



И.В. ЗМИТРОВИЧ¹, С.П. ВАСЦЕР²

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

² Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, Киев, 01001, Украина

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ФИЛОГЕНИИ *НОМОBASIDIOMYCETES*

Ключевые слова: Homobasidiomycetes, гипотезы о происхождении, сравнительно-морфологический анализ, молекулярная филогения, реконструкция истинного филогенетического древа.

Введение

Последние десятилетия систематика гомобазидиомицетов остается нестабильной. «Хорошие времена», когда группу делили на *Aphyllphorales*, *Agaricales* и *Gasteromycetes*, закончились к началу 1980-х годов с появлением первых многопорядковых систем [4, 8, 60, 65, 72, 84]. Коренное изменение классификационной парадигмы, знаменуемое выходом в свет работы Юлиха [60], ввергло филогенетическую систематику *Homobasidiomycetes* в хаос, который царит в ней и по сей день. Множественная конвергенция, по терминологии М. Донка [42], сопровождающая филогенетическую радиацию гомобазидиомицетов и затрагивающая не только макроморфологию, но и формирование микроскопической структуры базидиом, затрудняет понимание филогенетических связей между таксонами.

Вряд ли возможно ожидать, что привлечение в систематику молекулярно-кладистических методов сможет решить все проблемы. Данные методы, безусловно, помогают распознавать компактные монофилетические группы (многие — сравнительно-морфологическим методом), но достоверное выделение крупных групп здесь затруднено,

так как различные сиквенсы дают неконгруэнтные топологии, а консенсусные деревья обычно имеют более низкое разрешение и много возможностей оставляют открытыми.

В этой связи более перспективен подход, заключающийся в использовании в филогенетических построениях всей **совокупности признаков**, позволяющей выявлять и сравнивать планы строения рецентных групп организмов. При этом, принимая во внимание, что объектами систематики остаются «морфологические таксоны», а «молекулярные таксоны» открыты лишь частично, в методологическом плане представляется целесообразным разграничение «молекулярного» и «морфологического» семантических слоев и корректное обращение к каждому из них в процессе филогенетической реконструкции.

I. «МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ» ДРЕВО

Проблема укоренения древа гомобазидиомицетов

Таким образом, рассмотрение эволюции внутри класса базидиомицетов упирается в разрешение двух вопросов, с одной стороны, являются ли они группой монофилетической или полифилетической, а с другой — какой тип базидии является первичным, и в связи с этим, какая из существующих групп базидиомицетов стоит ближе всего к исходным формам класса.

Д.К. Зеров [7]

Идея полифилетического происхождения базидиомицетов от различных групп сумчатых грибов выдвигалась в свое время Е. Гойманом [45, 46] и была поддержана Р. Петерсенем [98]. Ее воплощение в классификационных схемах можно найти у Дж. Аркса [16] и Х. Крайзеля [64]: в них *Ustilaginales* (и *Exobasidiales*) помещаются рядом с тафринавыми и гемияскомицетами в отдельном классе *Endomycetes*.

В дальнейшем последователи идеи об изолированной позиции устилаговых и экзобазидиевых грибов все же были вынуждены отказаться от их сближения с эндомицетами (у последних отсутствуют дикариофаза и хитин в клеточной стенке, а содержание GC-пар < 50 %), создав для этой группы грибов отдельный класс — *Ustomycetes* [17, 77].

Разделение базидиальных грибов на три класса — *Ustomycetes* (*Ustilaginomycetes*), *Teliomycetes* (*Uredinomycetes*) и собственно *Basidiomycetes* — сохраняется и в современных массовых изданиях [15, 82, 83], хотя из двух последних классификационных схем нельзя понять, постулируется ли независимое происхождение перечисленных групп базидиальных грибов или повышение их статуса до уровня классов является следствием девальвации рангов таксономических категорий.

Следует, наконец, отметить систему К. Уэллса [116], в которой отдел *Basidiomycota* разделяется на два подотдела, причем это разделение произво-

дится на несколько иных принципах: подотдел *Teliomycotina* (*Uredinales* s. l. + *Septobasidiales* + *Atractiellales* (etc.) + *Ustilaginales* s. l. + *Exobasidiales*) и подотдел *Basidiomycotina* (классы *Heterobasidiomycetes* и *Homobasidiomycetes*).

Аргументом в пользу выведения *Ustilaginales* и *Exobasidiales* (также, как *Uredinales*, *Septobasidiales* etc.) за пределы *Basidiomycetes* явились цитологические данные: эти группы характеризуются дисковидными полярными телами веретена (ПТВ) деления и простыми (у цетилаговых грибов — весьма специфического строения) септалными порами, в то время как *Heterobasidiomycetes* s.str. и *Homobasidiomycetes* характеризуются биглобулярными ПТВ и долипоровыми септами [18, 56, 62, 71, 78, 87, 116, др.].

Вместе с тем именно перечисленные цитологические данные явно свидетельствуют против возможности полифилии базидиомицетов: группа устомицетов (наиболее часто обособляемая от других базидиальных грибов) оказалась близка к *Uredinales*, связь которых с долипоровыми гетеробазидиомицетами (*Auriculariales* etc.) через такие группы, как *Septobasidiales* или *Platyglaoales*, уже не вызывает сомнения [22, 87—89].

Однако открытым остается вопрос о том, какие особенности плана строения базидиомицетов рассматривать в качестве примитивных. Принципиальное значение имеет решение этой проблемы применительно к двум ключевым особенностям базидиальных грибов: гифальной ультраструктуре и типу базидии.

Следует отметить, что простые поры в перегородках и дисковидные ПТВ являются примитивными признаками, сближающими эту группу с сумчатыми грибами. Базальная позиция таксонов с простыми септалными порами подтверждается независимыми молекулярными данными [94].

Что касается вопроса об исходном типе базидии, то прежде всего следует отказаться от представления о простоте строения холобазидии как свидетельстве ее примитивности [13 и др.]. Во-первых, нельзя игнорировать пример явно вторичного происхождения холобазидии у *Tilletiaceae* (достаточно подробно он был разобран в свое время Д. Линдером [70]). Во-вторых, наибольшая примитивность ультраструктурных особенностей характерна как раз для грибов, обладающих септированной базидией (поперечно-септированной фрагмобазидией, если быть более точными). Поперечно-септированная базидия, в свою очередь, связана переходами с продольно-септированной тремеллоидной (такие переходы наблюдаются у ряда представителей *Auriculariales* и *Exidiales*).

Происхождение холобазидии представляется полифилетическим. Холобазидия устомицетов, включая и *Exobasidiales*, по существу, представляет собой рационализированный в структурном отношении промицелий, приспособленный к синхронному созреванию споридиев.

Холобазидия *Dacryomycetales* сравнима с фрагмобазидией ржавчинников, подобных *Coleosporium*, у которых четырехъядерное базидиальное тело образуется внутри телеитоспоры, откуда и прорастает длинными стеригмами.

Холобазидии типа *Tulasnella* и *Ceratobasidium* во многих отношениях сравнимы с продольно-септированными крестообразно разделенными базидиями типа

Sebacia. П. Робертс [99] предположил, что становление холобазидии типа *Oliveonia* происходило независимо от аналогичного процесса у *Tulasnellales*—*Ceratobasidiales*.

Независимое происхождение имеет также холобазидия *Filobasidiales*: как ультраструктурные особенности, так и особенности жизненного цикла различных представителей этой группы свидетельствуют об их несомненной связи с тремелловыми (*Tremellales* s. str.) диморфными грибами, имеющими крестообразно разделенную базидию [90].

Все перечисленные выше типы холобазидий являются вместе с тем гетеробазидиями, т.е. у них сохраняется расчленение на гипо- и эпibasидиальную части, а в онтогенезе можно наблюдать стадии про- и метабазидии. С этим признаком достаточно четко скоррелирован и характер поведения базидиоспор после отделения от стеригм: они либо разделяются на сегменты, прорастающие гифами или чаще микроконидиями (*Exobasidiales*, *Dacryomycetales*), либо прорастают серией вторичных спор (*Ceratobasidiales*, *Tulasnellales*), либо приступают к почкованию (*Filobasidiales*). Не наблюдается таких особенностей у гомобазидии, присущей большинству представителей класса: стадия пробазидии значительно сокращена или не выражена вовсе, а разделение зрелой базидии на гипо- и эпibasидиальную части практически незаметно.

Вопрос о предковых формах гомобазидиальных грибов сегодня так же далек от окончательного решения, как и 100 лет назад. Многие микологи (как конца XIX в., так и современные) указывают на группу кортициоидных грибов в качестве возможного связующего звена между гетеро- и гомобазидиомицетами или наоборот.

Действительно, у ряда кортициоидных гомобазидиомицетов и распростертых гетеробазидиомицетов иногда наблюдаются примечательные параллелизмы в образовании микроструктуры плодовых тел (наиболее подробно факты такого рода рассматривал Ф. Обервинклер [86]).

Для некоторых кортициоидных грибов характерно наличие долго сохраняющихся пробазидий (*Corticium*, *Coniophora* и др.), у других зрелые базидии явно разделены на гипо- и эпibasидиальную части, хотя пробазидиальная стадия в онтогенезе выражена и не столь четко. Это, во-первых, урновидные (или урниформные) базидии (*Sistotrema*) с яйцевидной гипобазидией и зауженной головчатой или продолговатой эпibasидией, во-вторых, мешковидные (или утриформные) базидии (*Hypoderma*, *Punctularia* и др.) с гипо- и эпibasидиальными сегментами примерно равной ширины, в-третьих, стебельковые базидии (или подобазидии — *Radulomyces*, *Sphaerobasidium* и др.) с узкой, извилистой гипобазидией и расширяющейся эпibasидией. Все эти разновидности связаны между собой переходами.

Следует отметить, что такая «аберрантная» морфология гомобазидий наблюдается в основном у деревообитающих грибов с плохо дифференцированным гименофором. Наиболее характерны такие типы базидий для кортициевых с неплотным гимениальным слоем либо с гифидиальным гимением (катагимением, по терминологии П. Лемке [69]; такой же тип гимения характерен

и для дрожалковых грибов). Катагимений является хорошей защитой для развивающихся базидий, однако для эффективного спороношения базидии в таком случае должны прорасти к поверхности через плотный слой дендрогиофид. Вероятно, это явление вторичное, связанное с выработкой различных стратегий эффективного спороношения, также, как наличие мелких, «стелющихся по субстрату» вместе с гифами плевробазидий ксеназмовых грибов или формирование на субстрате никак не защищенных стерильной тканью репето-базидий (те же ксеназмовые), сравнимых с микроциклическими конидиеносцами некоторых аспергиллов. Надо отметить и тот факт, что стебельковые базидии характерны также для ряда деревообитающих гетеробазидиомицетов (*Protodontia*, *Muxarium* и некоторые другие)*.

Более удачной может быть попытка поиска «реликтовой» гомобазидии с учетом данных об ориентации микротрубочкового веретена в ходе делений ядра перед образованием базидиоспор. На данный признак впервые обратил внимание Г. Юэль [57], позднее его важность отмечали Д. Линдер [70] и М. Донк [41], хотя в настоящее время его, к сожалению, практически не используют в систематике. Кроме того, вследствие досадной опечатки, допущенной в «Словаре грибов» ([15, с. 62], перепутаны рисунки 6С и 6D), представление многих современных исследователей об этом признаке грозит быть еще более запутанным.

