

О.В. СИВОКОНЬ

Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна
пл. Свободи, 4, Харків, 61077, Україна

**ГРИБИ РОДУ *LYCOPERDON* PERS.
НА ТЕРИТОРІЇ ЛІВОБЕРЕЖНОЇ УКРАЇНИ.
І. ВИДОВА РІЗНОМАНІТНІСТЬ
І МОРФОЛОГІЧНІ КОМПЛЕКСИ**

К л ю ч о в і с л о в а: гастероїдні агарикоміцети, *Lycoperdon*, список видів, внутрішньородова система

Рід *Lycoperdon* Pers. є одним з найбільших родів гастероїдних агарикоміцетів. Згідно з 10-м виданням «Словника грибів», рід налічує близько 50 видів, широко розповсюджених по всій земній кулі. За сучасними таксономічними даними, він належить до родини Agaricaceae, порядку Agaricales, підкласу Agaricomycetidae, класу Agaricomycetes, підвідділу Agaricomycotina, відділу Basidiomycota, царства Fungi [27].

Історія розвитку концепції роду *Lycoperdon* Pers. та його сучасні межі

Родову назву *Lycoperdon* Ж.П. Турнефор запровадив у 1700 р. (Tournefort, 1700 — цит. за [21]) і трактував цей рід дуже широко. На його думку, до *Lycoperdon* належали не лише гастероміцети, а й гриби та грибоподібні організми, які тепер розглядаються як представники міксоміцетів, перитеціоїдних та апотеціоїдних аскоміцетів, пукциніоміцетів. У 1801 р. назву *Lycoperdon* прийняв Х.Г. Персон у монографії «Synopsis methodica fungorum», однак обсяг роду був значно звужений [36]. Х.Г. Персон залишив у ньому лише тих представників базидіомікотових грибів, які зараз відносять до родини Lycoperdaceae. Згідно зі статтею 13 Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури (далі — МКБН), «Synopsis methodica fungorum» є вихідною точкою, від якої таксономічні назви гастероміцетів можуть вважатися оприлюдненими [25]. Оскільки обсяг роду в розумінні Ж.П. Турнефора та Х.Г. Персона сильно різниться, автором роду вважається останній.

Концепцію роду *Lycoperdon*, запропоновану Х.Г. Персоном, визнали багато вчених, зокрема Е.М. Фриз [22]. Проте на початку ХІХ ст. деякі консервативно налаштовані мікологи, наприклад Ж.Л.М. Пуаре (Poiret, 1808 — цит. за [21]), як і раніше, трактували рід у дуже широкому розумінні.

З середини ХІХ ст. окреслилася тенденція до звуження обсягу роду. На підставі морфологічних ознак з *Lycoperdon* було виділено низку нових родів: *Langermannia* Rostk., *Calvatia* Fr., *Vascellum* F. Šmarda, *Morganella* Zeller. Результатом таксономічних змін стало створення Г. Крайзелем у 1967 р. узагальнюючої концепції роду *Lycoperdon* [28]. Відповідно до неї рід охоплює види з ендоперидієм, який розкривається отвором, великокомірчастою

© О.В. СИВОКОНЬ, 2009

субглебою, колумелою та капіліцієм типу *Lycoperdon*. Концепція Г. Крайзеля, побудована за морфологічними ознаками, не відображала еволюційних родинних зв'язків між представниками роду. Майже одразу після її створення це відзначали деякі мікологи, зокрема В. Демулен [21]. Незважаючи на це, запропоноване Г. Крайзелем трактування обсягу роду було досить зручним у користуванні і проіснувало до початку XXI ст. у практично незмінному вигляді.

Початок XXI ст. ознаменувався широким залученням молекулярних методів до філогенетичних досліджень гастероїдних грибів. За їх допомогою переглянули еволюційні зв'язки в межах родини Lycoperdaceae та роду *Lycoperdon*. Дослідженнями Д. Крюгера зі співавторами [30], Д. Крюгера та Г. Крайзеля [31], С.Т. Бейта [17] показано, що рід *Lycoperdon* є поліфілетичним. Проте незначна кількість видів, проаналізованих кожним із цих авторів, не давала можливості дійти остаточних висновків щодо обсягу роду.

