



И.В. ЗМИТРОВИЧ, В.Ф. МАЛЫШЕВА,
Е.Ф. МАЛЫШЕВА

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Ул. Проф. Попова, 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия
iv_zmitrovich@mail.ru; verama@yandex.ru; ekama3@yandex.ru

ТИПЫ ГИФ ПОЛИПОРОИДНЫХ И ПЛЕВРОТОИДНЫХ ГРИБОВ: ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ

Ключевые слова: базидиомицеты, Polyporales, гифальные системы, генеративные гифы, скелетные гифы, связывающие гифы, псевдоскелетные гифы, физалогифы

Введение

Концепция гифальной системы вошла в морфологию базидиомицетов благодаря работам Э. Корнера [16—19], изучавшего особенности гиф, слагающих плодовые тела трутовых и рогатиковых грибов. Этот термин обозначает характер дифференциации гиф плодового тела, определяющий его анатомические особенности и в конечном итоге — макроскопические характеристики. Согласно Корнеру, плодовые тела трутовых грибов формируют три основных типа гиф. Первый (базовый) представляют генеративные гифы — филаменты с функционирующим протопластом, регулярными септами, которые активно растут, способны к образованию анастомозов и базидий, отличаются регулярным ветвлением и неутолщенными стенками. Филаменты второго типа — скелетные гифы — представляют собой дериваты генеративных («плазматических») гиф. Они характеризуются коллапсировавшим протопластом, слабым или отсутствующим ветвлением. По мнению Корнера, скелетные гифы

© И.В. ЗМИТРОВИЧ,
В.Ф. МАЛЫШЕВА,
Е.Ф. МАЛЫШЕВА, 2009

могут образовываться только как специализированные апикальные производные генеративных гиф, приобретающие утолщенные оболочки. В дальнейшем выяснилось, что скелетные гифы могут развиваться интеркалярно на основе генеративных гиф. Третий основной тип гиф — это связывающие гифы — сильно разветвленные склерифицированные гифы с обычно коллапсировавшим протопластом. В зависимости от присутствия в базидиоме описанных гифальных элементов различают три основных типа гифальных систем — мономитическую (в сложении базидиомы участвуют только генеративные гифы), димитическую (помимо генеративных присутствуют также скелетные или связывающие гифы) и тримитическую (присутствуют генеративные, скелетные и связывающие гифы). Ди- и тримитическая гифальные системы определяют плотную, кожистую или пробково-деревянистую консистенцию базидиом, а также их способность к длительной вегетации [3].

Накопившиеся после опубликования этих основополагающих работ данные о морфологической структуре базидиом отдельных видов до определенной степени размыли стройную картину гифальной дифференциации. Были выделены промежуточные типы гиф и появились альтернативные классификации гифальных систем. В работах же по описательной морфологии произошла диверсификация терминологии.

Целью настоящей работы является обобщение накопившегося материала по дифференциации гиф в базидиомах различных представителей *Polyporales*, упорядочение терминологического аппарата и составление эскиза обновленной классификации гифальных систем.

Литературный обзор

Концепция трех основных типов гифальных систем, выделенных Корнером, широко вошла в морфологию и таксономию базидиомицетов [3, 5, 24, 36, 46, 56, 57]. С течением времени расширялся круг изучаемых грибов, а концепция Корнера дискутировалась, уточнялась и дополнялась. И. Рейхерт и З. Авизохар [53] акцентируют внимание на дифференциации «скелетной системы» *Ganoderma lucidum* на функционально различающиеся элементы. Ж. Пинту-Лопеш [49] противопоставляет классификации гифальных элементов Корнера свою собственную, в которой выделяет первичные (гаплоидные), вторичные (тонкостенные дикарионтические) и третичные (пигментированные и толстостенные дикарионтические) гифы. З. Поузар [50] считает, что скелетные и связывающие гифы являются функционально сходными (не участвуют в образовании базидий) и объединяет эти два типа гифальных элементов понятием «вегетативные гифы». А. Тейхейра [63, 65] среди склерифицированных гиф базидиомицетов выделяет «шиловидные», «древовидные» и «змеевидные».

М. Донк [26] обращает внимание на то, что генеративные гифы также могут иметь значительно утолщенные стенки. Он предлагает термин «склерифицированные генеративные гифы» для обозначения их интеркалярных толстостенных участков. Следует отметить, что переходные состояния между основными

типами гифальных систем обсуждал сам Корнер и даже ввел понятие «промежуточных гиф» («mediate hyphae» — см. [16]), но подробного анализа этих феноменов в то время проведено не было.

В 1966 г. Корнер возвращается к теме гифальных систем в рамках морфолого-таксономической разработки группы кантареллоидных грибов [20]. В этой работе он вводит понятия саркодимитической и саркотримитической гифальных систем.

Для саркодимитической гифальной системы характерно, наряду с тонкостенными генеративными гифами, наличие склерифицированных генеративных гиф с сильно вздутыми веретеновидными клетками. Нередко эти гифы израстают узкими, толстостенными, разветвленными или сильно извилистыми отрезками. Такую гифальную систему Корнер назвал саркотримитической. Элемент «сарко-» (от греч. σαρκόξ — мясо), указывающий на более мягкую консистенцию базидиом, характеризующихся описанной структурой, нежели у настоящих ди- и тримитиков, до определенной степени скрыл терминологическую непоследовательность, связанную с распространением понятия димитизма и тримитизма (пусть и с поправкой «сарко-») на грибы, не имеющие настоящих скелетных гиф.

Промежуточный итог исследованиям 1950—1960-х гг. в области гифальной морфологии был подведен Э. Пармасто [8], создавшим первую дробную классификацию гифальных систем базидиомицетов с учетом как значительной дифференциации генеративных гиф, например, у кортициоидных грибов (более подробно такого рода дифференциация освещена в работе П. Ленца [41]), так и присутствия в траме гименохетовых грибов специализированных склерифицированных элементов — щетинок, псевдощетинок, астерощетинок (табл. 1).

