
- Nannenga-Bremekamp N.E. De Nederlandse Myxomyceten. Zutphen. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, 1974.
- Nannenga-Bremekamp N.E. A guide to temperate *Myxomycetes*. Bristol. Biopress Ltd, 1991.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. Die *Myxomyceten* Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Bd 1: *Ceratiomyxales*, *Echinosteliales*, *Liceales*, *Trichiales*. Karlheinz Baumann, Gomaringen, 1993.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. Die *Myxomyceten* Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Bd 2: *Physarales*. Karlheinz Baumann, Gomaringen, 1995.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. Die *Myxomyceten* Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Bd 3: *Stemonitales*. Karlheinz Baumann, Gomaringen, 2000.
- Novozhilov Yu.K. Definitorium Fungorum Rossiae. Slime molds. Issue. 1. Class *Myxomycetes*. Nauka, SPb., 1993 (In Russ.).
- Novozhilov Y.K. *Myxomycetes* (class *Myxomycetes*) of Russia: taxonomical composition, ecology, and geography. Dr. Biol Thesis. St. Petersburg, 2005 (In Russ.).
- Novozhilov Yu.K., Gudkov A.V. *Mycetozoa*. In: S.A. Karpov. Protists. Nauka, St. Petersburg, 2000. P. 417–450 (In Russ.).
- Novozhilov Y.K., Schnittler M., Erastova D.A. et al. Diversity of nivicolous myxomycetes of the Teberda State Biosphere Reserve (Northwestern Caucasus, Russia). *Fungal Diversity*. 2013a. V. 59 (1). P. 109–130. <https://doi.org/10.1007/s13225-012-0199-0>
- Novozhilov Yu.K., Mitchell D.W., Okun M.V., Schepin O.N. New species of *Diderma* from Vietnam. *Mycosphere*. 2013b. V. 4 (3). P. 363–454. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/3/2>
- Novozhilov Yu.K., Okun M.V., Erastova D.A. et al. Description, culture and phylogenetic position of a new xerotolerant species of *Physarum*. *Mycologia*. 2013c. V. 105 (3). P. 1535–1546. <https://doi.org/10.3852/12-284>
- Novozhilov Y.K., van Hooff J., Jagers M. *Trichioides iridescens*, a new genus and new species (*incertae sedis* in *Myxomycetes*). *Micol. Progress*. 2015. V. 14. Art. 1018. <https://doi.org/10.1007/s11557-014-1018-7>
- Novozhilov Y.K., Rollins A.W., Shchepin O.N., Schnittler M. Ecology and distribution of *Myxomycetes* In: S.L. Stephenson, C. Rojas (eds). *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*. Academic Press, London, 2022a, pp. 325–376.

