

**Новая для науки форма грибов *Mutinus ravenelii* (семейство *Phallaceae*),
найденная на востоке Московской области**

Е.Ю. Касап*, Д.В. Гришин

Научно-исследовательский институт биомедицинской химии имени В.Н. Ореховича, Москва, Россия,

*Эл. почта: E.Kasap321@rambler.ru

Статья поступила в редакцию 16.07.2026; принята к печати 17.09.2026

На востоке Московской области были зарегистрированы микологические находки грибов семейства Веселковые (*Phallaceae*), демонстрирующие признаки новой формы редкого для Северной Евразии вида *Mutinus ravenelii* (Berk. & M. A. Curtis) E. Fisch., 1888 (мутинус Равенеля). Данная форма была описана на основании совокупности экологических, морфологических и молекулярно-генетических данных. В качестве названия было предложено *Mutinus ravenelii* f. *aquilonis*. Филогенетическое исследование основывалось на анализе нуклеотидных внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) и гена большой субъединицы рибосомальной РНК (LSU rRNA). Новая форма образует монофилетическую кладу на эволюционном древе. Морфологически *M. ravenelii* f. *aquilonis* отличается от известных видов и форм сочетанием нежно сиреневых и светло-розовых оттенков ложноножки, алой булавообразной фертильной частью, занимающей 3/8 всей длины ложноножки, и относительно мелкими базидиоспорами эллиптической формы. Рассмотрены особенности экологических и климатических факторов среды обитания, а также приведено морфогенетическое описание, сопровождаемое иллюстрациями и дендрограммой, определяющей положение нового представителя по отношению к морфологически сходным и таксономически родственным видам.

Ключевые слова: *Mutinus*, таксономия, морфология, эволюция, среда обитания.

A novel form of *Mutinus ravenelii* stinkhorn (*Phallaceae*) found in the east of the Moscow region

E.Yu. Kasap*, D.V. Grishin

V.N. Orekhovich Research Institute of Biomedical Chemistry, Moscow, Russia,

*Email: E.Kasap321@rambler.ru

Phallaceae fungi found in the east of the Moscow region have signs of a novel form of the species *Mutinus ravenelii* (Berk. & M. A. Curtis) E. Fisch., 1888, which is rare in Northern Eurasia. This form has been distinguished based on a combination of ecological, morphological and molecular genetic data. The name *Mutinus ravenelii* f. *aquilonis* has been suggested for the novel form. Its phylogenetic identification is based on the analysis of the internal transcribed spacer (ITS) and large subunit ribosomal RNA gene (LSU) sequences. The novel form comprises a monophyletic clade on the phylogenetic tree. Morphologically, *M. ravenelii* f. *aquilonis* differs from known species and forms by a combination of soft lilac and light pink shades of the pseudostipe, a scarlet club-shaped fertile part occupying 3/8 of the entire length of the pseudostipe, and relatively small elliptical basidiospores. The finding is discussed with regard to the ecological and climatic features of its habitat. The discussion is supplemented with morphogenetic description, images, and dendrograms supporting the position of the novel form relative to morphologically and taxonomically related species.

Keywords: *Mutinus*, taxonomy, morphology, evolution, habitat

ВВЕДЕНИЕ

В ходе систематических исследований микробных сообществ, сопутствующих различным типам микориз в низинных торфяниках на востоке Московской области, были замечены ранее не описанные там плодовые тела грибов семейства *Phallaceae* (Веселковые) (рис. 1).



Рис. 1. Фото найденных грибов.

Находка оказалась настолько неожиданной, что единичные собранные экземпляры были использованы для их морфологической и генетической идентификации, позволившей предположить существование нового для науки таксона и расширившей представления о биоразнообразии семейства.

Phallaceae относится к классу *Agaricomycetes* в составе отдела *Basidiomycota* [12, 16]. Являясь по типу питания почвенными сапробионтами, некоторые из его представителей способны вступать в факультативный симбиоз, формируя микоризу с определенными листовыми деревьями и кустарниками [3]. Особый способ распространения спор данными грибами обеспечивается производством аттрактантов для двукрылых или перепончатокрылых насекомых. К таким химическим соединениям относятся сероводород, метантиол, терпеноид линалоол, β -оцимен, фенилуксусный альдегид и некоторые тиоэфир [5, 20].

Представители семейства играют своеобразную роль в круговороте углерода в биосфере вследствие их уникального набора секретируемых ферментов, в том числе хитиназы, карбоксиметилцеллюлазы, α -глюкозидазы, протеаз, кислой фосфатазы, полифенолоксидазы, лакказы и гваякол-(2-метоксифенол)-оксидазы [34].

Грибы из семейства *Phallaceae* часто обнаруживаются вблизи нор некоторых хищных млекопитающих. Серия наблюдений позволила выдвинуть гипотезу о высокой экологической и санитарной важности таких грибов, состоящей в предотвращении эпидемий в популяциях животных, предпочитающих проживать в глубоких разветвленных норах. Данные грибы, произрастая у входа в норы, привлекают мух-падальниц рода *Lucilia*, откладывающих яйца преимущественно в пищевых остатках и телах погибших в норах животных, что позволяет ускорить их деструкцию, снижая риск распространения инфекций в колониях норных животных [27].

Одним из наиболее неординарных представителей семейства *Phallaceae* является род *Mutinus* Fr. Впервые он был описан шведским микологом Э.М. Фрисом в 1849 году на примере типового вида Мутинус собачий (*Mutinus caninus* (Huds.) Fr.).

Представители рода *Mutinus* – сапротрофы, встречающиеся небольшими группами в лесах, парках, на рудеральных участках. Плодовые тела формируются в лесной подстилке, на сильно разрушенной древесине, в богатых органическим веществом почвах. Молодые плодовые тела мутинуса (незрелые базидиомы) замкнутые (ангиокарпные), изначально имеющие яйцевидную форму, обычно не крупнее грецкого ореха. Зрелые плодовые тела состоят из ложной ножки, в нижней части которой обычно находятся остатки перидия, называемые вольвой. Их форма может быть цилиндрической, булавовидной или конической. У многих видов *Mutinus* нет четкой границы между «шляпкой» и «ножкой» [32]. Верхушка плодового тела, именуемая рецептакулом, часто бывает полый, ярко окрашенной с выраженной губчатой структурой [36].