Из контекста этой в целом стройной системы резко выпадают саркодимитическая и саркотримитическая системы Корнера, которые привлекают естественное внимание агарикологов. Следует отметить, что долгое время особенности гифальной структуры агарикоидных базидиом не были предметом систематического изучения. Поэтому, несмотря на игнорирование таксономистами расширительно толкуемого Корнером и в таком виде явно искусственного рода *Trogia* Fr., многие специалисты признали важность выделения этого специфического типа организации агарикоидных базидиом; саркодимитизм становится предметом обсуждения ведущими таксономистами и морфологами грибов [28, 41, 55]. Вместе с тем на обсуждаемые феномены обращали внимание некоторые специалисты еще до классификации Корнера. Р. Зингер [58] был первым, кто отметил специфическую структуру ткани базидиом у описанного им тропического рода *Gerronema* Singer, характеризующегося «наличием вздутых элементов в пластинках и таких же вздутых, но еще и с утолщенными стенками, в мякоти». Вслед за ним Ф. Котлаба и Поузар [37], используя признак наличия гиф, сложенных вздутыми клетками с утолщенными стенками, выделили род *Megacollybia* Kotl. et Pouzar, а Х. Бигелоу [12] показал, что этот признак

Таблица 1. Классификация гифальных систем Э. Пармасто [8]

Тип гифальной системы	Подтип	Описание
1. Мономитическая	голомономитическая	все гифы более или менее одинаковые: <i>Paulliacorticium</i> , <i>Trechispora</i>
	субмономитическая	субикулярные и субгимениальные гифы отличаются шириной, толщиной стенок, наличием пряжек или другими признаками: <i>Botryobasidium</i> , <i>Athelia</i> , <i>Phanerochaete</i>
	псевдодимитическая	имеются типичные генеративные и псевдоскелетные (толстостенные, но с перегородками) гифы: <i>Gloiodon</i> , <i>Phellinus</i> gr. p.
2. Димитическая	скелетодимитическая	имеются генеративные и «типичные» скелетные гифы: <i>Fibrodontia</i> , <i>Steccherinum</i>
	саркодимитическая	имеются генеративные и вздутые толстостенные гифы: <i>Trogia</i>
	диходимитическая	имеются генеративные гифы и дихогифы: <i>Vararia</i>
	астеродимитическая	имеются генеративные гифы и астерошетины (астерогифиды): <i>Asterostroma</i>
	димитическая со связывающими гифами	имеются генеративные и связывающие гифы: <i>Laetiporus</i>
	щетинкодимитическая	имеются генеративные и щетинковидные гифы либо их гомологи – щетинки: виды <i>Hymenochaetaceae</i>
	псевдотримитическая	имеются генеративные, псевдоскелетные и щетинковидные гифы: <i>Phellinus</i> gr. p.
3. Тримитическая	тримитическая со связывающими гифами	имеются генеративные, скелетные и связывающие гифы: <i>Laricifomes</i> , <i>Fomes</i> , <i>Trametes</i>
	саркотримитическая	имеются генеративные, вздутые толстостенные и связывающие гифы: <i>Trogia</i>
	щетинкотримитическая	имеются генеративные, скелетные и щетинковидные гифы (щетинки): <i>Hymenochaete</i> gr. p., <i>Phellinus</i> gr. p.
	астеротримитическая	имеются генеративные гифы, скелетные гифы и астерошетины: <i>Asterodon</i>

характерен также для рода *Clitocybula* Singer. В дальнейшем все большее число агарикологов обращалось к концепции гифальных систем при изучении (в основном трихоломатоидных) таксонов [13, 35, 51, 52].

Хотя, вследствие отсутствия специальной классификации и слабой разработки данного вопроса, все многообразие гифальных систем агарикоидных грибов формально сводилось лишь к двум типам — мономитическому и саркодимитическому, ряд исследователей обращал внимание на их многочисленные модификации, отличающиеся от исходного описания Корнера. Так, К. Бас [11]

открыл «терминальные клетки давления» («pressure cells») у родов *Pluteus* и *Amanita* — удлинённые и вздутые элементы, формирующие вместе с генеративными гифами гетерогенную ткань, отличающуюся от саркодимитической. А. Кюнер [40] считал терминологию Корнера неподходящей для описания гифальной системы, в которой клетки отличаются лишь по диаметру. Исследуя такого рода системы у *Hygrocybe ovina* (Bull.: Fr.) Kühner и *Humidicutis marginata* (Peck) Singer, он использовал понятия «основных тканей» («fondamentales») и «связывающих тканей» («connectives»), предложенные в свое время В. Файо [31].

Наиболее остро вопрос о ревизии гифальной терминологии в отношении именно агарикоидных грибов встал при обобщении накопившегося нового материала в развернутой работе С. Редхеда, посвященной грибам семейства *Xerulaceae* [52]. В результате собственных исследований он выявляет 16 родов, характеризующихся саркодимитической и производной от нее саркотримитической гифальными системами; все эти роды он относит к семейству *Xerulaceae*. В пределах саркоди(три)митической гифальной системы Редхед описывает многочисленные примеры вариаций в морфологии вздутых гиф, их топологии и способах сочетания с обычными генеративными гифами в пределах одной базидиомы или у разных видов одного рода. Отмечая новые морфологические феномены, он все же не ставит своей задачей разработку терминологических вопросов. И в дальнейшем эта проблема в морфологии агарикоидных базидиомицетов остается актуальной.

Параллельно продолжают исследования гифальных систем трутовых грибов. М.А. Бондарцева [4], а также Л. Кеннеди и Р. Ларкейд [33] обращают внимание на преобладание в зрелых базидиомах *Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst. толстостенных септированных гиф с пряжками. Гифальная система этого трутовика, как и некоторых других афиллофоровых грибов (например, из родов *Oxyporus* Donk, *Schizophyllum* Fr., *Stereum* (Pers.) Gray) получает название псевдодимитической. С другой стороны, С. Дутта и А. Рой [29], изучившие вслед за Корнером гифальную дифференциацию «классического» тримитика *Microporus xanthopus* (Fr.) Kuntze, показали, что основную роль в сложении его базидиомы играют толстостенные генеративные гифы, а настоящие скелетные гифы редки и просматриваются не всегда четко.

Для гифальной системы, характеризующейся наличием генеративных и связывающих гиф, Х. Крайзель предложил название амфимитической [38, 39]. В 1980-е гг. Корнер [21–23] продолжает исследование плевротоидных и трутовых грибов и приходит к выводу, что гифальные элементы представителей родов *Polyporus* Fr., *Lentinus* Fr. или *Ganoderma* P. Karst., интерпретировавшиеся в прежних исследованиях как связывающие, представляют собой регулярно ветвящиеся скелетные гифы; он вводит понятия «скелетно-связывающие клетки» и «скелетно-связывающие гифы», которые в дальнейшем получают некоторое распространение [47, 48]. В этом же цикле работ Корнер показывает, что саркодимитизм присущ также некоторым трутовым грибам, например, *Meripilus* P. Karst., а вздутые фрагменты настоящих скелетных гиф очень характерны для мяскомясистых тропических представителей рода *Ganoderma*.