Согласно Г. Юэлю, базидии (прежде всего холобазидии) бывают либо стихическими (веретено расположено продольно, а ядра делятся в плоскости, параллельной продольной оси базидии), либо хиастическими (ядра делятся в плоскости, перпендикулярной продольной оси базидии). Стихобазидии характерны для немногих гомобазидиомицетов (*Clavulinaceae*, *Cantharellaceae*, *Sistotrema*, *Hydnum* s. str.) и ряда экзобазидиальных грибов, тогда как для большинства гомобазидиальных грибов характерны хиастобазидии [41: с. 221—222]. По существу, терминологию Г. Юэля легко можно распространить также на гетеробазидии. При этом крестовидно разделенную тремеллоидную базидию (и связанные с ней холобазидии типа *Oliveonia* или *Ceratobasidium*) можно рассматривать как хиастобазидии, в то время как поперечно-септированную фрагмобазидию, характерную для *Uredinales*, *Ustilaginales* s. l., *Septobasidiales* и части *Auriculariales*, можно интерпретировать как стихобазидию. Самое главное, что двуспоровая базидия *Dacryomycetales* является также стихической и представляет собой как бы связующее звено между фрагмобазидией *Uredinales* (*Coleosporieae*) и двуспоровой гомобазидией *Clavulinaceae*. На наш взгляд, ближе всего к архетипу гомобазидиомицетов стоят клавилиновые и систотремовые грибы, а своеобразным «мостом», связующим эту группу с анцестральными мрижачинниками, являются гетеробазидиомицеты порядка *Dacryomycetales*.

Эволюционные тренды гомобазидиомицетов

Итак, формирование гомобазидии было крупным эволюционным приобретением группы в связи с выходом на сушу и оптимальным приспособлением к

* Дискуссионные интерпретации морфологии и происхождения различных «хологетеробазидий» можно найти в работах [23, 37—39, 74, 85, 92, 100, и др.].

условиям наземного и внеорганизменного существования, определившим начало более энергичного видообразования и широкую таксономическую диверсификацию. В настоящее время по усредненным оценкам насчитывается 9 тыс. видов гетеробазидиомицетов (в широком понимании, т. е. базидиомицетов с плеоморфной гаплофазой и стадией пробазидии в онтогенезе) и 13 тыс. гомобазидиальных грибов.

В эволюции гомобазидиомицетов широкая дивергенция таксонов сопровождалась мощнейшей конвергенцией, сравнимой с таковой разве что у багрянков. И это неудивительно: в обеих группах эволюционирующей структурой является апикально растущая нить с центрипетальными септами, а все многообразие процессов морфогенеза обусловлено работой апикальных клеток. Иррадиация растительности в условиях суши, дифференциация новых экологических ниш, с одной стороны, и подобие морфогенетических потенций рассматриваемых организмов, с другой, обусловили не только величайшее многообразие, но и удивительные явления параллелизма формообразования в данной группе грибов.

Для систематиков же такая ситуация создала весьма трудно решаемую проблему. Сегодня филогения гомобазидиомицетов — один из наиболее дискуссионных разделов филогении вообще, если судить по накопившейся по этому вопросу обширной литературе.

Вероятно, наиболее значимыми при выделении крупных групп могут считаться признаки гифальной ультраструктуры, поскольку они являются наиболее консервативными. Применительно к группе гомобазидиомицетов речь будет идти прежде всего об особенностях парентосомы: неперфорированная в семействах *Cantharellaceae*, *Botryobasidiaceae*, *Sistotremataceae*, *Hymenochaetaeaceae*, сходных по этому признаку с группой *Heterobasidiomycetes*, и перфорированная у остальных *Homobasidiomycetes* [61, 66].

Соотношение между эпи- и гипобазидиальными сегментами также важно в систематике и является одним из ведущих признаков при выделении порядков (таблица). Важным является также соотношение между шириной эпобазидиального сегмента и субгимениальных гиф. У представителей различных порядков оно стабильно [117]. Другие особенности требуют дифференцированного подхода в зависимости от совокупности коррелятивно связанных признаков.

Биохимические и молекулярно-биологические данные, как отмечалось ранее, требуют дальнейшего длительного накопления и переосмысления в свете новых (еще не сформировавшихся) парадигм. Однако один биохимический признак — тип вызываемой грибами гнили — все же следует рассмотреть, поскольку многие исследователи, начиная с М. Ноблс [80], активно используют его в систематике, хотя в последнее время его значимость переоценивается.

После того как в геноме грибов бурой гнили были обнаружены молчащие гены лакказы [43] и был открыт оксидазависимый механизм деградации целлюлозы [55], стало очевидным, что грибы бурой гнили представляют собой

гетерогенную группу наиболее продвинутых разрушителей древесины [14]. В филогенетическом отношении это означает, что различные их группы представляют терминальные ветви филемы *Homobasidiomycetes* [47], но не область базальной дивергенции класса [81].

Таким образом, мы приходим к выводу о том, что выявление эволюционных трендов гомобазидиомицетов — задача очень сложная и не имеющая однозначного решения. Продвинуться в этой области можно, только используя целые комплексы признаков, характеризующие план строения организма. Далее мы рассмотрим возможные тренды трансформации основных элементов плана строения плодовых тел гомобазидиальных грибов, к каковому отношению форма базидиом и гименофора на макро- и микроскопическом уровнях.

Форма базидиом. Существует четыре основные версии трансформации плодовых тел в ходе эволюции группы: а) от кортициоидных крустотелиев к распростерто-отогнутым и шляпочным, от последних — к гастероидным формам [5, 12, 13, 91, 92]; б) от гастероидных форм к шляпочным кантареллоидным и агарикоидным, от них — к афиллофороидным, в том числе кортициоидным ([64], с некоторыми оговорками [103, 104, 106]); в) от мало дифференцированных форм типа «мицелиальных клубочков» к напочвенным шляпочным (+ гастероидным) и деревообитающим распростертым ([2, 93], с некоторыми оговорками [9]); г) от клавиариоидных к шляпочным, а от них — к резупинатным и гастероидным формам [29, 30–33].

Точка зрения В.Ф. Бухгольца [3] сегодня наиболее популярна. Однако было верно подмечено, что она не учитывает возможности гетерохронного освоения древесного субстрата различными группами напочвенных грибов [11].

Реальность такой возможности продемонстрируем на примере. Практически у всех мерулиоидных грибов, в том числе имеющих полностью распростертые по субстрату базидиомы, обнаруживают анатомические особенности, сближающие их с агарикоидными формами. Мерулиоидные грибы имеют трехслойные плодовые тела, состоящие из более или менее желатинизированного гименофора, медуллярной части и поверхностного слоя, построенного преимущественно по типу триходермиса, причем поверхностный слой обнаруживается и у распростертых форм; прикрепление к субстрату латеральное или дорсальное, обычно небольшое по площади; если плодовые тела распростертые, то, как правило, они имеют свободные, при созревании отстающие от субстрата края. Наличие характерного абгимениального слоя как у шляпочных, так и распростертых форм мерулиоидных грибов позволяет считать последние не истинно распростертыми, а скорее резупинатными (перевернутыми), представляющими собой, по существу, дорсально прикрепленные шляпки с распластанными по субстрату краями [34]. Микроскопические особенности гимениального слоя позволяют уже вне всяких сомнений вывести мерулиоидные грибы из агарикоидных, причем здесь довольно четко выделяются две основные эволюционные линии: *Panellae—Merulieae* и *Paxillaceae—Serpula—Amylocorticieae*. Большая часть распростертых грибов с

гладким или близким к гладкому гименофором (*Atheliae*, *Phanerochaetae*, *Hypodermateae*) уже легко выводится из мерулиоидных грибов, если предположить основной линией эволюции здесь наиболее экономичное приспособление к положительному геотропизму [29]. Оставшиеся группы кортициоидных грибов также можно связать либо с редуцированными агариками (*Myceneae*—*Aleurodisceae*—*Stereae* и др.; эта линия в таком случае будет параллельна нескольким «цифеллоидным» — [102]), либо с менее дифференцированными клавариоидными и кантареллоидными формами (*Clavulinaceae*—*Sistotrematae*; *Gomphaceae*—*Xenasmataceae*).

Примеры явно вторичного образования резупинатных базидиом в семействе *Thelephoraceae* также хорошо известны [33, 63].

Таким образом, мы приходим к «*Clavaria*-гипотезе» Е. Корнера (точка зрения (г) — [29, 30—33]), которая способна наиболее удачно объяснить многие противоречивые факты из области сравнительной морфологии гомобазидиомицетов [5, 10, 60, 96, 97, 112, 115]. Самое главное, что в основе эволюционного древа, в соответствии с гипотезой Е. Корнера, мы вынуждены располагать клавариоидные и кантареллоидные таксоны, характеризующиеся целым комплексом действительно примитивных признаков.

«*Clavaria*-гипотеза» Е. Корнера хорошо согласуется и с предположением о стихобазидиальных *Clavulinaceae* как наиболее примитивной группе гомобазидиомицетов.

Если мы примем гипотезу Е. Корнера, то эволюционное древо гомобазидиомицетов будет напоминать фонтан, «струями» которого окажутся стволы кантареллоидных и агарикоидных грибов, а «брызгами» — различные группы резупинатных афиллофоровых, но не только. «*Clavaria*-гипотеза» также постулирует, что с различными группами агарикоидных происхождением грибов связаны гастеромицеты.

Гипотеза происхождения секотиевых и гименогастровых от различных групп *Agaricales* не нова. С середины XX ст. ее активно развивали Е. Гойман [46], Р. Эйм [50], Д. К. Зеров [7] и другие авторы в противоположность группе исследователей, рассматривающих гастеромицеты в качестве анцестральных форм базидиальных грибов (с некоторыми оговорками — [3, 35, 103, 106, 107]). Однако вопрос о происхождении эндогастеромицетов Р. Эйм с единомышленниками пытались не заострять, считая эту группу достаточно примитивной. Гипотеза же Е. Корнера в этом смысле более радикальна: она предполагает происхождение эндогастеромицетов от гименогастровых в порядке дальнейшей потери агарикоидного облика и трансформации спороносящей ткани [30].

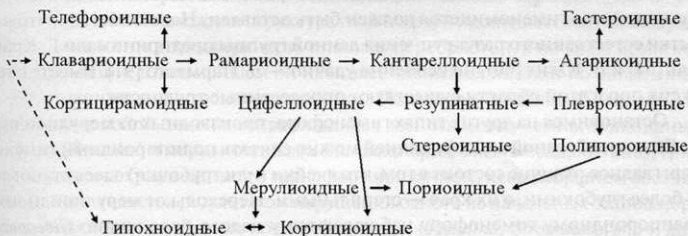
Краткое резюме подобного хода гастеромицетизации попытался дать Х. Тирс в своей примечательной статье «Секотииоидный синдром» [113]. Согласно его предположению, среди агарикоидных грибов, приспособляющихся к обитанию в условиях открытых пространств, шел отбор форм, которые защищают гимений от потери влаги. Наиболее эффективна она при фиксации одной из ювенильных стадий развития спорокарпа, а именно стадии с нерас-

крывшейся шляпкой. На ней была утеряна способность к активному отбрасыванию спор (следует отметить, что это происходило независимо в различных группах агариков, охваченных «секотиоидным синдромом»). При утере активного отбрасывания спор ножка утратила свои селективные преимущества; она сохранилась у некоторых форм лишь в виде колумеллы среди глебы. Потеря ножки постепенно приводила многие грибы к образованию плодовых тел внутри почвы; в связи с утерей ножки стало возможным и полностью ангиокарпное развитие гименофора, сформировался типичный гастероидный базидиокарп. Развитие же гименофора под перидием привело к превращению его в систему не связанных между собою лакун.