- Novozhilov Y.K., Prikhodko I.S., Fedorova N.A. et al. *Lamproderma vietnamense*: a new species of myxomycetes with reticulate spores from Phia Oắc – Phia Đén National Park (northern Vietnam) supported by molecular phylogeny and morphological analysis. *Mycoscience*. 2022b. V. 63 (4). P. 149–155.
<https://doi.org/10.47371/mycosci.2022.05.003>
- Novozhilov Y.K., Schnittler M., Shchepin O.N. et al. Late-summer myxomycete diversity of the National Park “Vulkany Kamchatki”. *Nova Hedwigia*. 2024. V. 1–2. P. 157–182.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2023/0870
- Novozhilov Y.K., Prikhodko I.S., Bortnikov I.S. et al. *Diachea racemosa* (Myxomycetes = Myxogastrea): a new species with cespitose sporocarps from southern Vietnam and its position within the phylogenetic clade *Diachea* sensu lato (Physarales). *Protistology*. 2023. V. 17 (4). P. 189–204.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2023-17-2-2>
- Olive L.S. The Mycetozoa: A revised classification. *Bot. Rev.* 1970. V. 36 (1). P. 59–87.
<https://doi.org/10.1007/BF02859155>
- Olive L.S. The Mycetozoans. *Academic Press*, N.Y. etc., 1975.
- Panckow T. Herbarium Portatile. Kiechener. Berlin, 1654.
- Pawlowski J., Audic S., Adl S. et al. CBOL Protist Working Group: Barcoding eukaryotic richness beyond the Animal, Plant, and Fungal Kingdoms. *PLoS Biol.* 2012. V. 10 (11). e1001419.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001419>
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycètes. T. 1. Guide de détermination. Sévriér. Mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, 2011a.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycètes. T. 2. Plantes. Sévriér. Mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, 2011b.
- Prikhodko I.S., Shchepin O.N., Bortnikova N.A. et al. A three-gene phylogeny supports taxonomic rearrangements in the family *Didymiaceae* (Myxomycetes). *Micol. Progress*. 2023a. V. 22. 11.
<https://doi.org/10.1007/s11557-022-01858-1>
- Prikhodko I.S., Shchepin O.N., Novozhilov Yu.K. et al. Reassessing the phylogenetic position of the genus *Kelleromyxa* (Myxomycetes = Myxogastrea) using genome skimming data. *Protistology*. 2023b. V. 17 (2). P. 73–84.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2023-17-2-2>
- Ronikier A., Halamski A.T. Is Myxomycetes (Amoebozoa) a truly ambiregnal group? A major issue in Protist Nomenclature. *Protist*. 2018. V. 169 (4). P. 484–493.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2018.05.002>
- Ronikier A., Janik P., de Haan M. et al. Importance of type specimen study for understanding genus boundaries – taxonomic clarifications in *Lepidoderma* based on integrative taxonomy approach leading to resurrection of the old genus *Polyschismium*. *Mycologia*. 2022. V. 114 (6). P. 1008–1031.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2022.2109914>
- Rostafinski J.T. Śluzowce (Mycetozoa). Monografia. Paris. Pamiętnik Towarzystwa Nauk Ścisłych w Paryżu, 1875.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.63836>
- Schnittler M., Novozhilov Y.K., Romeralo M. et al. Fruit body-forming protists: Myxomycetes and myxomycete-like organisms (*Acrasia*, *Eumycetozoa*). In: W. Frey (ed.). Engler’s Syllabus of plant families, 13th edition. Bornträger, Stuttgart, 2012.
- Schnittler M., Shchepin O.N., Dagamac N.H.A. et al. Barcoding myxomycetes with molecular markers: challenges and opportunities. *Nova Hedwigia*. 2017. V. 104 (1–3). P. 323–341.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2017/0397
- Schrader H.A. Nova genera plantarum. Pars prima cum tabulis aeneis coloratis. Lipsiae Apud S.L. Crvsivm, Leipzig, 1797.
- Shchepin O., Novozhilov Y., Woyzichowski J et al. Genetic structure of the protist *Physarum albescens* (Amoebozoa) revealed by multiple markers and genotyping by sequencing. *Mol. Ecol.* 2022. V. 31 (1). P. 372–390.
<https://doi.org/10.1111/mec.16239>
- Shchepin O.N., Dagamac N.H. et al. DNA barcoding as a tool for identification of plasmodia and sclerotia of myxomycetes (*Myxogastria*) appearing in moist chamber cultures. *Mycosphere*. 2017. V. 8. P. 1904–1913.
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/8/10/13>
- Shchepin O.N., Novozhilov Y.K., Schnittler M. Disentangling the taxonomic structure of the *Lepidoderma chailletii-caristianum* species complex (*Myxogastria*, *Amoebozoa*): genetic and morphological aspects. *Protistology*. 2016. V. 10 (4). P. 117–129.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2016-10-4-1>
- Steitz T.A. A structural understanding of the dynamic ribosome machine. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2008. V. 9. 242253.
<https://doi.org/10.1038/nrm2352>
- Stephenson S. L., Schnittler M. Myxomycetes. In: J.M. Archibald, A.G.B. Simpson, C.H. Slamovits (eds). Handbook of the Protists. Cham. Springer. 2017, pp. 1405–1431.
- Thind K.S. The Myxomycetes of India. Indian Council of Agricultural Research, New Delhi, 1977.
- Torres-Machorro A.L., Hernández R., Cevallos A.M. et al. Ribosomal RNA genes in eukaryotic microorganisms: witnesses of phylogeny? *FEMS Microbiol. Rev.* 2010. V. 34 (1). P. 59–86.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2009.00196.x>
- Traphagen S.J., Dimarco M.J., Silliker M.E. RNA editing of 10 *Didymium iridis* mitochondrial genes and comparison with the homologous genes in *Physarum polycephalum*. *RNA*. 2010. V. 16. P. 828–838.
<https://doi.org/10.1261/2Frna.1989310>
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R. et al. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China. Koeltz Botanical Books, Glashütten, 2018.
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Walker L.M., Stephenson S.L. The species problem in Myxomycetes revisited. *Protist*. 2016. V. 167 (4). P. 319–338.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2016.05.003>