В отличие от других грибов, для семейства *Phallaceae* в целом и рода *Mutinus* в частности, характерен уникальный способ распространения спор. На верхушке рецептакула образуется богатая спорами слизистая субстанция, известная как глеба. Она издает сильный, часто неприятный запах, привлекающий определенных виды насекомых, которые, в свою очередь, способствуют распространению спор [10]. Согласно базам данных в области микологической номенклатуры IndexFungorum (<http://www.indexfungorum.org/>) и MycoBank (<http://www.mycobank.org/>), род *Mutinus*, в настоящее время, включает всего около 40 видов. При этом чрезвычайно мало исследований, основывающихся на молекулярной филогении, поскольку для большинства видов этого рода отсутствуют молекулярно-генетические данные [36].

По данным международной онлайн-платформы iNaturalist, род *Mutinus* широко распространен в Центральной и Южной Америке, Океании, Юго-Восточной Азии и некоторых субтропических регионах Европы. За последние полвека некоторые виды *Mutinus* начали активно заселять районы с умеренным и даже субарктическим климатом, что можно рассматривать как косвенное отражение процесса глобального изменения климата.

Представители рассматриваемого рода грибов в России исследованы чрезвычайно мало. Это во многом обусловлено тем, что для региона со столь суровым климатом они считаются довольно экзотическими организмами. В отечественном научно-информационном пространстве сообщается о спорадических случаях присутствия двух видов *Mutinus*, а именно *M. caninus* и *M. ravenelii* [1]. Однако такая классификация основана в первую очередь, на морфологических и экологических характеристиках при полном отсутствии соответствующих молекулярно-генетических данных для России. Между тем, эти два вида часто имеют сходные характеристики, что не позволяет полагаться исключительно на визуальные описания как на единственный метод идентификации. Таким образом, истинное видовое разнообразие рода *Mutinus* в России требует молекулярно-генетической верификации. Более того, поскольку такие макромицеты считаются инвазивными видами с непредсказуемой стратегией поведения, рекомендуется включать их в список организмов, для которых требуется систематический мониторинг [1]. Все это подчеркивает актуальность исследований, направленных на изучение таких адвентивных видов грибов.

Целью настоящего исследования была верификация видовой принадлежности собранных плодовых тел, редких для Московского региона грибов, относящихся к роду *Mutinus*. При их изучении были выявлены морфологические и генетические отличия от известных таксонов, что позволило описать новую для науки форму. Описание нового представителя, равно как и его сопоставление с ранее зарегистрированными морфологически сходными или филогенетически родственными видами, призвано расширить наше

понимание разнообразия семейства *Phallaceae* и предоставить данные для будущих систематических и экологических исследований рода *Mutinus*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Морфологическое исследование

В ходе полевых исследований обнаружено два местообитания представителей рода *Mutinus*. В каждом местообитании, расположенном примерно в 200 метрах друг от друга, находилось по 2 зрелых плодовых тела в состоянии, пригодном для дальнейшей работы. Сбор и описание местообитания проводились согласно методическим рекомендациям [23]. Затем образцы помещались в контейнеры для биоматериалов с использованием 96% этанола в качестве фиксатора. Биоматериалы хранили при температуре +4°C. Макроморфологические характеристики были описаны на основе свежих базидиом, цветковые коды определялись с использованием цветовой шкалы [17]. Микроструктуры образцов исследовали при увеличении от $\times 400$ до $\times 1000$ с помощью цифрового микроскопа D320L Plus 3.1 (Levenhuk LLC, США). Для приготовления микроскопического препарата, выполняли срез ткани, сохраненной ранее в этаноле. Манипуляции проводили при помощи острого стерильного лезвия, после чего фрагмент плектенхимы помещали под покровное стекло и высушивали [13, 14]. Для изучения амилоидных и декстриноидных реакций в структурах базидиоспор ткани предварительно обрабатывали 5%-ным водным раствором, содержащим элементарный йод и йодид калия. Размеры базидиоспор определяли на основании измерений не менее 50 спор. Размеры были приведены в формате: (a) b–c (d), где «b–c» представляли 90% измеренных значений, в то время как «a» и «d» относились к экстремальным значениям. Дополнительно был рассчитан параметр Q (отношение длины споры к ее ширине), где Qm относится к среднему значению Q для всех базидиоспор [4, 7, 8].

Генетический анализ (экстракция ДНК, ПЦР и секвенирование генов-мишеней)

Тотальную геномную ДНК выделяли из образцов, выдержанных в этаноле, с использованием коммерческого набора DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen) в соответствии с инструкциями производителя. Пары праймеров LSU-F/LSU-R и ITS-1-2-F/ITS-1-2-R были использованы для амплификации нуклеотидных последовательностей, кодирующих большую субъединицу рибосомальной РНК (LSU) и область, охватывающую полный внутренний транскрибируемый спейсер (ITS1, 5.8S, ITS2) (ITS), которые специфичны для *Mutinus* [21, 36]. В процессе дизайна олигонуклеотидов использовались данные из статей [9, 33, 35, 36].

Итоговые последовательности фланкирующих праймеров выглядели следующим образом:

LSU-F: 5'-atgcgtctctgaagagtcgagttgtt-3';

LSU-R: 5'-attaagccagcatcctaagcgcgttac-3';

ITS-1-2-F: 5'-gtagtggaacctgcggaaggatcatt-3';

ITS-1-2-R: 5'-ggtagtctgcctgatttgaggtcaaga-3';

Фрагменты ДНК амплифицировали в реакционном объеме 25 мкл, содержащем 5 мкл 5X ScreenMix-NS (Евроген, Россия), 17 мкл ddH₂O, по 1 мкл прямого и обратного праймеров (10 мкМ) и 1 мкл геномной ДНК. ПЦР проводили в амплификаторе «Термик» («ДНК-технология», Россия) при следующих условиях: 95°C – 5 мин; (94°C – 30 с, 57–62°C – 30 с, 69°C – var.) $\times 35$; 72°C – 5 мин; 4°C – хранение. Фрагменты ДНК, полученные после амплификации, разделяли при помощи стандартного электрофореза в 1,5%-ном агарозном геле с бромистым этидием. В качестве рабочего использовали ТРИС-ацетатный буфер (ТАЕ). Результаты электрофореза считывали в ультрафиолетовом свете. Ампликоны были извлечены из геля с помощью набора Cleanup Standard (Евроген, Россия). Секвенирование ДНК с использованием меченых терминаторов и разделение продуктов секвенирования проводили на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3730xl (Applied Biosystems, США) в компании Евроген (Москва, Россия).