У довольно просто устроенных белоспоровых агарикоидных грибов (например, *Lentinus tigrinus* (Bull.: Fr.) Fr.) также можно индуцировать мутации, ведущие к образованию секотиоидных базидиокарпов [52, 53]. Время от времени такие мутации проявляются и в природе, однако в текущих условиях они не поддерживаются естественным отбором.

Таким образом, в свете изложенной нами концепции основные тренды трансформации плодовых тел в эволюции гомобазидиомицетов можно отобразить в виде следующей схемы.

БАЗИДИОМЫ



Форма гименофора. Взгляды на эволюцию гименофора базидиомицетов также расходятся. Несомненно, у первых гомобазидиомицетов гименофор должен был быть гладким палисадообразным слоем. Такой тип наблюдается, с одной стороны, у клавиариоидных грибов с отрицательно геотропическими, вертикально растущими базидиомами, с другой стороны, — у имеющих распростертые по субстрату положительно геотропические базидиомы грибов, относимых со времен В. Гертера [51] к большому семейству *Corticaceae* [21, 41, 44, 49, 58, 59, 79, 91] и др. Примечательно, что последнюю группу наиболее часто рассматривали в качестве исходной в эволюции гомобазидиомицетов, а возможность вторичного возврата к гладкой поверхности гименофора в ходе эволюции отрицалась.

Однако с течением времени накапливались и другие факты, заставляющие по-иному взглянуть на, казалось бы, уже прочно установившиеся концепции.

Прежде всего, некоторое беспокойство у систематиков, придерживающихся «классических» воззрений, стали вызывать цифеллоидные грибы, редуцированное состояние гименофора которых все же нельзя было отрицать. С другой стороны, у многих «гемиагарикоидных» грибов (*Tricholomataceae*, *Lentinaceae*, *Paxillaceae*, *Gomphidiaceae* и др.), как и у кантареллоидных, также вполне очевидна тенденция к образованию перемычек между пластинками или радиальными складками с образованием ячеистого либо сетчатого гименофора. Эта тенденция особенно ярко выражена у деревообитающих грибов. При переходе же плодовых тел от латеральных к резупинатным (перевернутым с дорсальным прикреплением) радиальная ориентация пластинок (складок) полностью теряется, анастомозы становятся вполне «равноправными» элементами образующегося таким образом мерулиоидного (складчато-извилистого) гименофора. В правомерности приведенного объяснения легко можно убедиться, рассмотрев варибельность гименофора *Serpula panuoides* (Fr.: Fr.) Zmitr. и *S. olivacea* (Schwein.) Zmitr. в зависимости от прикрепления базидиом к субстрату. Мерулиоидный же гименофор в определенных условиях может переходить в почти гладкий или гладкий. У некоторых видов (*Serpulomyces borealis* (Romell) Zmitr., *Amylocorticium molle* (Fr.: Fr.) Spirin et Zmitr.) изначально мерулиоидный гименофор способен разглаживаться при высыхании.

Таким образом, взгляд на кортициевые грибы как гомогенное примитивное семейство гименомицетов должен быть оставлен. Надо отметить, что попытки естественного разукрупнения данной группы предпринимали Г. Крайзель [64] и В. Юлих [60], но особенно удачно — Э. Пармасто [91]. Вместе с тем до сих пор в этой области существуют определенные трудности.

Остановимся на других типах гименофора, производных от мерулиоидного. Его своеобразной модификацией можно считать полипороидный гименофор: главное отличие состоит в том, что ячейки (или трубочки) здесь становятся более глубокими, а их края — стерильными. Переходы от мерулиоидного к полипороидному гименофору наблюдаются у целого ряда видов: *Gloeoporus pannocinctus* (Romell) J. Erikss., *Ceriporia tarda* (Berk.) Ginns, *Oxyporus latemarginatus* (Dur. et Mont.) Donk, *Castanoporus castaneus* (Lloyd) Ryvarden. Однако пластинчатый гименофор в некоторых линиях развития может превращаться в полипороидный, минуя мерулиоидную стадию. Ряд примеров можно найти среди *Lentinaceae*, в котором встречаются виды, характеризующиеся множественными анастомозами между пластинками; другие представители имеют уже ячеистый (фаволидный) гименофор.

Аберрантными формами полипороидного гименофора будут лабиринто-видный (дедалеоидный), переходящий в некоторых случаях в радиально-пластинчатый (*Daedaleopsis*, *Lenzites*, *Cerrena*, *Gloeophyllum*), ирпексовидный (трубочки расщепляются с образованием зубцов или скребковидных пластин, расположенных беспорядочно (*Irpex*), радиально (*Antrodiella*, *Trichaptum* spp.) или концентрически (*Cyclomyces*). Для специалистов полипороидный характер этих девиаций достаточно очевиден ([1] и др.), хотя в аспекте параллелизма

формообразования с *Lentinaceae* этот факт, насколько нам известно, в литературе не обсуждался. Вместе с тем вторичное образование пластинок полипоридными грибами вполне можно расценивать как атавистический акт, свидетельство существования сегмента наследственной памяти, ответственного за образование радиально ориентированных элементов гименофора.

Определенную проблему представляет гименофор *Schizophyllum*, который одни авторы расценивают как дериват пластинчатого (типа *Lentinaceae* [95]), другие — как полицифеллоид [24, 40, 41, 48, 106], третьи — как видоизмененный мерулиоидный [82, 83, 108]. Очевидно, что эти три идеи можно согласовать между собой. Поскольку и цифеллоидный, и мерулиоидный гименофоры связаны происхождением с радиально-пластинчатым (радиально-складчатый), логично предположить, что гименофор *Schizophyllum* представляет собой весьма специализированный, приспособленный к спороношению в засушливых условиях, изначально агарикоидный или мерулиоидный гименофор. Морфогенез *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. активно изучался и изучается, однако интерпретации результатов экспериментов различными авторами диаметрально противоположны. Например, Л.Ф. Горовой [6] считает, что полицифеллоидная структура плодовых тел этого гриба формируется изначально. Дж. Стальперс [108], наоборот, указывает, что зародыши базидиом *Sch. commune* являются одинокими куполообразными, напоминающими таковые *Auriculariopsis ampla* (Lév.) Maire, а более сложная структура гименофора проявляется на последующих стадиях, когда его поверхность становится ребристой, а по краю возникают инвагинации; в дальнейшем он начинает члениться на доли по обозначившимся внешним и внутренним границам. По нашему мнению, *Schizophyllum* представляет собой одно из сохранившихся звеньев между гемиагарикоидными (вроде *Panellus*) и мерулиоидными (*Auriculariopsis*, *Plicaturopsis*, *Merulius*) грибами, причем сохранившимся в трансформированном, ксероморфном состоянии, которое является результатом нарушения одного из начальных этапов морфогенеза базидиомы. Другие полицифеллоиды (*Fistulina*, *Stromatoscypha* и др.) также представляют собой вторичные продукты становления полипоридного и мерулиоидного типов гименофора.

Необходимо обсудить также происхождение шиповидного гименофора. В большинстве случаев трактовать его возникновение в свете предположения об усложнении гладкого гимения будет не вполне корректным: при изначально «фонтанной» гифальной структуре, характерной для отрицательно геотропических базидиом, увеличение гимениальной поверхности путем образования складок было бы более экономичным. Изучение варьирования гименофора и структуры трамы у различных представителей родов *Phlebia*, *Byssomerulius*, *Phanerochaete*, *Huiphoderma*, *Huiphodontia* заставило нас прийти к выводу, что шиповидный гименофор лучше связывать происхождением с мерулиоидным через флебиоидный и радулоидный (скребковидный). Последний эволюционировал в двух направлениях: через бугорчатый к гладкому и одонтоидному, который, в свою очередь, мог как прогрессировать (формирование псевдоци-

стидного стержня, удлинение шипов), так и деградировать до грандиозидного, мучнистого и гладкого. Из складчатого или пластинчатого следует вывести также шиповидный гименофор ежевиков, имеющих ножку. Ирпексовидный гименофор, как отмечалось ранее, связан с полипориидным (*Trameteae—Irpex—Steccherinum*).

Ниже мы представляем схему возможной трансформации гименофора в эволюции гомобазидиомицетов.



Суммируя сведения об эволюции макроструктуры плодовых тел гомобазидиомицетов, следует отметить ее конвергентную природу. Способность к формированию как отрицательно, так и положительно геотропических (резупинатных) базидиомах наблюдается практически во всех филумах базидиальных грибов и имеет явно выраженный приспособительный характер (здесь уместно провести параллель с некоторыми группами багрянок, в которых также можно встретить близкородственные корковидные и коралловидные формы). Сказанное выше во многом справедливо и по отношению к эволюции формы гименофора.

Гифальная структура. Для выяснения филогенетических взаимоотношений между таксонами некоторую информацию могут дать особенности гифальной структуры базидиомы. После работ Е. Корнера [25, 26, 28] в морфологию базидиомицетов было введено понятие гифальной системы (мономитической, димитической, тримитической). Тип гифальной системы начали рассматривать в качестве таксономического признака, однако вскоре стало очевидным, что его успешное использование возможно только в сочетании с другими микропризнаками. Потеря гифами плазматического содержимого с образованием склерифицированных элементов характерна практически для всех групп гомобазидиальных грибов — клавириодных, гастероидных, агарикоидных (особенно деревообитающих), полипориодных, стереоидных, однако различные группы имеют собственную специфику дифференциации гиф;

известное значение для систематики может иметь и их пигментация [19]. Пример наиболее удачного использования особенностей гифальной структуры базидиомы при выяснении вопросов систематики и филогении группы можно видеть при сравнительном изучении димитических *Lentinaceae* и *Polyporaceae*.

По существу, никаких анатомических различий между пластинчатыми *Lentinus*, *Pleurotus*, *Phyllotopsis* и трубчатыми *Polyporus* или *Favolus* выявить невозможно. Этот факт стал очевиден для систематиков уже к середине минувшего столетия (во многом благодаря работам Е. Корнера), что отразилось и на систематических интерпретациях *Lentinaceae* (опускаем обширную литературу по этому вопросу, ограничившись лишь ссылкой на Л. Станковикову [111]). Однако многочисленные параллелизмы с *Lentinaceae* в микроскопической структуре базидиом обнаруживаются не только у грибов, которые теперь принято относить к *Polyporaceae* s. str., а также у траметоидных и фомитоидных полипорусов. Концепция *Polyporaceae* без траметоидного и фомитоидного элементов очень узка ввиду наличия групп родов, представляющих непрерывную гамму переходов особенностей микроструктуры: *Polyporeae* — [*Microporus*, *Xerotus*, *Dichomitus*] — *Trameteae* — [*Hexagonia*, *Daedaleopsis*] — *Fomitaeae*.