Последние обобщения в области гифальной морфологии базидиальных грибов принадлежат Х. Клемансону [15]. Этот исследователь выделяет пять направлений, по которым происходит дифференциация гиф базидиомы: 1) склерификация, 2) отложение запасных питательных веществ, 3) тургорное вздутие клеток, 4) желатинизация и 5) эндосекреция, из которых с конструктивными особенностями базидиом непосредственно связаны только склерификация и вздутие клеток. Все типы гиф, характеризующиеся утолщенными стенками, Клемансон именуется склерогифами. К склерогифам, по Клемансону, относятся волоковидные (= скелетные), связывающие и поддерживающие (= псевдоскелетные) гифы. Гифы со вздутыми сегментами Клемансон именуется физалогифами. На основе своих весьма логичных заключений Клемансон модернизирует классификацию гифальных систем (табл. 2). Основным дискуссионным моментом данной классификации по-прежнему остается рассмотрение саркодмитической гифальной системы в качестве разновидности димитической и аналогичное соотношение между саркотримитической и тримитической гифальными системами.

Попытка учета ряда промежуточных феноменов гифальной морфологии предпринимается в классификации С.П. Вассера и соавт. ([67]; табл. 3), которая представляет собой модернизированную систему Клемансона, использованную применительно к роду *Ganoderma*.

Таблица 2. Классификация гифальных систем Х. Клемансона [15]

Типы и подтипы гифальных систем	Типы гиф, присутствующих в базидиоме						Автор термина
	1	2	3	4	5	6	
1. МОНОМИТИЧЕСКАЯ							Corner (1953)
голомономитическая	+						Пармасто (1970)
2. ДИМИТИЧЕСКАЯ							Corner (1953)
скелетодимитическая	+	+					Пармасто (1970)
амфимитическая	+		+				Kreisel (1960)
саркодимитическая	+				+		Corner (1966)
псевдодимитическая	+			+			Пармасто (1970)
глеодимитическая	+					+	Cléménçon (1997)
3. ТРИМИТИЧЕСКАЯ							Corner (1953)
скелотримитическая	+	+	+				Cléménçon (1997)
псевдотримитическая	+	+		+			Пармасто (1970)
саркотримитическая	+			+	+		Corner (1966)
глеотримитическая	+	+				+	Cléménçon (1997)

Примечание: 1 — генеративные гифы, 2 — скелетные гифы, 3 — связывающие гифы, 4 — псевдоскелетные гифы, 5 — склерифицированные физалогифы, 6 — глеоплероидные гифы.

Таблица 3. Классификация гифальных систем С.П. Вассера и соавт. [67]

Типы и подтипы гифальных систем	Особенности гифальной структуры	Отдельные примеры
1. Мономитическая	присутствуют только генеративные гифы, характеризующиеся слабой морфологической дифференциацией	<i>Sistotrema, Athelia, Leptosporomyces</i>
2. Псевдодимитическая	присутствуют генеративные и псевдоскелетные гифы	<i>Schizophyllum, Oxyporus, Inonotus, Stereum</i>
— склеропсевдодимитическая	генеративные и псевдоскелетные гифы без маслянистого содержимого	
— глеопсевдодимитическая	псевдоскелетные гифы с маслянистым содержимым	
3. Димитическая	присутствуют генеративные и скелетные гифы	<i>Phellinus, Skeletocutis</i> <i>Dichostereum, Vararia</i> <i>Phellinidium, Asterodon</i> <i>Fibricium, Stecchericum</i>
— эвдимитическая	скелетные гифы неразветвленные	
— диходимитическая	скелетные гифы ± дихотомическиветвящиеся	
— сетодимитическая	скелетные гифы с окончаниями, распознаваемыми как траматические сети (астеросеты)	
— глеодимитическая	некоторые генеративные гифы с маслянистым содержимым	
4. Саркодимитическая	скелетные гифы с регулярными вздутиями	<i>Irpex</i> <i>Dichomitus, Polyporus</i>
— эвсаркодимитическая	скелетные гифы большей частью неразветвленные	
— дихосаркодимитическая	скелетные гифы дихотомически-ветвящиеся	
5. Саркопсевдодимитическая (= саркоди (три)митическая) sensu Corner	присутствуют генеративные гифы и склерифицированные физалогифы — иногда с пролиферациями в виде связывающих гиф	<i>Trogia, Bjerkandera</i>
6. Тримитическая	имеются генеративные, волоковидные скелетные и связывающие гифы	<i>Ganoderma</i> subgen. <i>Elfvingia, Fomes, Trametes</i>
7. Саркотримитическая	имеются генеративные, вздутые скелетные и связывающие гифы	<i>Antrodiella</i> <i>Ganoderma</i> subgen. <i>Ganoderma</i> <i>Antrodiella</i>
— эвсаркотримитическая	скелетные гифы большей частью неразветвленные	
— дихосаркотримитическая	скелетные гифы дихотомически ветвящиеся	
— глеосаркотримитическая	ряд генеративных гиф с маслянистым содержимым	
8. Тетрамитическая	присутствуют генеративные, псевдоскелетные, скелетные (обычно разветвленные) и связывающие гифы	<i>Microporus, Antrodiella, Coriolus</i>

Материал и методы исследований

Объектом настоящего исследования послужили представители порядка *Polyporales* в его новом объеме [34, 69] — виды родов *Bjerkandera* P. Karst., *Dichomitus* D.A. Reid, *Gloeophyllum* P. Karst., *Grifola* Gray, *Irpex* Fr., *Laetiporus* Murrill, *Lentinus*, *Meripilus*, *Panus* Fr. s. str., *Phyllotopsis* (E. Gilb. et Donk) Singer и *Polyporus*. Кроме того, были изучены представители *Agaricales* из родов *Collybia* (Fr.) Stauder, *Dermoloma* (J.E. Lange) Singer, *Flammulina* P. Karst., *Hydropus* (Kühner) Singer, *Marasmius* Fr., *Megacollybia* Kotl. et Pouzar, *Ossicaulis* Redhead et Ginns, *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm., *Sarcomyxa* P. Karst., *Schizophyllum* и *Xerula* Maire, характеризующиеся сходной с *Polyporales* дифференциацией гиф и рядом других признаков, позволяющих говорить об их родственных отношениях с полипоральными грибами [6, 7, 20, 39, 52, 60, 61, 68]. Таким образом, изучали как ряд «классические», исследовавшиеся Корнером и Редхедом объекты, так и таксонов, не изучавшихся или плохо изученных в плане дифференциации гифальной структуры (*Dermoloma*, *Gloeophyllum*, *Hydropus*, *Ossicaulis*, *Phyllotopsis*, *Sarcomyxa*, *Schizophyllum*).