Выравнивание последовательностей и филогенетический анализ

Визуализацию хроматограмм, полученных в процессе секвенирования ДНК проводили с использованием программы Chromas 2.6.6 (Technelysium Pty Ltd, Австралия). Независимое множественное и попарное выравнивание нуклеотидных последовательностей для LSU и ITS было выполнено с использованием эвристического алгоритма ClustalW [6, 19, 31]. Алгоритм требовал предварительной настройки нескольких важных параметров, включая: GEP (Gap Elongation Penalty) и GOP (Gap Opening Penalty), отсрочку различающихся последовательностей (delay divergent sequences), обеспечивающую приоритетное выравнивание более сходных участков ДНК, а также вес транзиций (transition weight) (A $\leftrightarrow$ G или C $\leftrightarrow$ T). В настоящем исследовании были применены стандартные параметры: для нуклеиновых кислот GEP и GOP составляли 6,66 и 15, соответственно, с отсрочкой для различающихся последовательностей, установленной на уровне 30%, в то время как вес транзиций по умолчанию был установлен как среднее значение 0,5 [19]. Полученные последовательности различных образцов *Mutinus* использовались для реконструкции филогении.

Для реконструкции филогенетических отношений использовали массив доступных данных по LSU и ITS, включая 30 представителей рода *Mutinus* и 2 представителя родственных видов (см. табл. 1).

Табл. 1.

Названия, номера изолятов и образцов, страны происхождения и номера доступных в GenBank последовательностей таксонов, использованных в филогенетическом анализе.

Таксон	Номер изолята или типового образца	Регион обнаружения	Уникальный идентификатор		Источник данных
			LSU	ITS	
<i>Mutinus albotruncatus</i> B.D.B. Silva & Baseia	UFRN2025	Бразилия	-	KT202281.1	[26]
<i>Mutinus albotruncatus</i>	UFRN-Fungos 2025	Бразилия	-	MF447826.1	[26]
<i>Mutinus bambusinus</i> (Zoll.) E. Fisch.	KH-TBG11-449	Бразилия	-	MF447820.1	GenBank
<i>Mutinus caninus</i> (Huds.) Fr.	K(M) 179606	Великобритания	MK598825.1	-	GenBank
<i>Mutinus caninus</i>	K(M) 161779	Великобритания	MK598828.1	-	GenBank
<i>Mutinus caninus</i>	KM81429	Великобритания	-	GQ981513.1	GenBank
<i>Mutinus caninus</i>	TENN 58051	Germany	MK598827.1	-	GenBank
<i>Mutinus caninus</i>	RE21118	Бразилия	-	MF447827.1	GenBank
<i>Mutinus elegans</i> (Mont.) E.Fisch.	UFRN-Fungos 2858	Бразилия	-	MF447832.1	GenBank
<i>Mutinus elegans</i>	KUO 06121101 IL	США	MK602335.1	-	GenBank
<i>Mutinus elegans</i>	MCA 4722 LA	США	MK602336.1	-	GenBank
<i>Mutinus elegans</i>	KUO 05170701 IL	США	MK602337.1	-	GenBank
<i>Mutinus elegans</i>	KUO 05030603 IL	США	MK602338.1	-	GenBank
<i>Mutinus fleischeri</i> Penz.	INPA240012	Бразилия	-	MF447828.1	GenBank
<i>Mutinus fleischeri</i>	HKAS122334	Китай	OL597962.1	-	GenBank
<i>Mutinus fleischeri</i>	HKAS18565	Китай	OL597964.1	-	GenBank
<i>Mutinus ravenelii</i> (Berk. & M. A. Curtis) E. Fisch.	-	-	-	SH0900530.09FU UDB019437	Myco-Bank
<i>Mutinus ravenelii</i>	MV-1262	Швеция	PQ652221.1	PQ652221.1	GenBank
<i>Mutinus ravenelii</i> f. <i>aquilonis</i>**	IBMC2024-L1	Россия	PV116332	PV055454	GenBank
<i>Mutinus ravenelii</i> f. <i>aquilonis</i>	IBMC2024-L2	Россия	PV056480	PV116424	GenBank
<i>Mutinus</i> sp. MA-2013	JD781	Сан-Томе и Принсипи	-	KC128650.1	GenBank
<i>Mutinus</i> sp. MA-2013	JD782	Сан-Томе и Принсипи	-	KC128651.1	GenBank
<i>Mutinus</i> sp.	KH-JPN11-372 (TNS)	Бразилия	KF783248.1	-	GenBank
<i>Mutinus</i> sp.	UFRN-Fungos 1371	Бразилия	-	MF447829.1	GenBank
<i>Mutinus</i> sp. 'IN03'	S.D. Russell ONT iNaturalist 119428853	США	-	OP749349.1	GenBank
<i>Mutinus</i> sp.	INPA240013	Бразилия	-	MF447830.1	GenBank
<i>Mutinus</i> sp. PW-2022a (<i>M. taishanensis</i>)	EFHAAU2895	Китай	OP584495.1	-	[36]
<i>Mutinus</i> sp. PW-2022a (<i>M. taishanensis</i>)	EFHAAU2894	Китай	OP584494.1	-	[36]
<i>Mutinus verrucosus</i> T.S. Cabral, B.D.B. Silva, K. Hosaka, M.P. Martín & Baseia	UFRN-Fungos 2803	Бразилия	MF447808.1	MF447810.1	GenBank
<i>Mutinus verrucosus</i>	UFRN-Fungos 2026	Бразилия	MF447809.1	NR_160483.1	GenBank
<i>Clathrus columnatus</i> Bosc.	MO-923	Япония	-	PX070132.1	GenBank
<i>Clathrus columnatus</i>	LTP 39 (ICN)	Бразилия	KF783238.1	-	GenBank

- последовательности, полученные в данном исследовании, выделены жирным шрифтом, символом (**) обозначен типовой образец.