Особенности внутреннего строения гиф, как правило, не используются в систематике, хотя на их основе (наличие адвентивных септ), например, был выделен род *Pseudocraterellus* [31, 97]. Значение наличия-отсутствия пряжек в таксономических построениях уже обсуждалось выше; иногда большую ценность для систематики представляет характер этих структур. Например, для *Coniophora* и некоторых *Phanerochaete* характерны множественные пряжки при одной септе; у видов родов *Serpula*, *Amylocorticium*, *Ceraceomyces*, *Parmastomyces* пряжки имеют центральное отверстие в виде небольшого глазка.

Некоторые исследователи одним из важных таксономических признаков считают наличие в базидиокарпе дифференцированной глиофорной системы (глеоцистиды, псевдоцистиды, макроцистиды, глеоплериодные гифы, млечные каналы, везикулы). В частности, на основании наличия глеоцистид и глиофорных гиф, а также амилоидности споровых оболочек Дж. Сталперс объединил ряд самых разнообразных агарикоидных, клавариоидных и кортициоидных таксонов в единый порядок *Hericiales* [110]. Однако, на наш взгляд, роль глеоплериодных элементов плодовых тел грибов, в сущности являющихся аналогами секреторных образований водорослей и высших растений [30, 33], в систематике сильно преувеличена. Помимо «*Hericiales*» эти элементы могут быть выражены в различных, не связанных непосредственным родством таксонах (*Clavulicium*, *Gomphus*, *Russula*, *Mycena*, *Albatrellus*, *Inonotus*, *Anrotdia*, *Cylindrobasidium*), у большинства же гомобазидиомицетов глеоплериодные гифы полностью редуцированы. На самом деле данный признак никак не скоррелирован с другими, в частности с амилоидностью спор (в этом отношении достаточно проанализировать распространение двух упомянутых признаков в парах ближайших родов: *Stereum*—*Peniophora*, *Aleurodiscus*—*Corticium*,

Dichostereum—Scytinostroma). Реакция же содержимого глеоцистид с сульфоальдегидом, на которую многие систематики первоначально возлагали большие надежды, оказалась достаточно вариабельной в зависимости от влажности препарата и возрастной стадии образца иногда даже у одного вида [67].

Все же можно полагать, что у предковых форм гомобазидиомицетов («Proto—Clavulinaceae») система глеоплевроидных гиф была хорошо развита и в ходе эволюции в разных филумах в различной степени сохранялась, модифицировалась или исчезала. При этом в качестве ее дериватов можно рассматривать ряд стерильных элементов гименофора. Изучение особенностей гимениальных элементов (и их переходов) у представителей родов *Stereum*, *Peniophora*, *Metulodontia*, *Oxyporus*, *Subulicystidium*, *Hyphoderma*, *Stecchericum* и других ясно показывает, что лампроцистиды и различные лептоцистиды (густящие и потерявшие эту способность), а также всякого рода «цисты» связаны взаимопереходами с глеоцистидами и везикулами, тогда как тубулярные цистиды, метулоиды, щетинки демонстрируют определенное сходство с псевдо- и макроцистидами.

Особенности основного элемента гимения — базидий (как и базидиоспор) — действительно играют важную роль в систематике, хотя необходимо отметить, что их филогенетическая ценность существенно варьирует в зависимости от «фона», определяемого спецификой эволюционных тенденций того или иного филума. Форма гомобазидии — признак весьма обманчивый. Так, сходные в кариологическом отношении внешний облик базидий *Clavulinaceae*, *Cantharellaceae* и *Sistotremataceae* сильно различается, при этом базидии *Cantharellaceae* удивительно напоминают длинные хиастобазидии некоторых стереоидных грибов (например, *Veluticeps*), базидии *Sistotrema* — субурниформные хиастобазидии *Hyphodontia*, а базидии *Clavulicium* — подобазидии *Radulomyces*. В то же время во многих случаях определенная форма базидий коррелирует с другими группами признаков и тогда мы имеем дело с хорошо определяемыми естественными группами грибов.

Если пытаться выделить какие-то общие закономерности трансформации морфологии гомобазидий, то следует, вероятно, исходить из очевидных фактов: для отрицательно геотропических грибов с гладким или везикульным гименофором характерны удлиненные цилиндрические базидии; на пластинчатом и трубчатом гименофорах отрицательно и положительно геотропических плодовых тел развиваются более короткие булавовидные базидии, причем во многих группах грибов, не связанных близким родством, они имеют общую тенденцию к расширению и уменьшению Q. У положительно геотропических грибов с гладким гименофором в развитии базидий (как и других элементов гимения) можно проследить одну общую закономерность: все они в большей или меньшей степени стремятся к ориентации вдоль субстрата. Эта тенденция максимально выражена у *Xenasma*-подобных грибов с плевробазидиями, а иногда также и многокоренными цистидами. В этой связи нельзя согласиться с развиваемой Ф. Обервинклером в ряде работ [87—89] теорией о первичнос-

ти плевробазидии в эволюции гомобазидиомицетов. Центральную перетяжку, выраженную во многих типах гомобазидий, лучше интерпретировать как границу между про- и метабазидиальным сегментами, но не как усеченное гифальное окончание, как считает цитируемый автор.

Особенности спор (форма, размеры, окраска, характер оболочки) также чрезвычайно важны в систематике гомобазидиомицетов, однако при использовании этого признака еще опаснее пренебрегать особенностями плана строения классифицируемых организмов. Поясним это на положительном и отрицательном примерах.

Известно, что в настоящее время *Polyporaceae* и *Lentinaceae* сближаются на основании особенностей гифальной системы, формы и размеров базидий, характерных метулоидов и гифальных пег, имеющих у отдельных видов, а также характерной для многих видов тенденции к удлинению спор от эллипсоидальных или цилиндрических до веретеновидных или удлинненно-миндалевидных. В данном случае особенности спор хорошо гармонируют с комплексом других признаков, определяющих специфику данной группы грибов. Противоположный пример — выделение М. Локеном [72] по существу на основании лишь одного признака — тонкостенных неорнаментированных спор — отдельного порядка агарикоидных грибов *Mycenales*.

Утолщение, меланизация и орнаментация споровой оболочки — явления весьма заурядные в эволюции самых различных групп растительного мира. Конвергенция здесь возможна даже у представителей различных фил (например, *Zygomycota*—*Mucorales* и *Eumycota*—*Boletogastreae*). В связи с этим вряд ли оправданными были бы изначальное (от основания дерева) разведение темно- и светлоспоровой линий развития агарикоидных грибов [75], тем более, что связь ряда светло- и темноспоровых агариковых очевидна [114], сближение различных групп амилоидноспоровых *Aphyllophorales* [101, 110], «спороцентрический» подход при решении сложных проблем филогении агарикоидных грибов [72, 73].

Если говорить о возможной эволюционной трансформации формы базидиоспор, следует отметить, что в уже в онтогенезе споры выражена явная тенденция к ее удлинению [27]; в разных группах баллистоспоровых (и статизмоспоровых) гомобазидиомицетов в зависимости от экологических условий, в которых происходило становление тех или иных таксонов, фиксировалась определенная стадия удлинения. У гастероидных статизмоспоровых грибов базидиоспоры, как правило, шаровидные или имеют форму правильного эллипсоида. Для баллистоспоровых грибов правильно шаровидные споры весьма нехарактерны. Обычно они в большей или меньшей степени вытянуты по продольной оси; наиболее типичны для всех групп эллипсоидальные неравнобокие споры. По превышению в продольном направлении некоторой критической длины (обычно $Q > 2,5-3,0$) проявляются тенденции к некоторому изгибанию споры (аллантоидная или сигмоидная форма), либо к концентрации массы вокруг экваториальной плоскости (веретеновидная форма), реже — на

одном из полюсов (грушевидная или миндалевидная формы). Другая закономерность — существование общей корреляции между размером спор и длиной базидий. Во многих эволюционных линиях проявляется закономерность уменьшения базидий и «мельчания» спор: *Merulius—Gelatoporia—Skeletocutis; Trameteae—Diplomitoporus; Serpula—Parmastomyces* и др.

Филогенетические линии *Homobasidiomycetes*

Принимая во внимание все вышеизложенное, можно попытаться сделать некоторые предположения о вероятном ходе филогенеза *Homobasidiomycetes*.

На рис. 1 представлено возможное филогенетическое древо гомобазидиомицетов, дающее представление о происхождении и удаленности от общего архетипа крупных групп данного класса, объем и диагностические признаки которых даются в таблице.

Как видно из таблицы, максимальное число архетипических особенностей сохранилось у грибов порядка *Cantharellales*. Эта небольшая группа характеризуется базидиями примитивного строения (стихобазидиями), несущими неустановившееся число базидиоспор (2—8), и гифами с неперфорированными парентосомами. Практически все представители группы демонстрируют тенденцию к образованию отрицательно геотропических базидиом (включая некоторых представителей *Sistotrema* и *Trechispora*, в норме характеризующихся распростертыми базидиомами).

Неперфорированные парентосомы характерны также для другой примитивной группы, *Hymenochaetales*, включающей, согласно современным данным [61, 66], помимо таксонов с ксантохроидной тканью и щетинковидными элементами, такие роды, как *Hyphodontia*, *Oxyporus*, *Trichaptum*, *Basidoradulum*. Базидии в этой группе являются уже хиастическими, но у многих представителей они сохраняют субурновидную форму. Архетип группы, вероятно, сравним с тропическим родом *Clavarichaete*, характеризующимся клавириоидными базидиомами, 6-споровыми базидиями и траматическими щетинками. Сестринской группой гименохетовых грибов являются *Lachnocladiales*, отличающиеся наличием скелетных гиф с более или менее дихотомическим (арбориформным) ветвлением, декстриноидной реакцией у многих видов и декстриноидными либо амилоидными спорами у большинства представителей.

Порядок *Gomphales*, характеризующийся уже перфорированными парентосомами, утриформными хиастобазидиями и в большей или меньшей степени толстенными, нередко орнаментированными спорами, также филогенетически связан с *Cantharellales*. Об этом свидетельствуют множественные параллелизмы между такими таксонами, как *Clavulina (Cantharellales)—Clavaria (Gomphales); Craterellus (Cantharellales)—Gomphus* и некоторыми другими.

Сравнительно-морфологический анализ свидетельствует в пользу очень большой вероятности того, что именно с этой группой связана большая филогенетическая радиация *Homobasidiomycetes (Boletales—Russulales—Agaricales)*. Все упомянутые группы, подобно *Gomphales*, имеют хиастобазидии с более или ме-

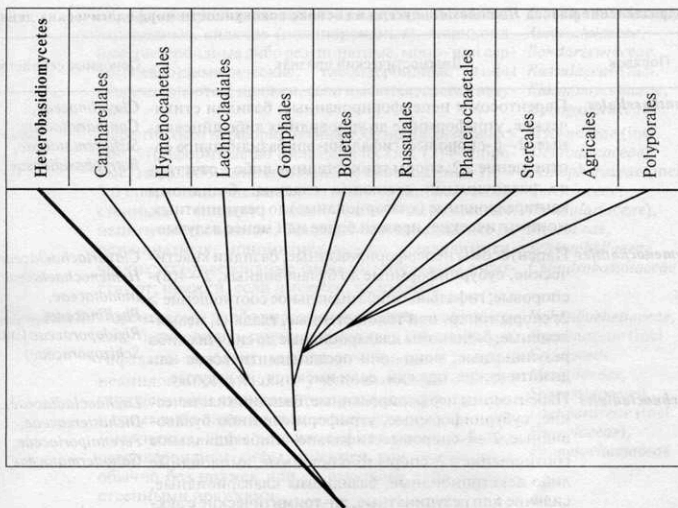


Рис. 1. Возможная кладистическая интерпретация морфологической радиации гомобазидиомицетов (см. таблицу).