В анализ были вовлечены только гифальные элементы, имеющие отношение к конструкционным особенностям базидиомы, т. е. склерогифы и физалогифы. Устанавливая тип гифальной системы базидиом авторы считают целесообразным исключить из рассмотрения глиофорную систему базидиомы, не имеющую непосредственного отношения к ее конструкционным особенностям (и требующую у полипоральных грибов специального систематического исследования), а также присутствующую у полипоральных грибов, хотя и менее изученную в этой группе, систему сет и псевдосет, являющихся апикальными дериватами склерифицированных гифальных элементов.

Обсуждение результатов: терминологическая ревизия

Необходимым условием адекватной классификации гифальных систем является уточнение терминологии, описывающей дифференциацию гиф базидиомы. Ниже следует обзор ключевых терминов, используемых в дальнейшей работе.

Генеративные гифы (Бондарцева, 1961: Corner, 1932a: «generative hyphae»).
Рис. 1.

Тотипотентные гифы, экстенсивно нарастающие из зоны субстратного мицелия и формирующие генеративную сферу базидиомы; характеризуются активным ростом и ветвлением, наличием живого протопласта и тонкими либо слегка утолщенными стенками (в последнем случае ширина просвета l больше суммарной толщины стенок w : $l > 2w$, а внутренний контур стенки повторяет очертания наружного контура), регулярно встречающимися пряжками, а у видов без пряжек — регулярно встречающимися септами и способностью к образованию анастомозов. В базидиомах на основе генеративных возникают все типы склерифицированных гиф; в пределах мономитической гифальной системы может наблюдаться зачаточная дифференциация генеративных гиф —

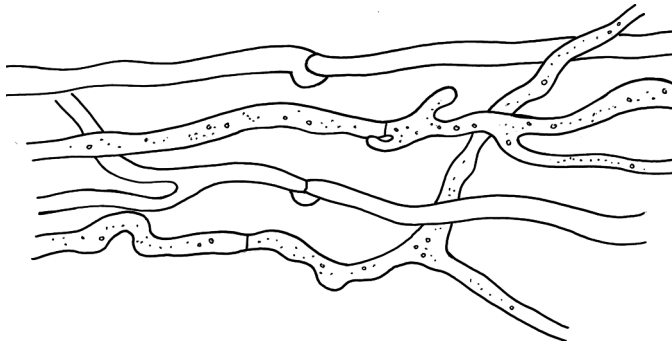


Рис. 1. Генеративные гифы у *Polyporus squamosus*
 Fig. 1. Generative hyphae in *Polyporus squamosus*

как по диаметру (*Botryobasidium* Donk, *Fibulomyces* Ju''lich, и др.), так и по наличию регулярно встречающихся вздутых клеток (физиалогифы – *Collybia*, *Grifola*) либо ампуловидно вздутых сегментов (*Sistotrema* Pers., *Trechispora* P. Karst.).

Синонимы. Для придаточных генеративных гиф, отличающихся от осевых по диаметру, длине и направленности роста, было введено несколько терминов, имеющих очень ограниченное распространение в морфологии: соединяющие гифы — «connecting hyphae» (Maas Geesteranus, 1963) = мостковые гифы — «bridge hyphae» (Teixeira, 1960) = усиковидные гифы — «tendrils hyphae» (Bulter, 1958) = переплетающие латерали — «interweaving laterals» (Corner, 1950).

Примечание. Идентификация генеративных гиф не представляет существенных проблем. У трутовых грибов с дифференцированными склерогифами генеративные гифы можно обнаружить в живых и свежесобранных базидиомах: при высушивании их протопласт коллапсирует, а стенки спадаются (см. [5]). В качестве модифицированных генеративных гиф следует рассматривать также млечные гифы («laticiferous hyphae» — Heim, 1931), проводящие гифы («conducting hyphae» — Talbot, 1954) и глеоплероидные гифы («gloeoplerous hyphae» — Donk, 1967).

Псевдоскелетные гифы (Пармасто, 1970). Рис. 2.

Гифы воздушного мицелия формируются путем утолщения оболочек генеративных гиф и выполняют в базидиомах скелетные функции. Характеризуются активным или умеренным ветвлением, наличием живого протопласта, значительно утолщенными стенками ($l \leq 2w$)¹ и обычно неправильными очертаниями внутреннего контура, регулярно встречающимися пряжками или септами. Псевдоскелетные гифы могут быть изодиаметрическими или состоять из вздутых клеток (физиалогифы — *Trogia*, *Ossicaulis*), либо иметь нерегулярно вздутые сегменты (*Meripilus*, *Panus*, *Bjerkandera*).

¹ Измерение производится на невздутых участках гифы.

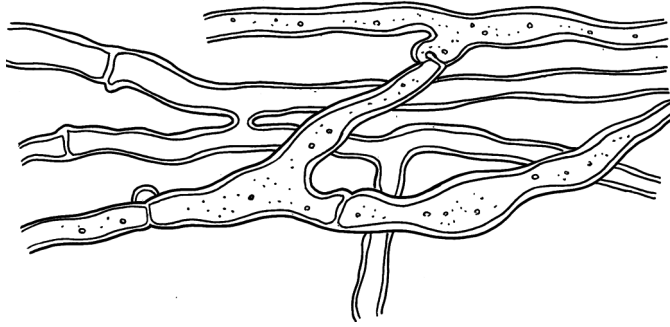


Рис. 2. Псевдоскелетные гифы у *Pleurotus pulmonarius*

Fig. 2. Pseudoskeletal hyphae in *Pleurotus pulmonarius*

Синонимы:

- ≡ склерифицированные генеративные гифы — «sclerified generative hyphae» (Donk, 1964);
- ≡ толстостенные гифы — «thick-walled hyphae» (Stalpers, 1988);
- ≡ толстостенные генеративные гифы — «thick-walled generative hyphae» (Ryvarden, Gilbertson, 1993, 1994);
- ≡ поддерживающие гифы — «supporting hyphae» (Clémenton, 2004);
- = промежуточные гифы — «mediate hyphae» (Corner, 1932a): описанная Корнером промежуточная стадия дифференциации генеративных гиф в скелетные гифы;
- = третичные гифы — «hifa terciária» (Pinto-Lopes, 1952 p. p.): относится к той части гиф с утолщенными стенками, которые еще имеют протопласт;
- = псевдощетинковидные гифы (Пармасто, 1970): относится к части гиф у некоторых представителей родов *Inonotus* s. l. и *Phellinus* s. l., характеризующихся наличием протопласта и заостренными (наподобие щетинок) окончаниями;
- = саркоскелетали — sic! — «sarcoskeletals» (Redhead, 1987): относится только к имеющим протопласт вздутым толстостенным гифам, характерным для ряда агарикоидных и стереоидных грибов.