Применяли метод максимального правдоподобия (ML) в MEGA v.6.0 [18, 22, 28, 30] и байесовский вывод (BI) в MrBayes v.3.1.2 [25]. Модель GTR + I + G была использована как для анализа ITS, так и для анализа LSU. Представители рода *Clathrus* семейства Весёлковых были выбраны в качестве внешней группы. Значения бутстрэп поддержки ветвей (BS) $\geq 50\%$ и/или апостериорной вероятности (PP) $\geq 0,95$ считались надежными. Частоты встречаемости каждого из четырех нуклеотидов, отношение транзиций к трансверсиям для пуринов и пиримидинов, а также параметр Lnl были рассчитаны, как описано у Касап и соавт. [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Филогенетический анализ

Анализ проводили путем сравнения нуклеотидных последовательностей LSU и ITS, полученных в настоящем исследовании, с ранее опубликованными в GenBank и MycoBank (табл. 1).

В анализ были включены 18 нуклеотидных последовательностей фрагмента гена рРНК (LSU) и 19 межгенного спейсера ITS. Концевые GAP с неоднозначным выравниванием при этом не учитывали. В общей сложности было выровнено 396 пар оснований LSU, из них 309 были консервативными и 82 переменными, из которых 43 сайта были в максимальной степени информативными (parsimony informative). Финальный анализ ITS включал 365 сайтов, из которых 206 были консервативными, а 154 переменными, из которых 116 были признаны информативными. Изменение отношения транзиций к трансверсиям (R) было оценено на основе модели Тамуры-Ней [29] и варьировало от 1,25 до 1,37.

Реконструкция филогенетического дерева на основе полученной матрицы попарных расстояний осуществлялась методами максимального правдоподобия (ML) и байесовского вывода (BI). При этом было подтверждено то, что *M. ravenelii* f. *aquilonis* является как минимум новой формой, отличающейся от других представителей *Mutinus* на филограмме (рис. 2 и 3).

В случае последовательностей LSU и ITS наибольшее эволюционное расстояние отделяло от всех остальных видов выборки представителей рода *Clathrus* (0,154 и 0,327, соответственно). Наименьшие генетические расстояния (<0,001) для LSU выявлены у видов *M. caninus*, *M. elegans*, *M. fleischeri* и *M. verrucosus*, в то время как для маркера ITS минимальные генетические расстояния (<0,001) были обнаружены для видов *M. albotruncatus*, *M. fleischeri* и *M. elegans*.

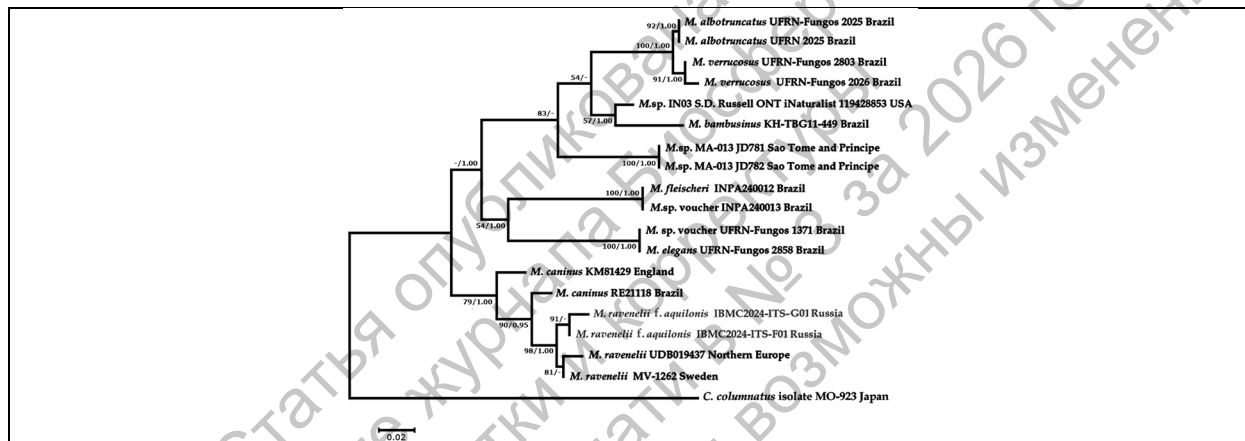


Рис. 2. Дендрограмма филогенетических отношений представителей рода *Mutinus*, основанная на сравнении нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS). В качестве внешней группы взят *Clathrus columnatus*. Новые формы выделены серым цветом. В узлах показаны индексы бутстрэп-поддержки (BS) $\geq 50\%$ и байесовской апостериорной вероятности (PP) $\geq 0,95$. Внизу указан масштаб, отражающий, число нуклеотидных замен на один сайт.

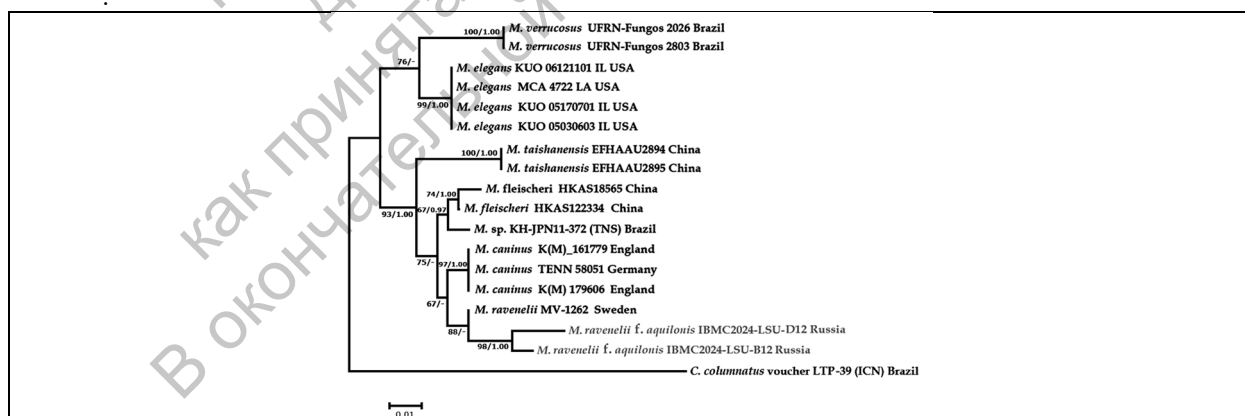


Рис. 3. Дендрограмма филогенетических отношений представителей рода *Mutinus*, основанная на сравнении нуклеотидных последовательностей большой субъединицы рибосомальной ДНК (LSU rDNA). В качестве внешней группы в анализ был включен *Clathrus columnatus*. Новые формы выделены серым цветом. В узлах показаны значения бутстрэп-поддержки (BS) $\geq 50\%$ и апостериорной вероятности (PP) $\geq 0,95$. Внизу указан масштаб, отражающий, число нуклеотидных замен на один сайт.