Fig. 1. Possible cladistic interpretation of morphological radiation of *Homobasidiomycetes* (see table).

нее выраженной центральной перетяжкой — мешковидной (утриформные) или булавовидной формы, у многих агарикоидных и boletoидных таксонов со «вздвухтой» (по терминологии [87, 89]) эпибазидиальной частью [105, 109]. Это лидирующий по количеству видов филум, развитие которого шло главным образом в сторону освоения напочвенных местообитаний, хотя в различных группах наблюдаются достаточно успешные попытки освоения древесного субстрата.

Грибы семейства *Tricholomataceae* в своих существенных особенностях сохранили *Cantharellus*-подобный план строения, хотя в различных эволюционных линиях семейства можно наблюдать тенденции его трансформации как в сторону усложнения, так и упрощения (например, цифеллизация, образование стереоидных форм).

Вопрос о монофилии *Agaricales* остается открытым. Если постулировать вариант монофилии, группу можно связывать происхождением с предковыми формами *Leucopaxillaceae* (*Russulales*). В этом случае *Hygrophoraceae*, как и темноспоровые таксоны, будут выводиться из *Tricholomataceae* (предельно упрощая вопрос, можно предположить такие линии, как *Omphalina*—*Hygrophoraceae*, *Phaeolepiota*—*Cortinariaceae* или *Catathelasma*—*Agaricaceae*). При постулировании полифилии вполне допустимо укоренение *Tricholomataceae* в области дивергенции *Boletales/Russulales* (*Leucopaxillaceae*), тогда как

Подразделение класса *Homobasidiomycetes* на основе совокупности морфологических данных

Порядок	Диагностический признак	Основные семейства
<i>Cantharellales</i>	Парентосомы перфорированные; базидии стихические, утриформные до урновидных либо яйцевидные, 2—6-споровые; гифально-эпизидиальное соотношение ≥ 2 ; споры тонкостенные либо с отчетливо различными стенками, гладкие; базидиомы кантареллоидные (клавариоидные) до резупинатных, мономитические; пражки более или менее вздутые	<i>Clavulinaceae</i> , <i>Cantharellaceae</i> , <i>Sistotremales</i> , <i>Botryobasidiaceae</i>
<i>Hymenochatales</i>	Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, субурниформные до булавовидных, 2—4(6)-споровые; гифально-эпизидиальное соотношение ≥ 2 ; споры тонко- или толстостенные, гладкие, неамилоидные; базидиомы клавариоидные до сидячих либо резупинатные, моно- или псевдодимитические или димитические; пражки, если имеются, не вздутые	<i>Clavariachaetaceae</i> , <i>Hymenochaetaceae</i> , <i>Inonotaceae</i> , <i>Phellinaceae</i> , <i>Rigidoporaceae</i> (incl. <i>Schizoporaceae</i>)
<i>Lachnocladiales</i>	Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, субурниформные, утриформные либо булавовидные, 2—4-споровые; гифально-эпизидиальное соотношение ≥ 2 ; споры тонкостенные, амилоидные либо декстриноидные; базидиомы клавариоидные, сидячие или резупинатные, ди-тримитические с декстриноидными, часто характерно разветвленными скелеталями и глеоплероидными гифами; пражки, если имеются, не вздутые	<i>Lachnocladiaceae</i> , <i>Dichostereaceae</i> , <i>Perenniporiaceae</i> , <i>Ganodermataceae</i>
<i>Gomphales</i>	Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, отчетливо утриформные, 2—6-споровые; гифально-эпизидиальное соотношение ≥ 2 ; споры со слегка утолщенной стенкой либо толстостенные, Мельцер-негативные; базидиомы клавариоидные, гастероидные или резупинатные, мономитические либо псевдодимитические, пражки открытые, вздутые, реже не вздутые	<i>Gomphaceae</i> , <i>Ramariaceae</i> , <i>Xenasmataceae</i> , <i>Clavariaceae</i> , <i>Atheliaceae</i> , <i>Cyphellaceae</i> s. str., <i>Hyphodermataceae</i> , <i>Thelephoraceae</i> , <i>Clathraceae</i> , <i>Phallaceae</i> , <i>Hysterangiaceae</i> , <i>Singeromycetaceae</i>
<i>Boletales</i>	Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, утриформные до булавовидных или гастероидных, (2)4-споровые; гифально-эпизидиальное соотношение ≥ 2 ; споры Мельцер-позитивные, со слегка утолщенными стенками или толстостенные, гладкие либо орнаментированные, обычно пигментированные; базидиомы агариикоидные до резупинатных или гастероидные, мономитические до саркотримитических; глеоплероидные гифы имеются либо отсутствуют; пражки, если имеются, более или менее вздутые	<i>Gomphidiaceae</i> (incl. <i>Rhizopogonaceae</i>), <i>Paxillaceae</i> (incl. <i>Meiorganaceae</i> , <i>Amylocorticaceae</i>), <i>Coniophoraceae</i> , <i>Boletaceae</i> (incl. <i>Xerocomaceae</i>), <i>Strobilomycetaceae</i> , <i>Sclerodermataceae</i> , <i>Astraeaceae</i>
<i>Russulales</i>	Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, булабовидные, 4-споровые; гифально-эпизидиальное соотношение ? 2; споры более или менее амилоидные, обычно орнаментированные, как прави-	<i>Leucopaxillaceae</i> , <i>Albatrellaceae</i> (incl. <i>Amylosporaceae</i>), <i>Hericiaceae</i> (incl.

- ло, со слегка утолщенными стенками; базидиомы клавариоидные, сидячие (полипороидные), агарикоидные, гастероидные либо резупинатные, моно- или сарко(псевдо)димитические; глеоплероидные гифы обычно имеются; пряжки, если имеются, слегка вздутые
- Stereales** Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, утриформные до цилиндрических, (2)4-споровые; гифально-эпизаидиальное соотношение 1,5—3,0 споры амилоидные либо неамилоидные, тонкостенные, гладкие или слабо шероховатые, не пигментированные; базидиомы агарикоидные до резупинатных, мономитические до псеводимитических; глеоплероидные гифы имеются либо отсутствуют; пряжки, если имеются, не вздутые
- Phanerochatales** Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, булавовидно-цилиндрические, (2)4-споровые; гифально-эпизаидиальное соотношение ≥ 2 ; споры неамилоидные, гладкие, у многих видов со слегка утолщенными стенками; плевротоидные до резупинатных либо сидячие, мономитические до саркотримитических, гифы ветвящиеся под прямым углом; глеоплероидные гифы, имеются или отсутствуют; обычно без пряжек или со вздутыми либо множественными пряжками
- Agaricales** Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, утриформные до булавовидных или гастероидных, (2)4-споровые; гифально-эпизаидиальное соотношение ≥ 2 ; споры Мельцер-негативные, тонкостенные либо со слегка утолщенными стенками, пигментированные или без пигментации; базидиомы агарикоидные до резупинатных либо гастероидные, мономитические до тримитических; глеоплероидные гифы имеются или отсутствуют; пряжки, если имеются, невздутые.
Ср. *Boletales* и *Gomphales*
- Polyporales** Парентосомы перфорированные; базидии хиастические, субутриформные до булавовидных, 4-споровые; гифально-эпизаидиальное соотношение ≥ 2 ; споры неамилоидные, как правило, тонкостенные и гладкие, не пигментированные; базидиомы плевротоидные до сидячих либо резупинатные, обычно ди- и тримитические; пряжки обычно имеются, невздутые
- Gloeocystidiellaceae*,
Auriscalpiaceae,
Bondarzewiaceae,
Russulaceae (incl.
Elasmomycetaceae,
Hybogasteraceae)
Mycenaceae (incl.
Aleurodisciaceae),
Peniophoraceae (incl.
Corticaceae,
Punctulariaceae),
Stereaceae,
Schizophyllaceae,
Cylindrobasiidiaceae
- Hohenbueheliaceae*,
Fistulinaceae (incl.
Grifolaceae,
Meripilaceae,
Sparassidaceae),
Laetiporaceae (incl.
Phaeolaceae),
Phanerochataceae
- Tricholomataceae*
(incl. *Xerulaceae*,
Podoscyphaceae,
Laccariaceae (incl.
Hydnangiaceae),
Hygrophoraceae,
Catathelasmataceae,
Amanitaceae, *Pluteaceae*,
Entolomataceae,
Agaricaceae (incl.
Secotiaceae, *Podaxaceae*),
Battareaceae,
Tulostomataceae,
Lycoperdaceae, *Nidulariaceae*, *Copriniaceae*,
Bolbitiaceae,
Strophariaceae,
Cortinariaceae (incl.
Crepidotaceae),
Hymenogastraceae,
Gastrosporiaceae
- Polyporaceae*
(incl. *Lentinaceae*,
Cortolaceae,
Fomitaceae),
Irpiciaceae,
Fomitopsidaceae

Hygrophoraceae (ales) и *Cortinariaceae* (ales) несколько «ниже» — в области *Gomphales* (здесь имеет смысл обратить внимание на ряд параллелизмов в парах *Hygrophoraceae*—*Clavariaceae*, *Entolomataceae*—*Clavulinopsis*, *Cortinariaceae*—*Ramariaceae*). В этом случае и темноспоровые таксоны можно укоренить «ниже» *Tricholomataceae* (имеется несколько возможностей связать эти линии с *Cortinariaceae* либо *Paxillaceae*).

Различные группы *Agaricales* вовлекались в процесс гастеромицетизации, именно здесь следует искать корни такой крупной группы гастеромицетов, как *Lycoperdaceae*.

Порядок *Polyporales* связан происхождением с *Clitocybe*-подобными *Tricholomataceae* (*Clitocybe*—*Pleurotus*—*Lentinus*—*Polyporus*—*Trametoideae*), тогда как другая группа деревообитающих грибов — *Stereales*—связана с предковыми формами *Russulales* (наиболее близким к архетипу группы является *Cantharellula* из семейства *Leucopaxillaceae*). Вероятно, на самом раннем этапе эволюции обособились две филогенетические линии *Stereales*: (I) *Cantharellula*—*Mycenaceae*—*Peniophoraceae* (*Stereaceae*) и (II) *Cantharellula*—*Sarcomyxa*—*Cylindrobasidiaceae* и *Schizophyllaceae* (*Meruliaceae*). К порядкам *Polyporales* и *Stereales* примыкает небольшая группа *Phanerochaetales*, укореняющаяся также в области *Leucopaxillaceae*—*Tricholomataceae*. В этой группе наблюдается ряд параллелизмов с *Albatrellaceae*, но споры у фанерохетовых Мельцер–негативные, гифально-эпизидиальное соотношение не превышает 2, а в ткани встречаются характерно ветвящиеся под прямым углом гифы. Совсем недавно в эту группу был перенесен ряд саркотримитических полипорусов, таких, как *Abortiporus*, *Grifola*, *Osteina*, *Pilatoporus* [117].