Примечание. В ряде случаев псевдоскелетные гифы связаны переходами со скелетными: после пряжки или между пряжками могут наблюдаться лишенные протопласта и перегородок сегменты гиф. В проблематичных случаях выявить протопласт гифы и его структуры помогает толуидиновый синий краситель.

Скелетные гифы (Бондарцева, 1961: Corner, 1932a: «skeletal hyphae»). Рис. 3.

Гифы воздушного мицелия происходят из псевдоскелетных (промежуточных) гиф после спадения протопласта. Характеризуются умеренным или отсутствующим ветвлением (в первом случае всегда четко прослеживается главная ось), полностью или частично коллапсировавшими септами, пряжками и латеральными анастомозами, нередко извилистыми очертаниями, маркирующими прежнее ветвление гиф-предшественников (см. [23]), коллапсировавшим про-

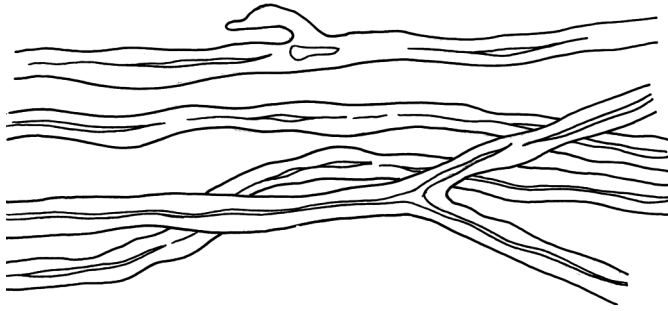


Рис. 3. Скелетные гифы у *Fomes fomentarius*
 Fig. 3. Skeletal hyphae in *Fomes fomentarius*

топластом (пустое пространство между стенками скелетных гиф именуется просветом — «lumen»). Скелетные гифы могут быть изодиаметрическими или иметь регулярно (*Ganoderma*, *Polyporus*, *Lentinus*) либо нерегулярно (*Irpex*, *Diplomitoporus* Domanski, *Antrodiella* Ryvardeen et I. Johans.) вздутые участки.

Синонимы:

- ≡ волоковидные гифы — «Faserhyphen» (Falck, 1912); «fibre hyphae» (Moore, 1998);
- ≡ склеренхимоидальные гифы (Ячевский, 1933);
- ≡ вегетативные гифы — «vegetative hyphae» (Pouzar, 1966 p.p.): относятся к неразветвленным гифам;
- ≡ скелетно-связывающие клетки «skeleto-binding cells» (Corner, 1984);
- = арбориформные гифы — «arboriform skeletal-like hyphae» (Teixeira, 1956): относятся к разветвленным скелетным гифам, характерным для представителей рода *Ganoderma* и некоторых других;
- = скелетные гифы *Bovista*-типа — «skeletal hyphae of *Bovista*-type» (Cunningham, 1963): относятся к разветвленным скелетным гифам, характерным для ряда траметоидных грибов;
- = щетинковидные гифы (Пармасто, 1970): специализированный вариант скелетных гиф, характеризующихся приостренной (наподобие щетинки) апикальной частью, свойственный ряду представителей порядка *Hymenochaetales*;
- = дихогифы (Пармасто, 1970): специализированный вариант скелетных гиф, характеризующихся регулярным дихотомическим ветвлением, свойственный представителям семейства *Lachnocladiaceae*;
- = скелетно-связывающие гифы — «skeleto-ligative hyphae» (Pegler, 1983); «skeletobinding hyphae» (Thorn, 2000): регулярно ветвящиеся скелетные гифы, описанные первоначально у представителей родов *Polyporus* и *Lentinus*, но позднее обнаруженные у представителей других родов семейства *Polyporaceae*.

Примечание. Утолщенные стенки, коллапсировавший протопласт и выраженная главная ось являются самыми существенными диагностическими признаками скелетных гиф. Наибольшее разногласие всегда вызывали разветвлен-

ные скелетные (= скелетно-связывающие) гифы, которые ряд авторов интерпретировал как связывающие [38, 54]. Достаточно четко сформулированным критерием отличия скелетных и связывающих гиф является наличие у данного гифального элемента выраженной главной оси [69]. Следует, однако, отметить, что в ряде случаев между скелетно-связывающими и связывающими гифами имеются градуальные переходы; обычно они наблюдаются в районе терминальных ветвлений скелетных гиф. Например, *Dichomitus*-подобные скелетно-связывающие гифы трутовика *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) J.J. Kickx вблизи фертильных и стерильных поверхностей базидиомы более интенсивно ветвятся и заканчиваются обильными связывающими гифами. Более редкий феномен мы выявили у *Polyporus arcularius* Batsch: Fr. — часть элементов, имеющих облик скелетно-связывающих гиф, характеризовалась наличием протопласта и септами, т.е. в зрелых базидиомах этого трутовика сохраняются гнезда псевдоскелеталей — предшественников скелетно-связывающих гиф.

Толщина стенок скелетных гиф может быть различной. У представителей *Ganoderma* и многих представителей *Perenniporia* Murrill даже на невздутых участках ширина просвета несколько превышает суммарную ширину стенок [59, 67]. Однако у ряда видов, например из рода *Antrodiella*, скелетные гифы имеют очень узкий — капиллярный — просвет («capillary lumen» — [43]); если просвет очень трудно заметить, то гифы именуют сплошными — «solid» [1, 45] или почти сплошными — «nearly solid» (например, [66]). Соотношение толщины и плотности наружного — богатого гидрофобным материалом, свободного глюканового и фибриллярного слоев гифальной стенки остается стабильным в дифференцировавшихся скелетных гифах и является хорошим таксономическим признаком. Стенки скелетных гиф с сильно развитым слоем свободных глюканов в растворах щелочей набухают (*Trametes* Fr. s. str., *Amyloporia* Bondarstev et Singer, *Skeletocutis* Kotl. et Pouzar) или начинают растворяться (*Cinereomyces* Jülich); у ряда трутовиков свободные глюканы стенки образуют соединения включения с йодом, демонстрируя амилоидную (*Amyloporia*, *Cinereomyces*, *Perenniporia narymica* (Pilát) Pouzar, *Antrodiella faginea* Vampola et Pouzar p. p. и др.) или декстриноидную (*Pachykytospora tuberculosum* (DC.: Fr.) Kotl. et Pouzar, *Perenniporia fraxinea* (Bull.: Fr.) Ryvar den, *P. vallicolorum* Spirin et Zmitr., и др.) реакции (см. [59]).

Связывающие гифы (Бондарцева, 1961 : Corner, 1932a: «binding hyphae»). Рис. 4.