Таксономия

Mutinus ravenelii (Berk. & M. A. Curtis) E. Fisch. f. *aquilonis* D.V. Grishin, E.Y. Kasap, f. nov. (рис. 4, 5).
Fungal Names FN 574060.

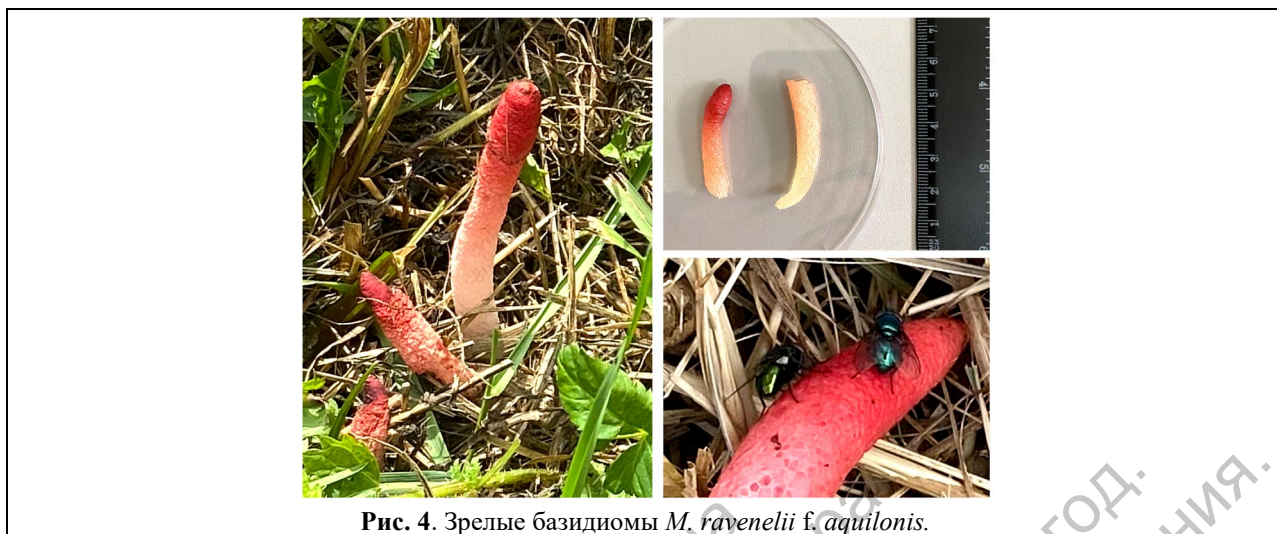


Рис. 4. Зрелые базидиомы *M. ravenelii* f. *aquilonis*.

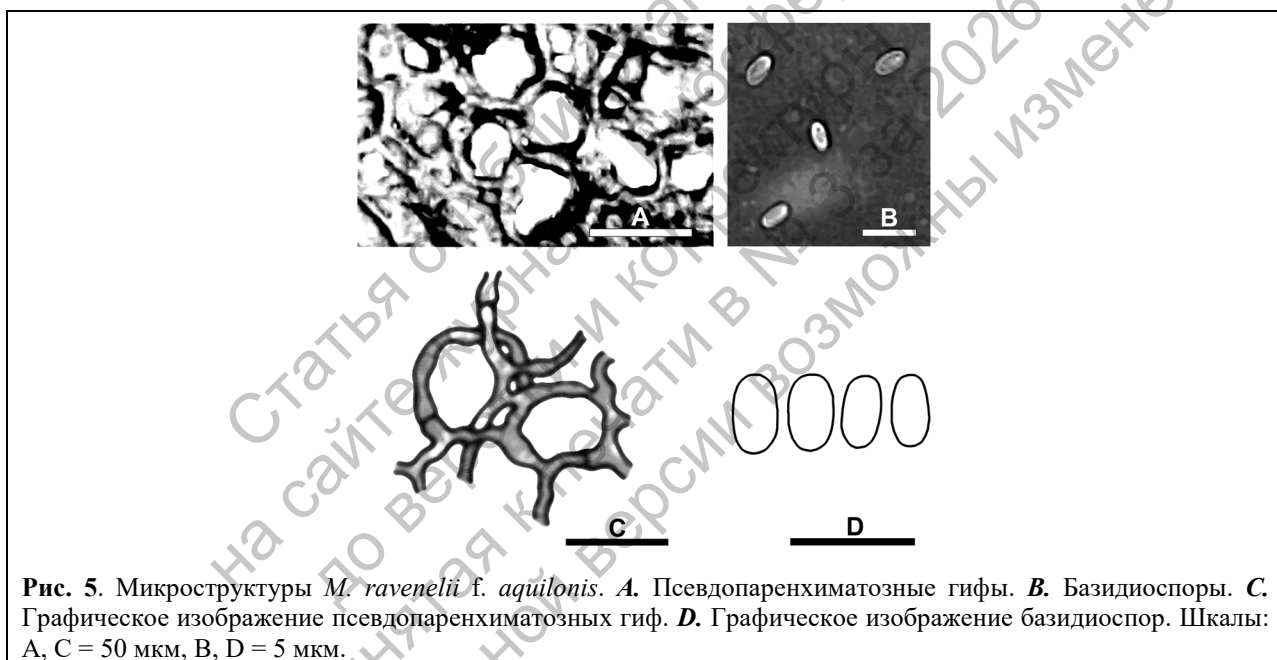


Рис. 5. Микроструктуры *M. ravenelii* f. *aquilonis*. *A.* Псевдопаренхиматозные гифы. *B.* Базидиоспоры. *C.* Графическое изображение псевдопаренхиматозных гиф. *D.* Графическое изображение базидиоспор. Шкалы: *A*, *C* = 50 мкм, *B*, *D* = 5 мкм.

Этимология

“*Aquilonis*” относится к античному названию земель, лежащих в северо-восточном направлении от Рима.