У 2008 р. Е. Ларссон та М. Джемсон дослідили філогенетичні зв'язки у межах родини Lycoperdaceae, залучивши до аналізу молекулярні дані стосовно більшості видів роду *Lycoperdon*, відомих у Північній Європі [32]. За їх висновками, клада, до якої ввійшли представники роду *Lycoperdon*, не є монофілетичною. Отже, виникла потреба у перегляді обсягу роду *Lycoperdon*, для чого запропонували два можливі варіанти внесення змін. Згідно з першим, рід приймали в широкому розумінні, з другим — назва *Lycoperdon* залишилася тільки для монофілетичної групи, яка містить типовий вид *L. perlatum* Pers. Суттєвим недоліком другого підходу є необхідність значних номенклатурних змін, оскільки обсяг роду обмежується типовим і кількома спорідненими видами. Всі інші види роду *Lycoperdon* слід виключити з нього і перенести до інших родів. Перший підхід уможливорює скорочення кількості номенклатурних змін, передбачає зміну обсягу роду *Lycoperdon* за рахунок перенесення до нього деяких видів з родів *Calvatia* Fr. і *Bovista* Pers., скасування родів *Vascellum* F. Šmarda, *Morganella* Zeller, *Bovistella* Morgan та *Handkea* Kreisel. Е. Ларссон та М. Джемсон вважають перший підхід доцільнішим на даному етапі досліджень. Вони використали молекулярно-біологічні дані також для уточнення таксономічного статусу окремих критичних видів родини Lycoperdaceae. Так, підтвердилася думка Б. Моерсона і В. Демулена щодо чіткої та стабільної відмінності між *Bovista dermoxantha* (Vittad.) De Toni та *B. furfuracea* (J.F. Gmel.) Pers. [34], причому перший вид автори віднесли до роду *Lycoperdon* в широкому трактуванні, а другий — до підроду *Globaria* роду *Bovista*. Також показано відокремленість *L. atropurpureum* Vittad. від *L. decipiens* Durieu et Mont., *L. ericaeum* Bonord. — від *L. muscorum* Morgan.

Зроблені на основі молекулярних даних таксономічні зміни підтверджуються результатами, отриманими іншими методами досліджень. Так, наприклад, М. Губе запропонував ліквідувати рід *Vascellum* і перенести його представників до роду *Lycoperdon* на підставі сукупних анатомічних та молекулярних ознак. Зокрема, показано, що процес розвитку діафрагми у *Vascellum* ідентичний

розвитку псевдодіафрагми у *Calvatia excipuliformis* (Scop.) Perdeck та *C. utrififormis* (Bull.) Jaar. Подібний процес спостерігається і у *L. perlatum*, проте в цьому разі виразна межова структура у вигляді діафрагми не утворюється [23].

Отже, зміни концепції роду *Lycoperdon* є обґрунтованими та своєчасними. Проте деякі таксономічні зміни, здійснені за молекулярними даними, не є беззаперечними. Так, на цьому етапі ми вважаємо недоцільним переносити *B. dermoxantha* до роду *Lycoperdon*. З одного боку, цей вид морфологічно дуже близький до *B. furfuracea*, яка за результатами аналізу є представником підроду *Globaria* роду *Bovista*. З іншого боку, Е. Ларссон і М. Джеппсон дослідили єдиний зразок *B. dermoxantha* та лише шість зразків трьох видів підроду *Globaria*. Така незначна кількість проаналізованих зразків явно недостатня для остаточних висновків про таксономічне положення *B. dermoxantha*, тому ми продовжуємо розглядати його у межах роду *Bovista*.

Історія вивчення роду *Lycoperdon* на території Лівобережної України

Перші відомості про представників роду *Lycoperdon* на території Лівобережної України датуються серединою XIX ст. Їх отримав В.М. Черняєв на підставі матеріалів з околиць м. Харкова, де знайшли *Lycoperdon horrendum* Czern. (сучасна назва — *Calvatia gigantea* (Batsch) Lloyd) та ще шість видів роду *Lycoperdon*, назви яких автор не вказує [20]. Згодом І.Г. Боршов на території Чернігівської обл. виявив ще два види цього роду: *L. gemmatum* Batsch і *L. pyriforme* Rupp. (сучасні назви — *L. perlatum* Pers. та *L. pyriforme* Schaeff., відповідно) [18]. З південних регіонів Лівобережжя М.К. Срединський наводить чотири види роду *Lycoperdon* [14]. Один з них, а саме *L. bovista* Fr., нині розглядається в межах іншого роду (сучасний синонім — *Calvatia gigantea*). Ще один вид — *L. piscillum* Fr. — відсутній у сучасних базах даних; імовірно, автор мав на увазі *L. pusillum* Fr., а назва виду в його статті є друкарською помилкою. *L. pusillum*, своєю чергою, — це *nomen ambiguum*, і неможливо точно з'ясувати, якому з сучасних видів він відповідає.

Наприкінці XIX — на початку XX ст. гастероїдні агарикоміцети на території Лівобережної України майже не досліджували, отож дані щодо представників роду *Lycoperdon* відсутні.