Сильно разветвленные (до степени, когда не просматривается главная ось) придатки вегетативных гиф с коллапсировавшими септами, пряжками и протопластом, обычно с узким² просветом ($l < 2w$); наиболее развиты вблизи стерильных и фертильных поверхностей базидиомы. Обычно эти гифы характеризуются изодиаметрическими участками; филаменты последних порядков ветвления имеют меньший диаметр.

² Исключение составляют связывающие и связывающеподобные гифы *Laetiporus* и *Marasmius*, характеризующиеся довольно широким просветом.

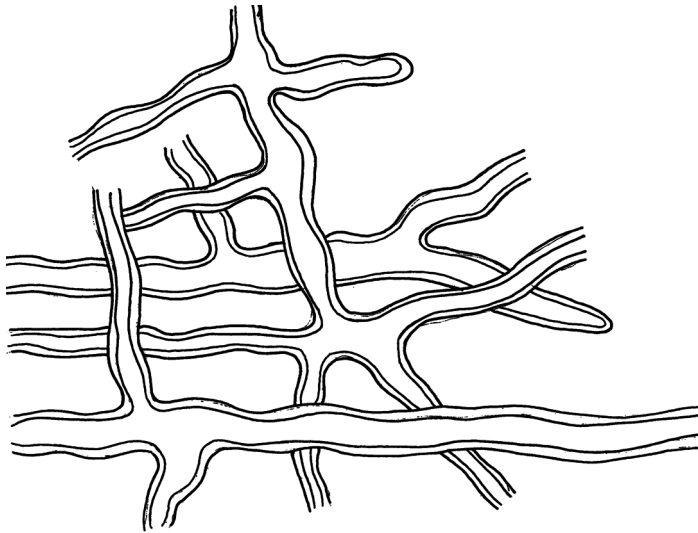


Рис. 4. Связывающие гифы у *Laetiporus sulphureus*
 Fig. 4. Binding hyphae in *Laetiporus sulphureus*

Синонимы:

≡ объединяющие гифы — «ligative hyphae» (Pouzar, 1966)

≡ вегетативные гифы — «vegetative hyphae» (Pouzar, 1966 p. p.): относятся к разветвленным гифам;

= промежуточные гифы «mediate hyphae» (sensu Reichert, Avizohar, 1939)

= гифы-«оленьи рога» — «staghorn hyphae» (Adaskaveg, Gilbertson, 1986): гифы, наблюдающиеся на вегетативном мицелии представителей рода *Ganoderma*.

Примечание. Отсутствие главной оси и терминальное положение — существенные особенности связывающих гиф. Главной проблемой является дифференциация связывающих и скелетных гиф (см. примечание к разделу «Скелетные гифы»). Однако существует также ряд трудностей в различении связывающих и генеративных, либо псевдоскелетных гиф. Соединяющие гифы (см. синонимы в разделе «Генеративные гифы») отличаются от связывающих тонкими стенками и живым протопластом. В большинстве случаев они являются не предшественниками связывающих, а их аналогами в мономитических базидиомах. У *Laetiporus sulphureus* соединяющие гифы могут давать начало специфическим связывающим гифам. Псевдоскелетные гифы — предшественники связывающих гиф — отмечал Корнер [20] у саркотримитика *Trogia*: «these narrow, thick-walled hyphae simulate binding hyphae of the trimitic polypores, but they are septate as the generative hyphae» («эти узкие толстостенные гифы имитируют связывающие гифы тримитических трутовиков, но они являются септированными подобно генеративным гифам»). В ножке *Marasmius scorodoni* (Fr.) Fr. мы также наблюдали связывающеподобные протуберанцы на псевдоскелетных гифах, имеющие базальную пряжку. Однако развитая саркотримитическая структура характеризуется вполне дифференцировавшимися — лишенными протопласта и септ — связывающими гифами.

Заключение

Таким образом, все разнообразие гифальных элементов полипороидных и плевротоидных грибов может быть сведено к четырем основным типам — это генеративные, псевдоскелетные, скелетные и связывающие. Последние два типа, как мы считаем, происходят из генеративных гиф через стадию псевдоскелетных: остаточные явления псевдодимитизма отмечаются во многих ди- и тримитических базидиомах. Понятие физалогиф — из другого терминологического ряда и не должно учитываться в базовом определении гифальной системы базидиомы. Следует отметить, что все описанные типы гиф встречаются в зрелых базидиомах различных представителей полипороидных и плевротоидных грибов в разных соотношениях, что определяет специфические особенности их гифальных систем. Более конкретно этот вопрос будет рассмотрен в следующей части нашей работы.

Авторы благодарны чл.-корр. НАН Украины профессорам С.П. Вассеру и М.А. Бондарцевой, а также д-ру биол. наук А.Е. Коваленко за критический просмотр рукописи, ценные советы и консультации.

Исследования поддержаны РФФИ (проекты № 06-04-49043, 07-04-01408).

1. *Бондарцев А.С.* Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — 1106 с.
2. *Бондарцева М.А.* Критический обзор новейших систем семейства *Polyporaceae* // Ботан. журн. — 1961. — **46**, № 4. — С. 587—593.
3. *Бондарцева М.А.* Об анатомическом критерии в систематике афиллофоровых грибов // Ботан. журн. — 1963. — **48**, № 3. — С. 362—372.
4. *Бондарцева М.А.* Принципы выделения жизненных форм у грибов // Экология. — 1972. — № 5. — С. 52—58.
5. *Бондарцева М.А.* Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. — СПб.: Наука, 1998. — 391 с.
6. *Змитрович И.В., Малышева В.Ф., Спиринов В.А.* Плевротоидные грибы Ленинградской области (с замечками о редких и интересных восточноевропейских таксонах) / Под ред. О.В. Морозовой. — СПб.: Изд-во ВИЗР, 2004. — 124 с.
7. *Коваленко А.Е.* Современные взгляды на филогенетические связи и систематику агариковых грибов // Эволюция и систематика грибов. — Л.: Наука, 1984. — С. 118—136.
8. *Пармасто Э.* Лахнокладиевые грибы Советского Союза. (*Parmasto E. The Lachnocladiaceae of the Soviet Union*) — Тарту: Ин-т зоол. и ботан., 1970. — 168 с.
9. *Ячевский А.А.* Основы микологии / Под ред. Н.А. Наумова. — М.; Л.: ОГИЗ, 1933. — 1936 с.
10. *Adaskaveg J.E., Gilbertson R.L.* Cultural studies and genetics of sexuality of *Ganoderma lucidum* and *G. tsugae* in relation to the taxonomy of the *G. lucidum* complex // Mycologia. — 1986. — **78**. — P. 694—705.
11. *Bas C.* Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella* // Persoonia. — 1969. — **5**. — P. 285—579.
12. *Bigelow H.E.* The genus *Clitocybula* // Mycologia. — 1973. — **65**. — P. 1101—1116.
13. *Boekhout T., Bas C.* Notulae ad Floram Agaricinam Neerlandicam. XII. Some notes on the genera *Oudemansiella* and *Xerula* // Persoonia. — 1986. — **13**. — P. 45—56.
14. *Bulter G.M.* The development and behaviour of mycelial strands in *Merulius lacrymans* (Wulf.) Fr. II. Nuphal behaviour during strand formation // Ann. Bot. — 1958. — **22**, No sp. — P. 219—236.