Диагностика

M. ravenelii f. *aquilonis* отличается от всех остальных известных представителей рода булавовидно-веретенообразной апикальной частью алого цвета, морщинистой текстурой поверхности, сочетанием нежно сиреневых и светло-розовых оттенков ложноножки и регулярной альвеолярной микроструктурой псевдопаренхимы.

Голотип

Россия, Московская область, Богородский (Ногинский) городской округ, богатые гумусом почвы осушенного торфяника, 55°43'47.5"N, 38°18'01.0"E, 157 метров над уровнем моря, 24 августа 2024 года, Д.В. Гришин, Е.Ю. Касап, IBMC2024-L1. GenBank LSU: PV116332; ITS: PV055454.

Описание

Незрелые базидиомы округлые или яйцевидные, 10–15 × 8–12 мм, белые, гипогейные. Зрелые базидиомы состоят из вольвы и ложной ножки. Вольва тонкая, быстроисчезающая. Ложная ножка полая,

цилиндрическая, 45–80 × 9–11 мм, веретенообразная или булавовидная в апикальной части, неперфорированная; поверхность мелкоморщинистая и губчатая; стерильная часть от бледно-сиреневой до светло-розовой, верхняя фертильная часть алая или красноватая, занимает примерно 3/8 от общей длины ножки, цветовой переход плавный. Глеба слизистая, темно-оливковая, при высыхании становится коричневой. В запахе преобладают летучие продукты протеолиза с индольным компонентом. Базидиоспоры (2,81) 3,65–4,05 (4,25) × (1,44) 1,74–2, 56 (2,93) мкм, при $Q_m = 1,71 \pm 0,25$, эллипсоидные, гиалиновые, инамилоидные, гладкие (рис. 5).

Местообитание и экология.

Плодовые тела *M. ravenelii* f. *aquilonis* произрастали небольшими группами на богатых гумусом почвах осушенного свыше пятидесяти лет назад торфяника в двух локалитетах. В одном случае их наблюдали на открытом, хорошо освещенном участке, в другом – в затененной низменности, где преобладают травянистые растения: сныть *Aegopodium podagraria*, мятлик *Poa trivialis*, крапива *Urtica dioica* и одуванчик *Taraxacum officinale*, а также древесные и кустарниковые формы, среди которых можно выделить березу *Betula pendula*, иву *Salix acutifolia*, рябину *Sorbus aucuparia*, терн *Prunus spinosa* и сирень *Syringa vulgaris*.

Наблюдения показали, что преобладающими двукрылыми насекомыми на базидиомах, были представители родов мух-падальщиц *Lucilia* и синих мух *Calliphora* (рис. 4), которые, предположительно, являются основными распространителями спор этого гриба.

Для места обнаружения объектов исследования характерно высокое содержание низинного торфа с долей органического вещества в поверхностном горизонте более 60% и кислотностью pH 4,5–5,0. При этом в гумусе региона агрессивные фульвокислоты преимущественно доминируют над гуминовыми соединениями [2].

Климат региона обнаружения классифицируется как умеренно-континентальный с теплым летом и умеренной зимой. Среднегодовой показатель температуры колеблется около +5,7°C. Средняя температура воздуха в самый холодный месяц (январь) составляет –7,3°C (при абсолютном минимуме –45°C), а в самый теплый месяц (июль) +20,1°C (при абсолютном максимуме +38,5°C). Среднегодовое количество осадков 560 мм, около 70% из которых выпадает в период с апреля по октябрь.

ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящее исследование углубляет понятия о разнообразии макромицетов рода *Mutinus*, представляя описание недавно выявленной новой формы в рамках вида *M. ravenelii*, подкрепленное как морфологическим, так и филогенетическим анализом. Кроме того, исследование содержит информацию о некоторых важных элементах биотопа, в котором был собран типовой материал.

Морфологически *M. ravenelii* f. *aquilonis* имеет общие признаки с *M. elegans*, *M. caninus* и *M. ravenelii*. Однако, несмотря на внешнее сходство с этими видами, новый таксон обладает рядом отличительных черт. В отличие от *M. elegans*, его плодовые тела меньше по размеру и имеют тонкую быстро исчезающую вольву. У описываемых организмов нет ни облигатного остроконечного рецептакула, ни апикального отверстия. Также отсутствует сладковатый металлический запах, характерный для *M. elegans*.

В отличие от *M. caninus* [11], у новых представителей незрелые базидиомы имеют небольшой размер, у них нет желтых или оранжевых оттенков в структуре ложноножки, равно как отсутствует запах кошачьих экскрементов, присущий для *M. caninus*.

Новая филогенетическая форма отличается от своего родительского таксона, *M. ravenelii*, наличием плавного перехода окраски между фертильной и стерильной областями, а также иным соотношением окрашенного и неокрашенного участков ножки. Кроме того, важно отметить, что фертильная часть *M. ravenelii* f. *aquilonis* имеет преимущественно мелкоморщинистую текстуру, в то время как у типичных образцов *M. ravenelii* обычно выявляется гранулезная поверхность [36]. Помимо этих характеристик, новый представитель также отличается размерами базидиоспор. По данным микологического портала «Ultimate-mushroom», размеры спор *M. ravenelii* чаще всего колеблются в пределах 3,0–5,0 × 1,5–2,0 мкм (<https://ultimate-mushroom.com/edible/56-mutinus-ravenelii.html>).

Традиционно идентификация видов и подвидов в семействе *Phallaceae* основывалась на морфологических признаках. Однако достижения в области молекулярной биологии значительно повышают точность систематики, помогая устранить несоответствия по морфологии. Морфологические отличия, наблюдаемые у *M. ravenelii* f. *aquilonis*, соответствуют уникальному филогенетическому положению, подтверждающему таксономический статус. Проведенный филогенетический анализ согласуется с современным пониманием таксономии известных видов *Mutinus*, демонстрируя, что новая форма, при всей её близости к *M. ravenelii*, образует отдельную кладу с хорошей статистической поддержкой.

Относительно возможных причин появления новых форм в рамках вида *M. ravenelii* следует обратиться к таким понятиям как экологическое (симпатрическое) и географическое (аллопатрическое) видообразование. Если в первом случае дивергенция происходит из-за изменений условий среды или в процессе освоения новых мест обитания, то во втором случае изменения происходят тогда, когда популяции одного вида разделяются пространственными барьерами.