II. «МОЛЕКУЛЯРНОЕ» ДРЕВО

К настоящему времени реально построено несколько глобальных молекулярных кладограмм *Homobasidiomycetes*: консенсусное древо генов ядерной и митохондриальной SSU rDNA [53, 54] и несколько деревьев, основанных на сравнительном изучении генов ядерной LSU rDNA [68, 76]. Известна попытка построения глобального древа на основании сравнения ITS-области rDNA [20], хотя эта область не является консервативной и не удовлетворяет основному требованию молекулярной доктрины.

Общей особенностью упомянутых деревьев является их укоренение в области *Auriculariales*—*Dacryomycetales* и облик топологии: наиболее длинные ветви формируют кантареллоидный и гомфоидно-фаллоидный кластеры, над ними обычно надстраивается гименохетоидный кластер, тогда как «крону» образуют изначально агарикоидные группы, по которым рассеиваются различные кортициоидные и гастероидные таксоны.

Общими на SSU и LSU rDNA кладограммах являются болетоидный, зуагарикоидный, гименохетоидный и руссулоидный кластеры. Имеются, однако, и различия.

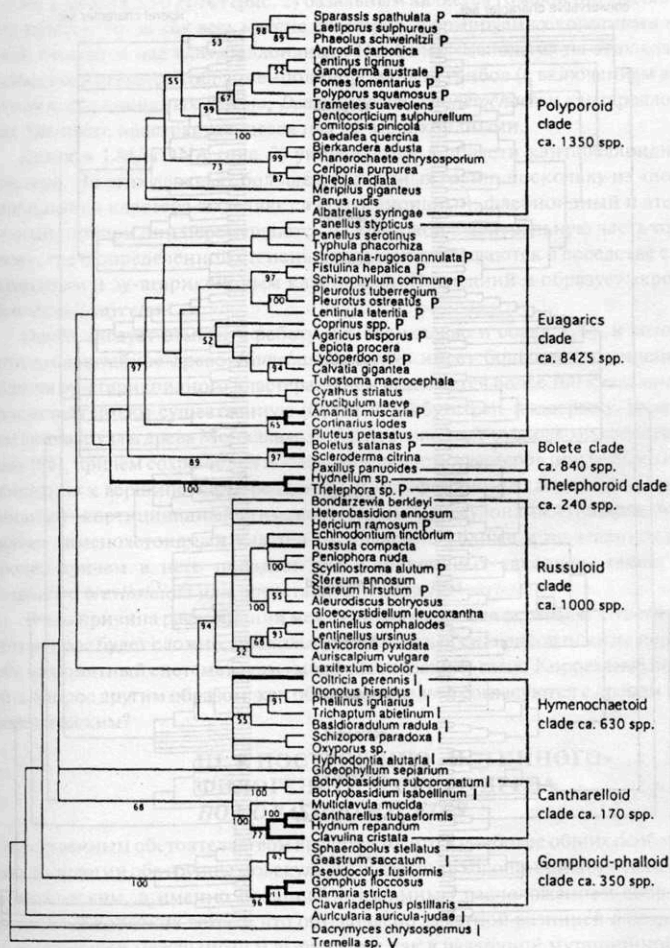


Рис. 2. Консенсусное nucSSU/mtSSUrDNA древо (по [54]). Полу жирными линиями выделены микорризные таксоны. Парентосомы: P — перфорированные, I — неперфорированные, V — везикулярные (тремеллоидные)

Fig. 2. Consensus nusSSU/mtSSUrDNA tree (after [54]): bold lines indicate mycorrhizal taxa. Parenthosemes: P — perforated, I — not perforated, V — vesicular (tremelloid)

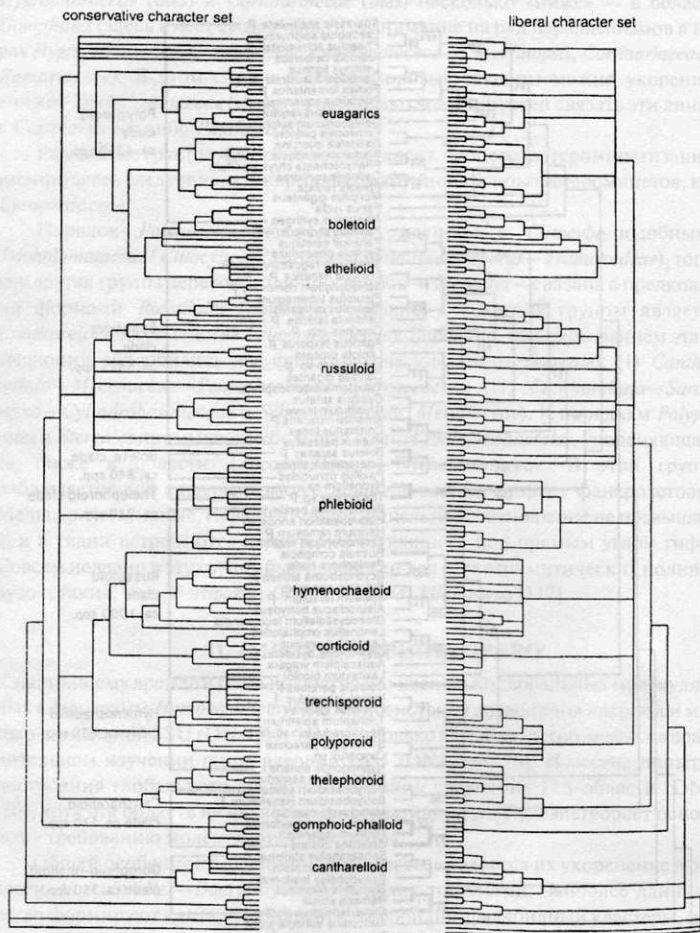


Рис. 3. Консенсусное нукLSUrDNA древо [68]

Fig. 3. Consensus nuclSUrDNA tree

На деревьях *SSU rDNA* (рис. 2) базальным является гомфоидно-фаллоидный кластер, тогда как весь массив кластеров, формируемых короткими ветвями, гнездится над кантареллоидным. Наиболее «молодым» на этих кладограммах оказывается собрание «полипороидных» грибов (с включением в эту группу кортициоидных *Phlebia*, *Dentocorticium*, *Phanerochaete* и кантареллоидных *Sparassis*), надстраивающееся над эу-агарикоидными.

Деревья *LSU rDNA* (рис. 3) укореняются в области кантареллоидного кластера. На этих деревьях больше компактных групп, поскольку из «полипороидного» кластера выделяются кортициоидный, флебиоидный и ателиоидный, причем они перемещаются из кроновой в центральную часть топологии, где с определенной степенью ротации оказываются в соседстве с болетоидным и эу-агарикоидным кластерами. Последний и образует «крону» *Homobasidiomycetes*.

Особо следует отметить работу Дж. Монкальво и соавт. [76], в которой крупномасштабное дерево *Homobasidiomycetes* имеет большое разрешение в области эу-агарикоидного кластера. В нем выделяется более 100 клад, многие из которых имеют существенную (более 70 %) бутстреп-поддержку. Вместе с тем базовые узлы древа Монкальво в общем совпадают с таковыми древа Ларсона [68], причем сохраняется последовательность кластеров при ветвлении от основания к вершине: кантареллоидный—гомфоидно-фаллоидный—телефоидный—кортициоидный—гименохетоидный/руссулоидный (на древе Монкальво гименохетоидный кластер располагается ближе к эу-агарикоидной кроне, причем в него попадает ряд агарикоидных таксонов, таких, как *Omphalina brevibidiata* или представители рода *Rickenella*).

В чем причина расхождений между двумя группами деревьев? Ответить на этот вопрос будет сложно, поскольку темный язык сиквенсов пока не переводим на понятный систематикам «морфологический» язык. Корректнее поставить вопрос другим образом: как оба типа деревьев согласуются с древом морфологическим?

III. К ПОСТРОЕНИЮ «ИСТИННОГО» ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО ДРЕВА *HO M O B A S I D I O M Y C E T E S*

Существенным обстоятельством является то, что в наиболее общих особенностях топологии обе группы молекулярных деревьев хорошо согласуются с морфологическим, а именно позицией и взаимным расположением собраний длинных и коротких ветвей, что обусловлено заметной разницей в возрасте, существующей между ними и выражается как в различной мутационной насыщенности *rDNA*, так и в существовании соответствующих морфологических маркеров (например, особенности гифальной ультраструктуры).

При этом длинные ветви (появляющиеся из кроновой области *Heterobasidiomycetes*) дают кантареллоидный и гомфоидно-фаллоидный кластеры. Необходимо также подчеркнуть, что и традиционные морфологические,

и ультраструктурные данные подтверждают базальную позицию Cantharellales (включая *Sistotremataceae* и *Botryobasidiaceae*), поскольку эти грибы имеют неперфорированные парентосомы и стихические базидии с неустановившимся числом стеригм.

Наиболее общей причиной различий между разными деревьями является характер дивергенции *Homobasidiomycetes*, который не раз выше по тексту характеризовался как **радиация**. Крупные таксоны гомобазидиомицетов обособились и дивергировали в незначительный временной период (вероятно, в середине—конце мела), после чего развивались параллельно, так что мутационная насыщенность *rDNA* может дать достоверную разбивку древа только на базальную часть и непропорционально крупную вершину (куда относятся подверженная ротации медиальная часть и «крона»), но намного менее достоверно поможет «разрешить» структуру вершинной части.

Таким образом, интерпретация вершинной части молекулярных деревьев гомобазидиомицетов не может быть непосредственной. Следует помнить, что в действительности эти группы не «настраивались» одна над другой в ходе эволюции в результате правильного последовательного ветвления филогенетического древа, а в очень небольшом временном интервале разошлись из области начальной радиации.

Если под этой областью понимать гомфоидно-фаллоидный кластер, становится более или менее понятным, почему бутстреп-поддержка вышестоящих узлов существенно уменьшается (со 100 % кантареллоидного узла до 57 % узла «большой радиации» на кладограмме Ларссона): *rDNA* не хватает разрешения для **достоверной** кластеризации вершинной политомии.

Все изложенное выше подтверждает предположение о том, что основные ветви гомобазидиомицетов ассоциированы с гомфоидной областью, их дальнейшее развитие шло параллельно. Это хорошо согласуется и с филогенией Е. Корнера, постулировавшего кантареллоидного предшественника группы и гомфоидно-агарикоидную радиацию [31], сопровождаемую в отдельных линиях гастромицетизацией и кортициоидной симплификацией, хотя некоторые вопросы, конечно, остаются открытыми. В этой связи утверждения, подобные «gilled mushrooms evolved at least six times, from morphologically diverse precursors» («пластинчатые грибы развивались, по крайней мере, шесть раз из морфологически различных предшественников») [53], нуждаются, вероятно, в некоторой коррекции: более вероятно предположение о существовании нескольких (скажем, шести) линий, где изначально кантареллоидные или агарикоидные предшественники давали всплески образования непластинчатых форм.

Реконструкция филогенеза гомобазидиомицетов далека от завершения. В настоящее время отсутствуют какие-либо серьезные фактологические и методологические предпосылки для скорого окончания этого процесса. Молекулярная систематика, доводы которой всецело завладевали умами систематиков еще несколько лет назад, сегодня вступает в более конструктивную (в от-

ношении всего предшествующего опыта) фазу, чему в немалой степени способствовало появление множества неконгруэнтных молекулярных топологий.