15. Clémengon H. Cytology and plectology of the hymenomycetes / with assistance of V. Emmett and E.E. Emmett // *Bibl. Mycol.* — 2004. — **199**. — P. 1—488.
16. Corner E.J.H. The fruit-body of *Polystictus xanthopus* Fr. // *Ann. Bot.* — 1932. — **46**. — P. 71—111.
17. Corner E.J.H. A *Fomes* with two systems of hyphae // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* — 1932. — **17**. — P. 51—81.
18. Corner E.J.H. A monograph of *Clavaria* and allied genera. — London: Oxford Univ. Press., 1950. — 740 p.
19. Corner E.J.H. The construction of polypores — 1. Introduction: *Polyporus sulphureus*, *P. squamosus*, *P. betulinus*, and *Polystictus microcycclus* // *Phytomorphology*. — 1953. — **3**. — P. 152—167.
20. Corner E.J.H. A monograph of cantharelloid fungi. — Oxford: Oxford Univ. Press., 1966. — 255 p.
21. Corner E.J.H. The agaric genera *Lentinus*, *Panus*, and *Pleurotus*, with particular reference to Malayan species // *Beih. Nova Hedwigia*. — 1981. — **69**. — P. 1—169.
22. Corner E.J.H. Ad *Polyporaceas* I. *Amauroderma* and *Ganoderma* // *Beih. Nova Hedwigia*. — 1983. — **75**. — P. 1—182.
23. Corner E.J.H. Ad *Polyporaceas* II & III. *Polyporus*, *Mycobonia*, and *Echinochaete*. *Piptoporus*, *Buglossoporus*, *Laetiporus*, *Meripilus*, and *Bondarzewia* // *Beih. Nova Hedwigia*. — 1984. — **78**. — P. 1—222.
24. Cunningham G.H. Notes on classification of the *Polyporaceae* // *N. Zealand J. Sci. Technol.* — 1946. — **28**, sec. A. — P. 238—251.
25. Cunningham G.H. The *Thelephoraceae* of Australia and New Zealand // *Bull. New Zealand Dept. Sci. Ind. Res.* — 1963. — N 145. — P. 1—359.
26. Donk M.A. A conspectus of the families of *Aphyllophorales* // *Persoonia*. — 1964. — **3**, pt. 2. — P. 199—324.
27. Donk M.A. Notes on European polypores-II // *Persoonia*. — 1967. — **5**. — P. 47—130.
28. Donk M.A. Multiple convergence in the polyporaceous fungi // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. — Knoxville, 1971. — P. 393—422.
29. Dutta S., Roy A. Notes on *Microporus xanthopus* (Fr.) Kuntze // *Nova Hedwigia*. — 1985. — **2**. — S. 1—7.
30. Falck R. Die Meruliusfäule des Bauholzes: Neue Untersuchungen über Unterscheidung, Verbreitung, Entstehung und Bekämpfung des echten Hausschwammes // Möller A. Hausschwamm-Forschungen. — Jena, 1912. — S. 1—405.
31. Fayod V. Prodrôme d'une histoire naturelle des Agaricinés // *Ann. Sci. Nat., Ser. 7.* — 1889. — **9**. — P. 181—411.
32. Heim R. Le genre *Inocybe* // *Encycl. Mycol.* — Paris, 1931. — 429 p.
33. Kennedy L.L., Larcade R.J. Basidiocarp development in *Polyporus adustus* // *Mycologia*. — 1971. — **63**. — P. 69—78.
34. Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C., Stalpers J. A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. — N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2001. — 672 p.
35. Knecht J. Zur Stellung von *Oudemansiella platyphylla* (Pers. ex Fr.) Mos. und Vergleich mit *Oudemansiella radicata* (Relh. ex Fr.) Bours. und *Tricholomopsis rutilans* (Schaeff. ex Fr.) Sing. // *Schw. Z. Pilzk.* — 1967. — **39**. — S. 177—188.
36. Kotlaba F., Pouzar Z. Doznamený k třidené evropských chorošů // *Česká Mykol.* — 1957. — **11**, N 3. — P. 152—170.
37. Kotlaba F., Pouzar Z. Taxonomic and nomenclatural notes on some macromycetes // *Česká Mykol.* — 1972. — **26**. — P. 217—222.
38. Kreisel H. Die systematische Stellung der Gattung *Polyporus* // *Z. Pilzk.* — 1960. — **26**, H 2/3. — S. 44—47.
39. Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. — Jena: Gustav Fischer, 1969. — 245 S.
40. Kühner A. Les Hymenomycetes agaricoides // *Bull. Soc. Linn. Lyon (num. spec.)*. — 1980. — **49**. — P. 1—1027.