З кінця 30-х до кінця 50-х років з'являються списки грибів з різних частин Лівобережної України, де наведені окремі види роду *Lycoperdon* [5, 6, 13, 16]; з кінця 1960-х і дотепер про знахідки видів роду *Lycoperdon* на Лівобережній Україні повідомляється в низці мікофлористичних публікацій [1—4, 7—12, 15].

Об'єкти та методика досліджень

Матеріалом цієї статті стали гербарні зразки видів роду *Lycoperdon*, зібрані на території Лівобережної України впродовж 2002—2007 рр.

Зразки визначали за стандартними методиками за допомогою кількох спеціалізованих визначників [19, 35, 38]. Дані про сучасний номенклатур-

ний статус видів і внутрішньовидових таксонів наведені відповідно до статті Е. Ларссона та М. Джемсона [32], баз даних «Mycobank» [37] та «Index fungorum» [26]. Систематичне положення видів на рівні вищих таксонів (до порядку включно) відповідає системі Д.С. Гіббетта зі співавторами [24], а на рівні родин та родів — Е. Ларссона та М. Джемсона [32].

Зібрані зразки інсеровані до мікологічного гербарію кафедри мікології та фітоімунології Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна (CWU (мус)). Дублети підготовлені для передачі до Національного гербарію України (KW).

Окрім власних знахідок, при складанні списку видів ми врахували відомості попередніх дослідників, дані літератури, а також зразки, які зберігаються в Національному гербарії України Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Зауважимо, що критичну ревізію зразків видів роду *Lycoperdon* з гербарію KW, окрім типів видів, описаних П.Є. Сосніним, ми не проводили.

Результати досліджень та їх обговорення

За даними літератури та гербарію KW, у Лівобережній Україні відомі 19 видів і 4 різновиди роду *Lycoperdon*. Проте до остаточного списку ми вважаємо за доцільне внести лише 13 видів та 4 різновиди. Це вмотивовано такими міркуваннями. *Lycoperdon echinulatum* Berk. et Broome, *L. radicum* Durieu et Mont. і *L. muscorum* Morgan, рідкісні на території Європи, в Україні досі відомі за одиничними знахідками. Дані про них не публікувалися у спеціалізованих фахових виданнях, а їх гербарні матеріали не збереглися. Оскільки наявність *L. echinulatum*, *L. radicum* і *L. muscorum* в Україні не підтверджена новими знахідками, їх не ввели до остаточного списку.

Lycoperdon poltaviense, *L. verrucosum* та *L. weinmannii* П.Є. Сосін описав як нові для науки на основі зразків з Лівобережної України [13].

Місцезнаходження типу *L. poltaviense* невідоме, а опис, наведений П.Є. Сосніним у протокозі, не дозволяє чітко встановити його сучасне систематичне положення. За деякими ознаками, вказаними автором («стерильная часть почти отсутствует; экзоперидий... мелко-зернистый, легко стирающийся; нити капиллиция простые, неразветвленные..., 4 мкм в толщ.; споры шаровидные, гладкие..., бесстебельчатые, 3,5—4,0 мкм в диам.»), вид дуже близький до *Bovista dermoxantha* (Vittad.) De Toni. Проте неможливість проаналізувати типовий зразок *L. poltaviense*, відсутність іконотипу і деяких необхідних деталей в описі його морфології, зробленому П.Є. Сосніним, унеможливають коректне визначення його таксономічного положення. Це дає підставу виключити *L. poltaviense* зі списку видів роду *Lycoperdon* Лівобережної України.

Типовий зразок *L. weinmannii* зараз зберігається в гербарії KW. Проаналізувавши його, ми виявили низку ознак (наявність компактної субглеби та капіліцію проміжного типу), які вказують на належність зразка до роду *Bovista*. Тому вважаємо за доцільне прибрати *L. weinmannii* зі списку видів роду *Lycoperdon*.

Типовий зразок *L. verrucosum* також зберігається в гербарії КВ. За комплексом макро- та мікроморфологічних ознак, *L. verrucosum* Sosin ідентичний з *L. norvegicum* Demoulin. Згідно з *notae criticae* зразка такого ж висновку дійшов В. Демулен у 1975 р. *L. verrucosum* Sosin був справді оприлюднений раніше, ніж *L. norvegicum* Demoulin (1952 і 1971 рр., відповідно). Проте за правилами МКБН *L. verrucosum* Sosin — незаконна назва (стаття 53.1), оскільки є пізнішим омонімом інших раніше та справді оприлюднених видів (*L. verrucosum* Batsch, 1783; *L. verrucosum* Bull., 1791). Тому назва *L. verrucosum* Sosin не є пріоритетною (стаття 11.3 МКБН). Таким чином, має бути збережена сучасна назва виду — *L. norvegicum* Demoulin.