Все больше исследователей понимают: различные молекулярные признаки должны быть **уравнены** в своей значимости как между собой, так и с морфологическими (включая ультраструктурные) признаками, т. е. не рассматриваться в качестве ведущих. Технически это может быть достигнуто путем перекодировки терминальных таксонов молекулярного «древа» в качестве состояний одного признака с последующим включением в общую (молекулярно-морфологическую) матрицу.

Так или иначе, продвижение вперед в данной области следует связывать как с накоплением новых данных (молекулярных и морфологических), так и со следованием одной из важнейших для систематика истин: совокупность признаков всегда больше одного признака — каким бы существенным он ни казался.

1. *Бондарцев А. С.* Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — 1106 с.
2. *Бондарцева М. А.* Эволюционные связи и систематическое положение трутовых грибов (*Polyporaceae* s. lato) // Микология и фитопатология. — 1997. — 31, № 5. — С. 76—83.
3. *Бухгольц В. Ф.* Материалы по морфологии и систематике подземных грибов (*Tuberaceae* и *Gasteromycetes* gr. p.). — Рига, 1902. — 196 с.
4. *Вассер С. П.* Агариковые грибы СССР. — Киев: Наук. думка, 1985. — 184 с.
5. *Горовой Л. Ф.* Влияние света на морфогенез грибов. — Киев, 1989. — 44 с.
6. *Горовой Л. Ф.* Морфогенез пластинчатых грибов. — Киев: Наук. думка, 1990. — 167 с.
7. *Зеров Д. К.* Очерк филогении бессосудистых растений. — Киев: Наук. думка, 1972. — 315 с.
8. *Зерова М. Я., Сосин П. Е., Роженко Г. И.* Определитель грибов Украины. Т. 5: *Basidiomycetes*. 2. — Киев: Наук. думка, 1979. — 565 с.
9. *Змитрович И. В.* Кортициоидные грибы: современная систематика и проблемы филогении // Микология и фитопатология. — 1997. — 31, № 3. — С. 79—91.
10. *Коваленко А. Е.* Современные взгляды на филогенетические связи и систематику агарикоидных грибов // Эволюция и систематика грибов. — 1984. — С. 118—136.
11. *Мухин В. А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. — Екатеринбург: Наука, 1993. — 479 с.
12. *Пармasto Э.* Основные вопросы систематики порядка *Aphyllphorales* // Микология и фитопатология. — 1969. — 3, № 3. — С. 322—330.
13. *Räitviür A. G.* Обзор гетеробазидиальных грибов СССР (в связи с вопросами филогении и микogeографии): Автореферат дис. ... канд. биол. наук. — Тарту, 1964. — 22 с.
14. *Ander P., Marzullo L.* Sugar oxidoreductases and vetatril alcohol oxidase as related to lignin degradation // J. Biotechnol. — 1997. — 53. — P. 115—131.
15. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi: 9thed.* — Wallingford: CABI, 2001. — 655 p.
16. *Arx J. A.* Pilzkunde. — Lehre, 1967. — 356 S.
17. *Arx J. A.* Propagation in the yeasts and yeast-like fungi // The whole fungus. — Ottawa, 1979. — 2. — P. 555—566.
18. *Bauer R., Oberwinkler F., Vánky K.* Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa // Can. J. Bot. — 1997. — 75. — P. 1273—1314.
19. *Besl H., Bresinsky A., Kammerer A.* Chemosystematic der Coniophoraceae // Z. Mykol. — 1986. — Bd. 52. — S. 277—286.
20. *Boidin J., Mugnier J., Canales R.* Taxonomie moleculaire des *Aphyllphorales* // Mycotaxon. — 1998. — 66. — P. 445—491.

21. Bondarzew A., Singer R. Zur Systematik der *Polyporaceae* // Ann. Mycol. — 1941. — 39. — P. 43—65.
22. Chadefaud M. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). Traité de Botanique Systematique // Ed. by M. Chadefaud, L. Emberger. — Paris: Masson et C^{ie} Éditeurs, 1960. — Vol. 1. — 1018 p.
23. Chadefaud M. Sur le «basidies a répétition» des *Repetobasidium* // Rev. Mycol. — 1975. — 39. — P. 173—179.
24. Cooke W.B. The genus *Schizophyllum* // Mycologia. — 1961. — 53. — P. 575—599.
25. Corner E.J.H. The fruitbody of *Polystictus xanthopus* Fr. // Ann. Bot. — 1932. — 46. — P. 71—101.
26. Corner E.J.H. *Fomes* with two systems of hyphae // Trans. Brit. Myc. Soc. — 1932. — 17. — P. 51—81.
27. Corner E.J.H. Variation in the size and shape of spores, basidia, and cystidia in *Basidiomycetes* // New Phytol. — 1947. — 46. — P. 195—228.
28. Corner E.J.H. The construction of polypores I. Introduction // Phytomorph. — 1953. — 3. — P. 152—167.
29. Corner E.J.H. The classification of the higher fungi // Proc. Linn. Soc. London. — 1954. — 165. — P. 4—6.
30. Corner E.J.H. The life of plants. — London: W. Clowes & Sons, 1964. — 315 p.
31. Corner E.J.H. A monograph of cantharelloid fungi. — Oxford: Oxford Univ. Press, 1966. — 255 p.
32. Corner E.J.H. A monograph of *Thelephora* // Beih. Nova Hedwigia. — 1968. — H. 27. — 110 s.
33. Corner E.J.H. Supplement to «A monograph of *Clavaria* and allied genera» // Ibid. — 1970. — H. 33. — 299 p.
34. Corner E.J.H. Merulioid fungi in *Malaysia* // Gdns. Bull. Singapore. — 1971. — 25. — P. 355—381.
35. Demoulin V. The origin of *Ascomycetes* and *Basidiomycetes*. The case for a red algal ancestry // Bot. Rev. — 1974. — 40. — P. 315—345.
36. Donk M.A. Notes on Malaysian fungi // Bull. Bot. Gdns. Buitenzorg. — 1948. — 17. — P. 473—483.
37. Donk M.A. A note on sterigmata in general // Bothalia. — 1954. — 6. — P. 301—302.
38. Donk M.A. Notes on resupinate *Hymenomycetes*. I. On *Pellicularia* Cooke // Reinwardtia. — 1954. — 2. — P. 425—434.
39. Donk M.A. Notes on resupinate *Hymenomycetes*. II. The tulasnelloid fungi // Ibid. — 1956. — 3. — P. 363—379.
40. Donk M.A. Notes on *Cyphellaceae-2* // Persoonia. — 1962. — 2. — P. 331—348.
41. Donk M.A. A conspectus of the families of *Aphyllphorales* // Ibid. — 1964. — 3. — P. 199—324.
42. Donk M.A. Progress in the study of classification of the higher *Basidiomycetes* // Evolution in the higher *Basidiomycetes*. — Knoxville: Tennessee Press, 1971. — P. 3—24.
43. D'Souza T.M., Boominathan K., Reddy C.A. Isolation of laccase gene-specific sequences from white rot and brown rot fungi by PCR // Appl. Environ. Microbiol. — 1996. — 62. — P. 3739—3744.
44. Eriksson J. Studies in the *Heterobasidiomycetes* and *Homobasidiomycetes*—*Aphyllphorales* of Muddus national park in North Sweden. — Uppsala, 1958. — 172 p.
45. Gäumann E. Vergleichende morphologie der Pilze. — Jena: Gustav Fischer, 1926. — 626 S.
46. Gäumann E. Die Pilze. — Basel; Stuttgart: Birkhäuser Verl., 1964. — 541 S.
47. Gilbertson R.L. Wood-rotting fungi of North America // Mycologia. — 1980. — 72. — P. 1—49.
48. Ginns J. *Schizophyllum commune* // Fungi Canadensis. — 1974. — N 42. — 2 p.
49. Hallenberg N., Parmasto E. Phylogenetic studies in species of *Corticaceae* growing on branches // Mycologia. — 1998. — 90. — P. 640—654.
50. Heim R. The interrelationships between the *Agaricales* and *Gasteromycetes* // Evolution in the higher Basidiomycetes. — Knoxville: Tennessee press, 1971. — P. 505—534.
51. Herter W. Pilze. II. *Autobasidiomycetes* // Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. — 1910. — Bd. 6. — S. 1—192.
52. Hibbett D.S., Donoghue M.J. Progress toward a phylogenetic classification of the *Polyporaceae* through parsimony analysis of mitochondrial ribosomal DNA sequences // Can. J. Bot. — 1994. — 73, suppl. 1: sect. E—H. — P. 853—861.

53. Hibbett D.S., Pine E.M., Langer E. et al. Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1997. — 94. — P. 12002—12006.
54. Hibbett D.S., Thorn R.G. Basidiomycota: *Homobasidiomycetes* // The Mycota VII. Part B. — 2001. — P. 121—168.
55. Hyde S.M., Wood P.M. A mechanism for production of hydroxyl radicals by brown rot fungus *Coniophora puteana*: Fe(III) reduction by cellobiose dehydrogenase and Fe(II) oxidation at a distance from the hyphae // Microbiology. — 1997. — 143. — P. 259—266.
56. Jones D.R. Ultrastructure of septal pore in *Uromyces dianthi* // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1973. — 60. — P. 227—235.
57. Jilich H.O. Die Kernteilung in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten // Jahrb. Wiss. Bot. — 1898. — H. 32. — S. 361—388.
58. Jilich W. Monographie der *Athelieae* (*Corticaceae*, *Basidiomycetes*) // Willdenowia. — 1972. — Bh. 7. — 283 S.
59. Jilich W. The genera of the *Hyphodermoideae* (*Corticaceae*) // Persoonia. — 1974. — 8. — P. 59—97.
60. Jilich W. Higher taxa of *Basidiomycetes* // Bibl. Mycol. — Vaduz: J. Cramer, 1982 (1981). — 485 p.
61. Keller J. Atlas des *Basidiomycetes* vus aux microscopes électroniques. — Neuchatel: Union des Societies Suisses de Mycologie, 1997. — 173 p., 324 pl.
62. Khan S.R., Kimbrough J.W., Mims C.W. Septal ultrastructure and the taxonomy of *Exobasidium* // Can. J. Bot. — 1981. — 59. — P. 2450—2457.
63. Kõljalg U., Renvall P. *Hydnellum gracilipes* — a link between stipitate and resupinate *Hymenomycetes* // Karstenia. — 2000. — 40. — P. 71—77.
64. Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. — Jena: G. Fischer Verlag, 1969. — 245 S.
65. Kühner R. *Hymenomycetes* agaricoides, étude générale et classification // Bul. Soc. Linn. Lyon. — 1980. — 49. (No spec.). — 1025 p.
66. Langer E. Evolution of *Hyphodontia* (*Corticaceae*, *Basidiomycetes*) and related *Aphylophorales* inferred from ribosomal DNA sequences // Folia Cryptog. Estonica. — 1998. — Fasc. 33. — P. 57—62.
67. Larsen M.J., Burdall H.H. A consideration of the term *Gloeocystidium* // Mem. N. Y. Bot. Gard. — 1976. — 28. — P. 123—130.
68. Larsson K.-H., Larsson E., Kõljalg U. Evolution of crust-like *Homobasidiomycetes* inferred from nuclear ribosomal DNA sequences 2002. (a manuscript).
69. Lemke P.A. The genus *Aleurodiscus* (sensu lato) in North America // Can. J. Bot. — 1964. — 42. — P. 723—768.
70. Linder D.H. Evolution of the *Basidiomycetes* and its relation to the terminology of the basidium // Mycologia. — 1940. — 32. — P. 419—447.
71. Littlefield L.J., Heath M.C. Ultrastructure of rust fungi. — New York: Acad. Press, 1979. — 277 p.
72. Locquin M.V. Entaxie, taxotropie, néguentropie, valeur et qualité en taxonomie généralisée // Ark'All Communications. — 1981. — F. 2. — P. 45—86.
73. Locquin M. Mycologie générale et structurale. — Paris etc.: Masson, 1984. — 550 p.
74. Martin G.W. The genus *Ceracea* Cragin // Mycologia. — 1949. — 41. — P. 77—86.
75. Miller O.K., Watling R. Whence cometh the agarics? A reappraisal // Evolutionary biology of the fungi. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987. — P. 435—448.
76. Moncalvo J.-M., Vilgalys R., Redhead S.A. et al. One hundred and seventeen clades of euagarics // Molecular Phylog. Evol. — 2003. — 23. — P. 357—400.
77. Moore R.T. An alternative concept of fungi based on their ultrastructure // Recent Adv. Microbiol. — 1971. — 10. — P. 49—64.
78. Moore R.T. An inventory of the phylum *Ustomycota* // Mycotaxon. — 1996. — 59. — P. 1—31.