41. *Lentz P.L.* Analysis of modified hyphae as a tool in taxonomic research in the higher *Basidiomycetes* // Evolution in the higher *Basidiomycetes*. — Knoxville, 1971. — P. 99—122.
42. *Maas Geesteranus R.A.* Hyphal structures in Hydnums. III // Koninkl. Ned. Akad. Wetenschn. Ser. C. — 1963. — **66**. — P. 426—436.
43. *Miettinen O., Niemelä T., Spirin W.* Northern *Antrodiella* species: the identity of *A. semisupina* and type studies of related taxa // Mycotaxon. — 2006. — **96**. — P. 211—239.
44. *Moore D.* *Fungal morphogenesis*. — L.: Cambridge Univ. Press, 1998. — xiv + 469 p.
45. *Overholts L.O.* Research methods in the taxonomy of *Hymenomycetes* // Proc. Int. Con. Plant Sci. — 1929. — **2**. — P. 1688—1712.
46. *Parmasto E.* Conspectus systematis *Corticacearum*. — Tartu: Inst. Zool. Bot., 1968. — 261 p.
47. *Pegler D.N.* The genus *Lentinus*: A world monograph // Kew Bull. — 1983. — Add. ser. X. — P. 1—281.
48. *Pegler D.N., Young T.W.K.* Anatomy of the *Lentinus* hymenophore // Trans. British mycol. Soc. — 1983. — **80**. — P. 469—482.
49. *Pinto-Lopes J.* «*Polyporaceae*». Contribuição para a sua biotaxonomia // Mem. Soc. Broteriana. — 1952. — **8**. — P. 5—191.
50. *Pouzar Z.* Studies in the taxonomy of the polypores. I // Česká Mykol. — 1966. — **20**, N 3. — P. 171—177.
51. *Redhead S.A.* Mycological observations, 4—12: on *Kuehneromyces*, *Stropharia*, *Marasmius*, *Mycena*, *Geopetalum*, *Omphalopsis*, *Phaeomarasmius*, *Naucoria* and *Prunulus* // Sydowia. — 1984. — **37**. — P. 246—270.
52. *Redhead S.A.* The *Xerulaceae* (*Basidiomycetes*), a family with sarcodimitic tissues // Can. J. Bot. — 1987. — **65**, N 8. — P. 1551—1562.
53. *Reichert I., Avizohar Z.* An anatomical study of the fruit-body of the wood-rotting fungus *Ganoderma lucidum* (Leys.) Karst. in Palestine // Palestine J. Bot. — 1939. — Ser. 2. — P. 252—285.
54. *Reid D.A.* A monograph of the stipitate stereoid fungi // Beih. Nova Hedwigia. — 1965. — **18**. — P. 1—388.
55. *Reid D.A.* A monograph of Cantharelloid fungi. Annals of botany memoirs No 2. By E.J.H. Corner // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1967. — **50**. — P. 333—335.
56. *Ryvarden L., Gilbertson R.L.* European polypores. Part 1. *Abortiporus—Lindtmeria* // Synopsis Fung. 6. — Oslo: Fungiflora, 1993. — P. 1—387.
57. *Ryvarden L., Gilbertson R.L.* European polypores. Part 2. *Meripilus—Tyromyces* // Synopsis Fung. 7. — Oslo: Fungiflora, 1994. — P. 388—743.
58. *Singer R.* New genera of fungi. V // Mycologia. — 1951. — **43**. — P. 598—604.
59. *Spirin W.A., Zmitrovich I.V., Malysheva V.F.* Notes on *Perenniporiaceae*. — St. Petersburg: All-Russian Institute of Plant protection, 2005. — 67 p.
60. *Stalpers J.A.* *Auriculariopsis* and the *Schizophyllales* // Persoonia. — 1988. — **13**, pt. 4. — P. 495—504.
61. *Stalpers J.* The genus *Ptychogaster* // Karstenia. — 2000. — **40**. — P. 167—180.
62. *Talbot P.H.B.* Micromorphology of the lower Hymenomycetes // Bothalia. — 1954. — **6**. — P. 249—299.
63. *Teixeira A.R.* Método para estudo das hifas do carpóforo de fungos poliporáceos. — Inst. Bot. St. Paulo Publ., 1956. — 22 p.
64. *Teixeira A.R.* Characteristics of the generative hyphae of polypores of North America, with special reference to the presence or absence of clamp-connections // Mycologia. — 1960. — **52**. — P. 30—39.
65. *Teixeira A.R.* The taxonomy of the Polyporaceae // Biol. Rev. — 1962. — **37**. — P. 51—81.
66. *Thorn R.G.* Some polypores misclassified in Piptoporus // Karstenia. — 2000. — **40**. — P. 181—187.
67. *Wasser S.P., Zmitrovich I.V., Didukh M.Ya., Spirin W.A., Malysheva V.F.* Morphological traits of *Ganoderma lucidum* complex highlighting *G. tsugae* var. *jannieae*: The current generalization. — Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G., 2006. — 187 p.

68. Zmitrovich I.V., Wasser S.P. Modern view on the origin and phylogenetics reconstruction of *Homobasidiomycetes* fungi / Wasser S.P. (ed.) // Evolutionary theory and processes: Modern Horizons. — Dordrecht; Boston; L.: Kluwer Academic Publishers, 2004. — P. 230—263.
69. Zmitrovich I.V., Malysheva V.F., Spirin W.A. A new morphological arrangement of the *Polyporales*. I. *Phanerochaetinae* // Мусена. — 2006. — 6. — P. 4—56.

Рекомендує в печать
И.А. Дудка

Поступила 13.03.2008

I.V. Zmitrovich, V.F. Malysheva, K.F. Malysheva

Ботанічний інститут ім. В.Л. Комарова РАН, м. Санкт-Петербург

ТИПИ ГІФ ПОЛІПОРОЇДНИХ ТА ПЛЕВРОТОЇДНИХ ГРИБІВ: ТЕРМІНОЛОГІЧНА РЕВІЗІЯ

У статті розглядаються питання морфології склерифікованих гіф у грибів порядку *Polyporales* та споріднених таксонів. Подано історико-термінологічний огляд і ревізію гіфальної термінології. Досліджено особливості гіфальних систем у родах *Bjerkandera*, *Collybia*, *Dermoloma*, *Dichomitus*, *Flammulina*, *Gloeophyllum*, *Grifola*, *Hydropus*, *Irpex*, *Laetiporus*, *Lentinus*, *Megacollybia*, *Meripilus*, *Ossicaulis*, *Panus*, *Phyllotopsis*, *Pleurotus*, *Polyporus*, *Sarcomyxa*, *Schizophyllum*, *Xerula*.

Ключові слова: базидіомицети, *Polyporales*, гіфальні системи, генеративні гіфи, скелетні гіфи, поєднувальні гіфи, псевдоскелетні гіфи, фізалогіфи.

I.V. Zmitrovich, V.F. Malysheva, E.F. Malysheva

TYPES OF HYPHAE IN POLYPOROID AND PLEUROTOID FUNGI: TERMINOLOGY REVISION

The article discusses issues of morphology of sclerified hyphae in fungi of the order *Polyporales* and related taxa. A historical terminological overview and revision of hyphal terminology are provided. Peculiarities of hyphal systems are studied in genera *Bjerkandera*, *Collybia*, *Dermoloma*, *Dichomitus*, *Flammulina*, *Gloeophyllum*, *Grifola*, *Hydropus*, *Irpex*, *Laetiporus*, *Lentinus*, *Megacollybia*, *Meripilus*, *Ossicaulis*, *Panus*, *Phyllotopsis*, *Pleurotus*, *Polyporus*, *Sarcomyxa*, *Schizophyllum*, *Xerula*.

Key words: basidiomycetes, *Polyporales*, gyphal systems, generative hyphae, sceletal hyphae, connective hyphae, pseudoskeletal hyphae, physalohyphae.