На території Лівобережжя ми виявили 17 видів і 3 різновиди роду *Lycoperdon*. З них п'ять видів мають різний ступінь флористичної новизни: чотири є новими для Лівобережної України, один — новим для України загалом.

Таким чином, остаточний список видів роду *Lycoperdon* Лівобережної України, складений на підставі власних матеріалів і критичної ревізії даних попередніх дослідників, налічує 18 видів та 4 різновиди. Вид, новий для України, позначено двома зірочками; нові для Лівобережжя — однією; вид і різновид, відомі лише за літературними даними, — ~. Для деяких видів у дужках наведено синонімічні назви, які використовували попередні дослідники гастероміцетів Лівобережжя.

- 1) * *Lycoperdon atropurpureum* Vittad.
- 2) ~ *Lycoperdon caudatum* J. Schröt. (*L. pedicellatum* Peck)
- 3) *Lycoperdon decipiens* Durieu et Mont.
- 4) *Lycoperdon echinatum* Pers.
- 5) * *Lycoperdon ericaeum* Bonord.
- 6) *Lycoperdon excipuliforme* (Scop.) Schaeff. (*Calvatia excipuliformis* (Scop.) Perdeck; *C. saccata* (Vahl) Morgan; *Globaria saccata* (Morgan) Jacz.; *Lycoperdon gemmatum* var. *excipuliforme* (Scop.) Fr.)
 - var. *excipuliforme*
 - var. *boletiforme* (Hazsl.) F. Šmarda
 - ~ — var. *obclaviforme* Zerova
 - var. *pistilliforme* (Bonord.) F. Šmarda
- 7) ** *Lycoperdon lambinonii* Demoulin
- 8) *Lycoperdon lividum* Pers. (*L. spadiceum* Pers., non *L. spadiceum* Schaeff.)
- 9) * *Lycoperdon mammiforme* Pers.
- 10) *Lycoperdon marginatum* Vittad. (*L. candidum* sensu auct., non Pers. 1801)
- 11) *Lycoperdon molle* Pers.
- 12) * *Lycoperdon nigrescens* Pers. (*L. foetidum* Bonord.)
- 13) *Lycoperdon norvegicum* Demoulin (*L. verrucosum* Sosin)
- 14) *Lycoperdon perlatum* Pers. (*L. gemmatum* Schaeff.)
- 15) *Lycoperdon pratense* Pers. (*Vascellum pratense* (Pers.) Kreisel; *V. depressum* (Bonord.) F. Šmarda)

- 16) *Lycoperdon pyriforme* Schaeff.
- 17) *Lycoperdon umbrinum* Pers.
- 18) *Lycoperdon utriforme* Bull. (*Calvatia utriformis* (Bull.) Jaap; *C. caelata* (Bull.) Morgan)

Морфологічні комплекси видів роду *Lycoperdon*

Рід *Lycoperdon* складний для визначення. Це зумовлено тим, що він включає значну кількість видів, більшість з яких — з доволі мінливими ознаками. Щоб легше зорієнтуватися в різноманітності видів, деякі дослідники на підставі морфологічних ознак виокремлювали в роді *Lycoperdon* внутрішньородові категорії (секції та ряди). Дві найбільш значущі системи роду *Lycoperdon* запропонували К.Г. Ллойд і Г. Крайзель.

У системі, розробленій К.Г. Ллойдом у 1905 р., види роду *Lycoperdon* поділені на п'ять секцій: *Atropurpureum*, *Gemmatum*, *Pratense*, *Polymorphum* та *Spadiceum* [33]. Г. Крайзель опрацював її в 1962 р. і в ранзі секції залишив лише одну — *Polymorphum*. Чотири інших секції в ранзі рядів увійшли до нової секції *Lycoperdon*, при цьому їх обсяг був дещо змінений, а три отримали іншу назву. Крім того, створено три нові ряди: *Umbrina*, *Pedicellata* та *Echinata* [29]. У 1967 р. Г. Крайзель ліквідував секцію *Polymorphum* і переніс її представників до роду *Bovista*. Таким чином, у складі роду *Lycoperdon*, за системою Г. Крайзеля, залишилося лише сім рядів [28].

Морфологічна система роду *Lycoperdon* не набула широкої популярності серед гастероміцетологів, і аж дотепер жодних змін до неї не внесено. Проте, на нашу думку, такі системи є дуже цінними, оскільки привертають увагу дослідників до тих груп видів, у межах яких ідентифікувати види найскладніше.