79. Nannfeldt J.A., Eriksson J. On the hymenomycetous genus *Jaapia* Bres. and its taxonomical position // Svensk Bot. Tidskr. — 1953. — H. 47. — S. 177—189.
80. Nobles M.K. Cultural characters as a guide to the taxonomy and phylogeny of the *Polyporaceae* // Can. J. Bot. — 1958. — 36. — P. 883—926.
81. Nobles M.K. Cultural characters as a guide to the taxonomy of the *Polyporaceae* // Evolution in the higher *Basidiomycetes*. — Knoxville: Tennessee Press, 1971. — P. 169—195.
82. Nordic macromycetes. Vol. 2: *Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales*. — Copenhagen: Nordsvamp, 1992. — 474 p.
83. Nordic macromycetes. Vol. 3: heterobasidioid, aphylophoroid and gastromycetoid *Basidiomycetes*. — Copenhagen: Nordsvamp, 1997. — 444 p.
84. Nuss I. Untersuchungen zur systematischen Stellung der Gattung *Polyporus* // Hoppea. — 1980. — Bd. 39. — S. 127—198.
85. Oberwinkler F. Primitive Basidiomyceten // Ann. Mycol. Ser. II. — 1965. — 19. — P. 17—72.
86. Oberwinkler F. The relationships between the *Tremellales* and *Aphylophorales* // Persoonia. — 1972. — 7. — P. 1—16.
87. Oberwinkler F. Das neue System der Basidiomyceten. Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Stuttgart // Ed. by W. Frey et al. — New York: Fischer Verlag, 1977. — S. 59—105.
88. Oberwinkler F. Was ist ein Basidiomycet? // Z. Mykol. Stuttgart — 1978. — Bd. 44. — S. 13—29.
89. Oberwinkler F. The significance of the morphology of the basidium in the phylogeny of *Basidiomycetes* // Basidium and basidiocarp / Ed. by K. Wells, E.K. Wells. — 1982. — P. 9—35.
90. Oberwinkler F., Bandoni R. J., Bauer R. et al. The life-history of *Christiansenia pallida*, a dimorphic, mycoparasitic heterobasidiomycete // Mycologia. — 1984. — 76. — P. 9—22.
91. Parmasto E. Conspectus systematis Corticiacearum. — Tartu: Inst. Zool. Bot., 1968. — 261 p.
92. Parmasto E. *Paulliticortium curiosum* Parm. et Žukov sp. nov. and the phylogenetical development of the basidium of the corticiaceous fungi // Česká Mykol. — 1969. — 23. — P. 73—78.
93. Parmasto E. On the origin of the *Hymenomycetes* (What are corticioid fungi?) // Windahlia. — 1986. — 16. — P. 3—19.
94. Parmasto E. Corticioid fungi: a cladistic study of a paraphyletic group // Can. J. Bot. — 1995. — 73, suppl. 1: sect. E—H. — P. 843—852.
95. Pegler D.N., Young T.W.K. Basidiospore morphology in the *Agaricales* // Beih. Nova Hedwigia. — 1971. — H 35. — 210 s.
96. Pegler D.N., Young T.W.K. A natural arrangement of the *Boletales*, with reference to spore morphology // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1981. — 76. — P. 103—146.
97. Petersen R.H. Interfamilial relationships in the clavarioid and cantharelloid fungi // Evolution in the higher *Basidiomycetes* // Knoxville: Tennessee Press, 1971. — P. 345—371.
98. Petersen R.H. The rust fungus life cycle // Bot. Rev. — 1974. — 40. — P. 453—513.
99. Roberts P. *Oliveonia* and the origin of the *Holobasidiomycetes* // Folia Cryptog. Estonica. — 1998. — Fasc. 33. — P. 127—132.
100. Rogers D.P. The basidium // Univ. Iowa Studies Nat. Hist. — 1934. — 16. — P. 160—183.
101. Ryvarden L. Genera of polypores. Nomenclature and taxonomy. — Oslo: Fungiflora, 1991. — 363 p.
102. Singer R. The *Laschia*-complex (*Basidiomycetes*) // Lloydia. — 1945. — 8, N 3. — P. 170—230.
103. Singer R. The *Agaricales* in modern taxonomy. 2nd ed. — Weinheim, 1962. — 915 p.
104. Singer R. A revision of the genus *Melanomphalia* as a basis of the phylogeny of the *Crepidotaceae* // Evolution in the higher *Basidiomycetes*. — Knoxville: Tennessee Press, 1971. — P. 441—475; Discussion: P. 475—480.
105. Singer R. The *Agaricales* in modern taxonomy. 3rd ed. — Vaduz: J. Cramer, 1975. — 912 p.
106. Singer R. The *Agaricales* in modern taxonomy. 4th ed. — Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1986. — 981 p.
107. Singer R., Smith A.H. Studies on secotiaceous fungi VII. *Secotium* and *Neosecotium* // Madrono. — 1960. — 15. — P. 152—158.

108. *Stalpers J.A. Auriculariopsis and the Schizophyllales // Persoonia. — 1988. — 13. — P. 495—504.*
109. *Stalpers J.A. Albatrellus and Hericiaceae // Ibid. — 1992. — 14. — P. 537—541.*
110. *Stalpers J.A. The aphyllphoraceous fungi — II. Keys to the species of the Hericiales // Stud. Mycol. — 1996. — N 40. — P. 1—185.*
111. *Stankovicova L. Hyphal structure in some pleurotoid species of Agaricales // Nova Hedwigia. — 1973. — H. 24. — S. 61—85.*
112. *Thiers H.D. Some ideas concerning the phylogeny and evolution of the boletes // Evolution in the higher Basidiomycetes. — Knoxville: Tennessee Press, 1971. — P. 423—436.*
113. *Thiers H.D. The secotioid syndrome // Mycologia. — 1984. — 76. — P. 1—8.*
114. *Wasser S.P. Family Agaricaceae (Fr.) Cohn (Basidiomycetes) of Israel mycobiota. I. Tribe Agaricaceae Pat. // Biodiversity of Cyanoprocarvites, Algae and Fungi of Israel / Ed. by E. Nevo, A. Volz. — Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G., 2002. — 211 p.*
115. *Watling R., Largent D. Macro- and microscopic analysis of the cortical zones of basidiocarps of selected agaric families // Nova Hedwigia. — 1977. — Bd. 28. — P. 569—617.*
116. *Wells K. Jelly fungi, then and now! // Mycologia. — 1994. — 86. — P. 18—48.*
117. *Zmitrovich I.V., Malysheva V.F., Spirin W.A. A new arrangement of Phanerochaetales. 2003 (a manuscript).*

Рекомендует в печать
К.М. Сытник

Поступила 21.03.2004

І.В. Змитрович, С.П. Васцер

Ботанический институт им В.Л. Комарова Российской Академии Наук,
г. Санкт-Петербург
Институт ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ФИЛОГЕНИИ НОМОБАСИДИОМИЦЕТОВ

Вопрос о происхождении и филогении *Homobasidiomycetes* продолжает оставаться противоречивым. Вместе с тем, ряд данных, накопленных за последние десятилетия, позволяет сделать целый ряд заключений, не допускающих множественных интерпретаций. К их числу относятся следующие:

- 1) Окончательное установление объема класса *Homobasidiomycetes* (эумицеты с долиповыми септами без нанопор, с перфорированными, реже неперфорированными парентосомами, утратившие способность к образованию вторичных спор и микроконидий) и доказательство эволюционной продвинутой этой группы в сравнении с *Heterobasidiomycetes*.
 - 2) Утрата таксономического статуса такими категориями как *Hymenomycetes/Gasteromycetes* и *Aphyllphorales*
 - 3) Появление, в ходе изучения первичной структуры рибосомальной ДНК, ряда «молекулярных истин», среди которых наиболее значимыми являются укоренение *Homobasidiomycetes* в области *Dacryomycetales–Auriculariales* и базальная позиция порядка *Cantharellales*;
 - 4) Доказательство эволюционной продвинутой грибов бурой гнили; значительная переоценка этого признака в таксономии базидиомицетов;
 - 5) Доказательство вторичного происхождения кортиционидных и гастероидных форм.
- Реконструкция филогенеза гомобасидиомицетов должна базироваться на перечисленных постулатах. Вместе с тем до сих пор в этой области имеются определенные трудности и противоречия, анализ которых и является целью данной работы.

I.V. Zmitrovich¹, S.P. Wasser²

¹V.L. Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

²M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

MODERN VIEW ON THE ORIGIN AND PHYLOGENY OF HOMOBASIDIOMYCETES

The problem of the origin and phylogeny of *Homobasidiomycetes* remains controversial. However, various data accumulated in recent decades provide an opportunity to reach some definite conclusions. These conclusions are listed below. 1) Final establishment of the circumscription of the class *Homobasidiomycetes* (*Eumycetes* with dolipore septa without nanopores, with perforated, or rarely unperforated, parenthosomata; fungi that have lost their ability to produce secondary spores and microconidia), and the proof of their evolutionary advancement compared with *Heterobasidiomycetes*. 2) The loss of taxonomic status of such groups as *Hymenomycetes*/*Gasteromycetes* and *Aphylliphorales*. 3) The appearance, in the course of studies of rDNA, of some «molecular concepts», the most important of which are the rooting of *Homobasidiomycetes* within the *Dacryomycetales* – *Auriculariales* and the basal position of the order *Cantharellales*. 4) Proof of evolutionary advancement of brown-rot fungi; considerable devaluation of the type of rot as a character in taxonomy *Basidiomycetes*. 5) Proof of secondary origins of corticioid and gasteroid forms. Any phylogenetic reconstruction of *Homobasidiomycetes* phylogeny should be based on the concepts listed above. Some difficulties and contradictions still remain in this field of taxonomy are analyzed.