По всей видимости, оба процесса могут иметь место в популяциях *M. ravenelii*. В ходе миграции этих грибов в Евразию с территории Американского континента преимущественно доминировали процессы аллопатрии. Первоначально важнейшими факторами, с которыми сталкивается адвентивный вид грибов, становятся ограниченный радиус распространения спор и иной видовой состав насекомых-потенциальных распространителей. В каждом регионе независимо друг от друга работают механизмы естественного отбора, возникают спонтанные мутации и происходит дрейф генов. В результате со временем могли накапливаться генетические различия и возникать предпосылки для репродуктивной изоляции.

На следующем этапе присоединяются факторы экологического видообразования, которое у грибов встречается гораздо чаще, чем у представителей других Царств. Резкие колебания температур, которые все чаще сопровождают процессы глобального изменения климата, являются стрессовыми факторами, заставляющими грибы адаптироваться к новым, порой экстремальным, условиям.

Деятельность человека также создает совершенно новые, зачастую агрессивные экологические ниши, меняя химический и минералогический состав почв. Биологическое, химическое или радиационное загрязнение окружающей среды способно стимулировать эволюционные процессы у макромицетов.

Процессам симпатрической дивергенции *M. ravenelii* также может способствовать присутствие у многих базидиомицетов чрезвычайно сложной системы регуляции половой совместимости.

Говоря об объектах исследования настоящей статьи, можно предположить, что описанные процессы видообразования еще не завершены, поскольку уровень генетического сходства между *M. ravenelii* и *M. ravenelii* f. *aquilonis* достаточно высок.

В связи с малой изученностью видового разнообразия *Mutinus* на мировом уровне и ограниченностью исследуемого материала всесторонний анализ рода и новых рангов в данном контексте затруднен. Такая скудность молекулярно-генетических данных по роду пока не позволяет досконально определить его таксономический статус.

Тем не менее, наши результаты предоставляют ценную информацию, касающуюся специфических аспектов морфологии, молекулярной генетики и среды обитания новой видовой формы. Это расширяет понимание адаптивных возможностей *Mutinus* и может оказаться полезным для будущих систематических исследований. Недавние открытия новых видов *Mutinus*, таких как *M. verrucosus* [24], *M. albotruncatus* [26] и *M. taishanensis* [36], свидетельствуют о гораздо большей внутривидовой вариативности, чем это было задокументировано ранее.

Будущие исследования должны быть направлены на пополнение коллекций и расширение спектра морфологических наблюдений, расшифровку полных последовательностей наиболее информативных генов и, возможно, использование дополнительных генетических маркеров для углубления нашего понимания взаимоотношений внутри рода *Mutinus*.

Сотрудничество с международными исследовательскими группами, направленное на расширение деятельности по отбору проб также будет иметь большой потенциал для сведения к минимуму различий, вызванных экологическими и региональными факторами. Кроме того, сбор проб в экстремальных условиях может способствовать более тщательному и систематическому изучению представителей охарактеризованного рода.

Финансирование. Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований в Российской Федерации на долгосрочный период (2021 - 2030 годы) (№122022800499-5).

Благодарности. Выражаем благодарность Н.Г. Сидорову и О.К. Парфеновой за участие в обработке материалов и ценные комментарии.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Список русскоязычной литературы

1. Ивойлов АВ. Первая находка *Mutinus ravenelii* (Berk. & M. A. Curtis) E. Fisch. (*Phallaceae*) в Республике Мордовия. Вестник Мордовского университета. 2016;27(1):131-40. doi: 10.15507/0236-2910.027.201701.131-140.
2. Федосова МА, Галиуллина ЭГ, Юрченко ВИ. Атлас Московской области. Климатическая карта. 1 атл. Москва: ГУГК; 1976.

Общий список литературы/References List

1. Ivoilov AV. [First finding of *Mutinus Ravenelii* (Berk. & M. A. Curtis) E. Fisch. (*Phallaceae*) in the Republic of Mordovia]. Vestnik Mordovskogo Universiteta. 2017;1(27):131-40. doi: 10.15507/0236-2910.027.201701.131-140. (In Russ.)
2. Fedosova MA, Galiullina EG, Yurchenko VI. Atlas Moskovskoy Oblasti. Klimaticheskaya Karta. 1 atl. Moscow: GUGK; 1976. (In Russ.)
3. Andersson O. The distribution and ecology of *Phallus impudicus* in the Nordic countries. Svensk Botanisk Tidskrift. 1989; 83(4):219-41.