Ми мали на меті вдосконалити систему роду *Lycoperdon*, побудовану за морфологічними ознаками. Для цього проаналізували обсяги внутрішньородових таксонів, запропонованих К.Г. Ллойдом та Г. Крайзелем, а також провели порівняльний аналіз морфологічних ознак видів роду *Lycoperdon*. У запропонованій системі внутрішньородові таксони ми розглядаємо у ранзі секцій. Систему подано нижче; в ній розглянуто всі види роду *Lycoperdon*, виявлені у Лівобережжі.

Lycoperdon sectio *Lycoperdon*

L. caudatum, *L. nigrescens*, *L. norvegicum*, *L. perlatum* (typus).

Секція *Lycoperdon* відповідає секції *Gemmatum* К.Г. Ллойда та серії *Perlata* Г. Крайзеля. Її характерні ознаки: до складу екзоперидію входять шипи, після опадання яких на ендоперидії на рівні глеби залишається сітчастий малюнок, в іншому випадку екзоперидій відпадає шарами; на зрізі плодового тіла перехід між глебою та субглебою поступовий; спори гладенькі, дрібнобородавчасті або дрібношипуваті; є паракапіліцій. *L. caudatum* Г. Крайзель відніс до окремого ряду *Pedicellata* Kreisel. Ми включаємо *L. caudatum* до секції *Lycoperdon*, що зумовлено морфологічною подібністю виду з *L. norvegicum*. Ці два види схожі за орнаментациєю екзоперидію, а також наявністю довгих стеригм,

хоча стан стеригм у зрілих плодкових тілах різний: у *L. norvegicum*, порівняно з *L. caudatum*, вони значно субтильніші та набагато рідше залишаються прикріпленими до поверхні спор.

Lycoperdon sectio *Atropurpurea* Lloyd

L. atropurpureum (typus), *L. decipiens*, *L. mammiforme*, *L. molle*.

Характерні риси видів секції *Atropurpurea*: весь екзоперидій або його внутрішній шар представлені тонкими шипами чи шипами та бородавками; спори мають грубу орнаментацию, яка складається зі шільних, нерідко вигнутих шипів; довгі обламани стеригми численні; паракапіліцій здебільшого відсутній.

Lycoperdon sectio *Echinata* (Kreisel) Syvokon, comb. nov.

Basionymum: *Lycoperdon* sectio *Lycoperdon* series *Echinata* Kreisel, Bibl. Mycol. **36**: 124 (1962).

L. echinatum (typus).

Секція *Echinata* містить єдиний вид *L. echinatum*, характерними рисами якого є: екзоперидій складається з дуже довгих шипів, оточених дрібненькими бородавками; після опадання шипів на ендоперидії залишається сітчастий малюнок; спори орнаментовані високими напівкулястими бородавками; паракапіліцію немає.

Lycoperdon sectio *Handkea* (Kreisel) Syvokon, comb. nov.

Basionymum: *Handkea* Kreisel, Nova Hedwigia **48**: 282 (1989).

L. excipuliforme, *L. utriforme* (typus).

У видів секції *Handkea* після дозрівання плодового тіла ендоперидій розтріскується та відпадає шарами; капіліцій ламкий, його стінки пронизані порами, які шпарувато розтріскуються.

Lycoperdon sectio *Pratensia* Lloyd

L. marginatum, *L. pratense* (typus).

До секції *Pratensia* пропонуємо включити *L. marginatum*, подібний до *L. pratense* за багатьма ознаками: формою плодового тіла, наявністю чіткої межі між глебою та субглебою, ідентичними за розміром, формою й орнаментациєю спорами. Характерні ознаки видів секції: плодове тіла субкулястої форми; екзоперидій складається з досить міцних світлих шипів, які відпадають поодинокі або шарами; на зрізі плодового тіла глеба чітко відмежована від субглеби; спори дрібнобородавчасті; є паракапіліцій.

Lycoperdon sectio *Pyriformia* (Kreisel) Syvokon, comb. nov.

Basionymum: *Lycoperdon* sectio *Lycoperdon* series *Pyriformia* Kreisel, Bibl. Mycol. **36**: 124 (1962).

L. pyriforme (typus).

У секції *Pyriformia* ми залишили єдиний вид *L. pyriforme*, який за кількома морфологічними ознаками (відсутність пор у стінках капіліцій, наявність товстостінних, неправильної форми сфероцист з відростками у складі екзоперидію) є відокремленим від інших відомих в Україні видів роду.