- Wallroth F.W. Flora cryptogramica Germaniae. Sumptibus I.L. Schrag, Norimbergae, 1833.
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T. et al. Outline of *Fungi* and fungus-like taxa Mycosphere. 2020. V.11 (1). P. 1060–1456.
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8>
- Wikmark O.G., Haugen P., Haugli K. et al. Obligatory group I introns with unusual features at positions 1949 and 2449 in nuclear LSU rDNA of *Didymiaceae* myxomycetes. Mol. Phylogenet. Evol. 2007a. V. 43 (2). P. 596–604.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.11.004>.
- Wikmark O.G., Haugen P., Lundblad E.W. et al. The molecular evolution and structural organization of group I introns at position 1389 in nuclear small subunit rDNA of myxomycetes. J. Eukaryot. Microbiol. 2007b. V. 54 (1). P. 49–56.
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2006.00145.x>
- Winsett K.E., Stephenson S.L. Using ITS sequences to assess intraspecific genetic relationships among geographically separated collections of the myxomycete *Didymium squamulosum*. Revista Mexicana de Micología. 2008. V. 27. P. 59–65.
- Yachevskiy A.A. Mycological flora of European and Asian Russia. The Slime molds. Vol. 2. Richter, Moscow, 1907 (In Russ.).
- Yamamoto Y. Biota of Japanese *Myxomycetes*. Committee for the publication of Biota of Japanese *Myxomycetes*, Ibaraki, 2021.
- Yamamoto Y. The *Myxomycete* biota of Japan. Toyo Shorin Publishing Co. Ltd, Tokyo, 1998.
- Zamora J.C., García-Martín J.M., Lado C. (2955) Proposal to conserve the name *Didymium* against *Mucilago* and *Sputaria* (*Physarales*, *Myxomycetes*). Taxon. 2023. V. 72 (3). P. 663–664.
<https://doi.org/10.1002/tax.12964>
- Александрович Ю.О. (Aleksandrowicz) Строение и развитие споровместилищ миксомицетов. Варшава, 1872. 98 с.
- Берестецкая Л.И., Дмитриев А.П., Левитин М.М. (Beresetskaya et al.) Микологический гербарий Всероссийского института защиты растений // Вестник защиты растений. 2012. № 3. С. 58–61.
- Гмошинский В.И., Дунаев Е.А., Куреева Н.И. (Gmoshinskiy et al.) Определитель миксомицетов Московского региона. М., 2021. 384 с.
- Новожилов Ю.К. (Novozhilov) Миксомицеты (класс Мухомycetes) России: Таксономический состав, экология и география. Дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 370 с.
- Новожилов Ю.К. (Novozhilov) Определитель грибов России. Отдел Слизевика. Вып. 1. Класс Миксомицеты. СПб., 1993. 288 с.
- Новожилов Ю.К., Гудков А.В. (Novozhilov, Gudkov) Мусcетозоа / В кн. Протисты. Под ред. С. А. Карпова. СПб., 2000. С. 417–450.
- Ячевский А.А. (Yachevskiy) Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевика. М., 1907.

Systematics and Phylogeny of *Myxomycetes*: Yesterday, Today, Tomorrow

E. L. Moroz^{a, #}, V. I. Gmoshinskiy^{b, ##}, O. N. Shchepin^{c, d, ###}, and Yu. K. Novozhilov^{c, ####}

^a V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, 220072 Minsk, Republic of Belarus

^b Lomonosov Moscow State University, 119234 Moscow, Russia

^c Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 St. Petersburg, Russia

^d Institute of Botany and Landscape Ecology, Greifswald University, 17487 Greifswald, Germany

[#]e-mail: moroze.l@tut.by

^{##}e-mail: rubisco@list.ru

^{###}e-mail: oshchepin@binran.ru

^{####}e-mail: yurynovozh1lov@yandex.ru

Myxomycetes are amoeboid fungus-like organisms (*Amoebozoa*) with a unique life cycle characterized by a great morphological diversity of fruiting bodies. Due to the similarity of these structures to the fruiting bodies of some representatives of Ascomycota and Basidiomycota, myxomycetes have been classified as fungi since the first known scientific description in 1654. Only in the XIX century, when their life cycle was studied, the difference of this group from fungi became clear. During the same period, microscopic structures of fruiting bodies, as well as ornamentation of the spore surface, began to be considered as diagnostic features. Due to this, in the period from the end of XIX to the middle of XX century, a rather stable system was formed. However, as further studies have shown, both macro- and micromorphological characters are often quite variable, depend on environmental conditions, and often result from a convergent evolution, which causes difficulties in defining species and taxonomic units of higher ranks. Since the first decade of the 21st century, thanks to the development of molecular genetic methods and accumulation of data on nucleotide sequences of marker genes together with the improvement of microscopic studies, it has been possible to obtain data on the evolutionary relationships of different groups of myxomycetes. A milestone in this process was the publication of the first phylogenetic system of myxomycetes in 2019. This work was the starting point for a number of studies on the relationships of different groups of myxomycetes at a lower taxonomic level. Thus, there has been a surge in the number of studies that bring us closer to constructing a natural system. The latest iteration of the myxomycete system, incorporating all modifications and enhancements as of June 2024, is presented.

Keywords: *Amoebozoa*, history of mycology, marker genes, morphology, taxonomy.