4. Bau T, Yan JQ. Two new rare species of *Candolleomyces* with pale spores from China. *MycoKeys*. 2021; 80:149-61. doi: 10.3897/mycokeys.80.67166. eCollection 2021.
5. Borg-Karlson A-K, Englund FO, Unelius CR. Dimethyl oligosulphides, major volatiles released from *Sauromatum guttatum* and *Phallus impudicus*. *Phytochemistry*. 1994;35(2):321-3. doi:10.1016/S0031-9422(00)94756-3.
6. Chenna R, Sugawara H, Koike T, Lopez R, Gibson TJ, Higgins DG, Thompson JD. Multiple sequence alignment with the Clustal series of programs. *Nucl Acids Res*. 2003;31(13):3497-500. doi: 10.1093/nar/gkg500.
7. Drummond-Herdman A, Malysheva E, Jakob S, Szafián DA, Nagy LG. (2025) A new species and a new record of *Bolbitius* (*Bolbitiaceae*, *Agaricales*) from Scotland and Britain, respectively. *Phytotaxa*. 733 (2): 155–71. doi: 10.11646/phytotaxa.733.2.1.
8. Gao T, Qu H, Ge ZW. Multi-gene phylogeny and morphological characters reveal seven new species of *Micropsalliota* (*Agaricales*, *Agaricaceae*) from southern China, with an updated key for the species distributed in China. *Mycology*. 2024;15(3):374-99. doi: 10.1080/21501203.2024.2323206.
9. Gardes M, Bruns TD. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol Ecol*. 1993;2(2):113-8. doi: 10.1111/j.1365-294x.1993.tb00005.x.
10. Gopallawa B, Yakandawala DMD, Wijeweera S, Madola GKIS, Adikaram NKB. The first record of *Mutinus bambusinus* (Zoll.) E. Fisch. after 104 Years of its initial documentation in Sri Lanka. *Ceylon J Sci*. 2025;54 (2):419-23. doi: 10.4038/cjs.v54i2.83834.
11. Govindaraj R, Paulraj MG, Ignacimuthu S. New record of *Mutinus caninus* (Huds.) Fr. (*Phallaceae*) in Southern India, Tamil Nadu. *J Acad Indust Res*. 2016;4(9):206-10.
12. Hibbett DS, Bauer R, Binder M, Giachini AJ, Hosaka K, Justo A, Larsson E, Larsson KH, Lawrey JD, Miettinen O, Nagy LG, Nilsson RH, Weiss M, Thorn RG. *Agaricomycetes*. In: McLaughlin JD, Spatafora JW, eds. *The Mycota v.7A: Systematics and Evolution*. Springer; 2014. P. 373-429.
13. Hu Y, Karunarathna SC, Li H, Galappaththi MC, Zhao CL, Kakumyan P, Mortimer PE. The impact of drying temperature on basidiospore size. *Diversity*. 2022;14(4):239. doi: 10.3390/d14040239.
14. Junior NM, Asai T, Capelari M, Paccola-Meirelles LD. Morphological and molecular identification of four Brazilian commercial isolates of *Pleurotus* spp. and cultivation on corncob. *Braz Arch Biol Technol*. 2010; 53: 397-408.
15. Kasap EY, Parfenova OK, Kurkin RV, Grishin DV. Bioinformatic analysis of the coding region of the melatonin receptor 1b gene as a reliable DNA marker to resolve interspecific mammal phylogenetic relationships. *Math Biosci Eng*. 2023;20(3):5430-47. doi: 10.3934/mbe.2023251.
16. Kirk PM, Cannon PF, Mintz, DW, Stalpers JA. *Dictionary of the Fungi*. 10th ed. Wallingford (UK): CAB International; 2008.
17. Kornerup A, Wanscher J. *Metheun Hand Book of Colour*. 3rd ed. Metheun: London Ltd., London, 1978.
18. Kumar S, Nei M, Dudley J, Tamura K. MEGA: a biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences. *Brief Bioinform*. 2008;9(4):299-306. doi: 10.1093/bib/bbn017.
19. Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*. 2007;23(21):2947-8.
20. List PH, Freund B. Methylmercaptane and hydrogen sulfide odorous substances of stink-morel (*Phallus impudicus*). *Naturwissenschaften*. 1967;54(24):648. doi:10.1007/bf01142432.
21. Lv T, Li Y-R, Ao C-C, He J, Yu F-M, Tang S-M, Li S-H. *Phallus aureus* sp. nov. (*Phallaceae*, *Basidiomycota*) from Yunnan Province, China. *Phytotaxa*. 2022;567(1):61-70. doi:10.11646/phytotaxa.567.1.5.
22. Mailund T, Brodal GS, Fagerberg R, Pedersen CN, Phillips D. Recrafting the neighbor-joining method. *BMC Bioinformatics*. 2006;7:29. doi: 10.1186/1471-2105-7-29.
23. Rathnayaka AR, Tennakoon DS, Jones GE, Wanasinghe DN, Bhat DJ, Priyashantha AH, Stephenson SL, Tibpromma S, Karunarathna SC. Significance of precise documentation of hosts and geospatial data of fungal collections, with an emphasis on plant-associated fungi. *NZ J Bot*. 2025;63(2-3):462-89. doi:10.1080/0028825X.2024.2381734.
24. Ribeiro MS, Cabral TS, Melanda GCS, Baseia IG, Silva BDB. Funga faloide e floriforme (*Phallales*, *Basidiomycota*) no Estado da Bahia. *Brasil Hoehnea*. 2022;49: e142022.
25. Ronquist F, Huelsenbeck JP. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 2003;19(12):1572-4. doi: 10.1093/bioinformatics/btg180.
26. Silva BDBD, Cabral TS, Martín MP, Marinho P, Calonge FD, Baseia IG. *Mutinus albo truncatus* (*Phallales*, *Agaricomycetes*), a new phalloid from the Brazilian semiarid, and a key to the world species. *Phytotaxa*. 2015; 236(3): 237-48. doi:10.11646/phytotaxa.236.3.4.
27. Sleeman DP, Jones P, Cronin N. Investigations of an association between the stinkhorn fungus and badger setts. *J Nat Hist*. 1997; 31:983-92.
28. Sohal VK, Dey A, Singh A. MEGA biocentric software for sequence and phylogenetic analysis: a review. *Int J Bioinform Res Appl*. 2010;6(3):230-40. doi: 10.1504/IJBRA.2010.034072.
29. Tamura K, Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol Biol Evol*. 1993;10(3):512–26. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023.

30. Tamura K, Steche, G, Peterson D, Filipski A, Kumar S. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. Mol Biol Evol. 2013;30(12): 2725-9. doi: 10.1093/molbev/mst197.
31. Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucl Acids Res. 1994; 22(22):4673-80.
32. Verma RK, Verma P, Mishra Y. Headless stinkhorn fungi (*Mutinus* spp.) with special reference to Indian species. Indian J Trop Biodiv. 2016;24(1):75-80.
33. Vilgalys R, Hester M. Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. J Bacteriol. 1990;172(8):4238-46. doi: 10.1128/jb.172.8.4238-4246.1990.
34. Wang W, Li Y, Wang H, Zu Y. Differences in the activities of tight enzymes from ten soil fungi and their possible influences on the surface structure, functional groups, and element composition of soil colloids. PLoS One. 2014; 9(11):e111740. doi: 10.1371/journal.pone.0111740.
35. White TJ, Bruns TD, Lee S, Taylor JW. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ, eds. PCR protocols. A guide to methods and applications. San Diego, Calif.: Academic Press; 1990. P. 315-22.
36. Zhou Z-L, Li Z, Lyu Y, Liu A, Gao Y-M, Wang P-M. A new species of *Mutinus* (*Phallaceae*, *Phallales*) from Shandong Province, China. Phytotaxa. 2023;583(2):174-82. doi:10.11646/phytotaxa.583.2.5.

Статья опубликована
на сайте журнала Биосфера
до верстки и корректуры
как принятая к печати в № 3 за 2026 год.
В окончательной версии возможны изменения.