Lycoperdon sectio *Spadiceum* Lloyd

L. ericaeum, *L. lambinonii*, *L. lividum* (typus), *L. umbrinum*.

До секції *Spadiceum* ми включили *L. ericaeum*, *L. lambinonii* та *L. umbrinum*, що зумовлено їх морфологічною подібністю до *L. lividum*. Характерні ознаки видів цієї секції: екзоперидій складається з тонких шипів, бородавок або комбінації цих елементів, він досить стійкий до пошкоджень, елементи екзоперидію не відпадають, а відламуються, тому ендоперидій цілковито не оголюється; спори мають більш-менш делікатну орнаментацию у вигляді шипів; паракапіліцій наявний або відсутній.

Порівняльну характеристику систем роду *Lycoperdon*, запропонованих К.Г. Ллойдом, Г. Крайзелем та нами, подано в таблиці.

Порівняльна характеристика обсягів внутрішньородових таксонів роду *Lycoperdon* у системах К.Г. Ллойда (1905 р.), Г. Крайзеля (1967 р.) та О.В. Сивоконь (дана публікація)

Система К.Г. Ллойда (1905)	Система Г. Крайзеля (1967)	Система О.В. Сивоконь
Секція <i>Gemmatum</i> Lloyd <i>L. perlatum</i> Pers. (= <i>L. gemmatum</i> Batsch, nom. illeg.) <i>L. nigrescens</i> Pers. <i>L. pyriforme</i> Schaeff. <i>L. pyriforme</i> var. <i>desmazieri</i> (Lloyd) Rick (= <i>L. desmazieri</i> Lloyd) <i>L. pyriforme</i> var. <i>serotinum</i> (Bonord.) Hollys (= <i>L. serotinum</i> Bonord.)	Секція <i>Lycoperdon</i> Ряд <i>Perlata</i> Kreisel <i>L. perlatum</i> Pers. <i>L. nigrescens</i> Pers. (= <i>L. foetidum</i> Bonord.)	Секція <i>Lycoperdon</i> <i>L. perlatum</i> Pers. <i>L. nigrescens</i> Pers. <i>L. norvegicum</i> Demoulin (= <i>L. verrucosum</i> Sosin) <i>L. caudatum</i> J. Schrut.
Секція <i>Atropurpureum</i> Lloyd <i>L. atropurpureum</i> Vittad. <i>L. cupricum</i> Bonord. <i>L. delicatum</i> Berk. <i>L. echinatum</i> Pers. (= <i>L. hoylei</i> Berk. et Broome) <i>L. elongatum</i> Berk. <i>L. fuscum</i> Bonord. <i>L. umbrinum</i> Pers. <i>L. mammiforme</i> Pers. (= <i>L. velatum</i> Vittad.)	Ряд <i>Atropurpurea</i> Kreisel <i>L. decipiens</i> Durieu et Mont. <i>L. mammiforme</i> Pers. <i>L. molle</i> Pers.	Секція <i>Atropurpurea</i> Lloyd <i>L. atropurpureum</i> Vittad. <i>L. decipiens</i> Durieu et Mont. <i>L. mammiforme</i> Pers. <i>L. molle</i> Pers.

—	Ряд <i>Echinata</i> Kreisel <i>L. echinatum</i> Pers.	Секція <i>Echinata</i> (Kreisel) Syvokon <i>L. echinatum</i> Pers.
—	—	Секція <i>Handkea</i> (Kreisel) Syvokon <i>L. excipuliforme</i> (Scop.) Schaeff. <i>L. utriforme</i> Bull.
Секція <i>Pratense</i> Lloyd <i>L. cruciatum</i> Rostk. <i>L. pratense</i> Pers.	Ряд <i>Candida</i> Kreisel <i>L. marginatum</i> Vittad. (= <i>L. candidum</i> sensu auct.)	Секція <i>Pratensia</i> Lloyd <i>L. marginatum</i> Vittad. <i>L. pratense</i> Pers.
Секція <i>Spadiceum</i> Lloyd <i>L. lividum</i> Pers. (= <i>L. spadiceum</i> Pers.)	Ряд <i>Pyriformia</i> Kreisel <i>L. pyriforme</i> Schaeff. <i>L. lividum</i> Pers. (= <i>L. spadiceum</i> Pers.)	Секція <i>Pyriformia</i> (Kreisel) Syvokon <i>L. pyriforme</i> Schaeff. Секція <i>Spadiceum</i> Lloyd <i>L. ericaeum</i> Bonord. <i>L. lambinonii</i> Demoulin <i>L. lividum</i> Pers. <i>L. umbrinum</i> Pers.
—	Ряд <i>Umbrina</i> Kreisel <i>L. umbrinum</i> Pers. <i>L. muscorum</i> Morgan	—
—	Ряд <i>Pedicellata</i> Kreisel (<i>Bovistella</i> sectio <i>Bovistella</i> - <i>Lycoperdon</i> Lloyd) <i>L. caudatum</i> J. Schrut. (= <i>L. pedicellatum</i> Peck, nom. illeg.)	—
Секція <i>Polymorphum</i> Lloyd <i>Bovista polymorpha</i> (Vittad.) Kreisel (= <i>L. polymorphum</i> Vittad.) <i>B. cepiformis</i> (Bull.) Massée (= <i>L. cepiforme</i> Bull.) <i>L. hungaricum</i> Hollys <i>B. pusilla</i> (Batsch) Pers. (= <i>L. pusillum</i> Batsch)	—	—

У 2008 р. Е. Ларссон та М. Джемсон побудували внутрішньородову систему роду *Lycoperdon* на підставі молекулярних даних. Автори виділили шість

підродів (*Lycoperdon*, *Vascellum*, *Morganella*, *Bovistella*, *Utraria*, *Apioperdon*), склад і межі яких зумовлені характером групування видів на філогенетичному дереві [32]. Порівняно із запропонованою нами морфологічною системою, розподіл видів по внутрішньородових таксонах у системі Е. Ларссона та М. Джепсона є дещо іншим. Так, переважну кількість видів (*L. atropurpureum*, *L. caudatum*, *L. decipiens*, *L. echinatum*, *L. ericaeum*, *L. excipuliforme*, *L. lambinonii*, *L. lividum*, *L. molle*, *L. nigrescens*, *L. umbrinum*) віднесли до гетерогенного немонофілетичного підроду *Utraria*, а *L. marginatum* сформував групу не з *L. pratense*, близьким до нього за морфологією, а з *L. perlatum* і *L. norvegicum*.

Автор висловлює ширю подяку чл.-кореспонденту НАН України І.О. Дудці за цінні поради при підготовці рукопису статті, а також канд. біол. наук О.Ю. Акулову, О. Березницькому, С.В. Белому, О.В. Прилуцькому — за допомогу у зборах зразків гастероміцетів роду *Lycoperdon* на території Лівобережної України.

1. Беденко Э.П. Гастеромицеты Среднерусской возвышенности. II // Микол. и фитопатол. — 1984. — 18, вып. 5. — С. 353—358.
2. Бухало А.С., Вассер С.П. Новые для флоры Украины находки гастеромицетальных грибов из рода *Lycoperdon* Pers. // Нов. системат. высш. и низш. раст. — 1979. — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 209—213.
3. Вассер С.П. Agaricales, Aphyllophorales, Gasteromycetales целинной степи, полезащитных полос и дендропарка заповедника Аскания-Нова Херсонской области // Мат-лы I Конф. по споровым растениям Украины (Киев, 1969). — Киев: Наук. думка, 1971. — С. 136—138.
4. Ганжа Р.В. Матеріали до мікофлори та екології вищих базидіоміцетів у лісосмугах Полтавщини // Укр. ботан. журн. — 1970. — 27, № 5. — С. 582—586.
5. Зерова М.Я. Наземні гриби цілильних степів Української РСР // Укр. ботан. журн. — 1956. — XIII, № 2. — С. 68—77.
6. Зерова М.Я. Знаходження на Україні гастероміцетів *Scleroderma geaster* Fr. і *Calvatia excipuliformis* (Pers.) Perd. var. *obclaviformis* Zerova var. nova // Укр. ботан. журн. — 1963. — 20, № 3. — С. 102—105.
7. Карпенко К.К. Макроміцети заповідника «Михайлівська цілина» // Укр. ботан. журн. — 1980. — 37, № 3. — С. 73—78.
8. Карпенко К.К. Нові та рідкісні для України види макроміцетів із північно-східної частини Лівобережного Лісостепу // Укр. ботан. журн. — 2004. — 61, № 2. — С. 34—40.
9. Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. Гастеромицеты Левобережной Лесостепи Украины // Мат-ли наук. конф. молодых ученых “Эколого-биол. докл. на природных и антропогенно измененных территориях” (Кривий Ріг, 13—16 травня 2002 р.). — Кривий Ріг, 2002. — С. 219—221.
10. Придюк М.П. Рідкісні знахідки базидіальних макроміцетів (Agaricales s. l., Lycoperdales) в Дніпропетровській області // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 2. — С. 138—145.
11. Придюк М.П. Базидіальні макроміцети Луганського природного заповідника // Біорізноманітність Луганського природного заповідника: Зб. наук. пр. Луган. нац. аграр. ун-ту. Біол. науки. Спец. вип., № 56 (79). — Луганськ: Елтон-2, 2005. — С. 69—92.
12. Придюк Н.П. Базидиальные макроміцеты Днепровско-Орельского природного заповедника в Украине. I // Микол. и фитопатол. — 2004. — 38, вып. 6. — С. 45—52.
13. Сосин П.Е. Новые виды гастеромицетов // Ботан. мат-лы отдела споровых раст. БИН АН СССР им. В.Л. Комарова. — 1952. — 8. — С. 125—131.
14. Срединский Н.К. Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. — Одесса: Тип. Нитче, 1872 — 1873. — 291 с.

15. Таран М.А. До мікофлори Присамарського лісу // Укр. ботан. журн. — 1974. — 31, № 4. — С. 519—522.
16. Харкевич Г.С. Матеріали до мікофлори Сталінської області // Вісн. Київ. Ун-ту. Серія біології. — 1959. — № 2, вип. 1. — С. 23—26.
17. Bates S.T. Arizona members of the Geastraceae and Lycoperdaceae (Basidiomycota, Fungi): PhD thesis. — Arizona State University, 2004. — 445 p.
18. Borscow El. Ein Beitrag zur Pilzflora der Provinz Cernigow [Матеріали к флоре грибов Черниговской провинции] // Bull. de L'Academie imp. des Sciences de S.-Petersburg. — 1869. — Vol. 13. — P. 219—245.
19. Calonge F.D. Gasteromycetes, I. Lycoperdales, Nidulariales, Phallales, Sclerodermatales, Tulostomatales // Flora Micol. Iberica. — 1998. — Vol. 3. — 271 p.
20. Czerniaiev B.M. Nouveaux Cryptogames de l'Ukraine et quelques mots sur la flore de ce pays // Bull. de la Soc. d. nat. de Moscou. — 1845. — III. — P. 132—157.
21. Demoulin V. Definition and typification of the genus *Lycoperdon* Tourn. per Pers. (Gasteromycetes) // Persoonia. — 1973. — 7, part 2. — P. 151—154.
22. Fries E.M. Systema mycologicum, vol. III. — Gryphiswaldae, 1829. — 205 p.
23. Gube M. The systematic relationship of *Vascellum* (Agaricales, Basidiomycetes) inferred by developmental and molecular systematic studies // I Conferencia Mundial sobre Conservaciyn y Uso Sostenible de Hongos Sylvestres (España, Cordoba, 10—16 diciembre, 2007). — Cordoba, 2007. — P. 238.
24. Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F. et al. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // Mycological Research. — 2007. — Vol. 111. — P. 509—547.
25. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code), adopted by the Seventeenth International Botanical Congress, Vienna, Austria, July 2005. (Electronic version of the original English text: <http://www.ibot.sav.sk/icbn/main.htm>).
26. Kirk P.M. Index fungorum, 2005. (<http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>).
27. Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C., Minter D.W., Stalpers J.A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 10 edition. — Wallingford: CAB International, 2008. — 771 p.
28. Kreisel H. Taxonomisch-Pflanzengeographische Monographie der Gattung *Bovista* // Beihefte zur Nova Hedwigia. — 1967. — Vol. 25. — 244 p.
29. Kreisel H. Die Lycoperdaceae der DDR // Bibliotheca Mycologica. — 1962 (reprint 1973). — Vol. 36. — 201 p.
30. Krüger D., Binder M., Fischer M., Kreisel H. The Lycoperdales. A molecular approach to the systematics of some gasteroid mushrooms // Mycologia. — 2001. — 93. — P. 947—957.
31. Krüger D., Kreisel H. Proposing *Morganella* subg. *Apioperdon* subg. nov. for the puffball *Lycoperdon pyriforme* // Mycotaxon. — 2003. — 86. — P. 169—177.
32. Larsson E., Jeppson M. Phylogenetic relationships among species and genera of *Lycoperdaceae* based on ITS and LSU sequence data from north European taxa // Mycological research. — 2008. — 112. — P. 4—22.
33. Lloyd C.G. The genus *Lycoperdon* in Europe // Mycological notes. — 1905. — №19. — P. 205—220.
34. Moyersoen B., Demoulin V. Les Gastéromycètes de Corse: taxonomie, écologie, chorologie // Lejeunia, nova series. — 1996. — № 152. — P. 1—128.
35. Pegler D.N., Ljessue T., Spooner B.M. British puffballs, earthstars and stinkhorns. — Kew: Royal Botanic Gardens, 1995. — 255 p.
36. Persoon Ch.H. Synopsis methodica fungorum. — Gottingae: Apud Henricum Dieterich, 1801. — 706 p.
37. Robert V., Stegehuis G. and Stalpers J. The Mycobank engine and related databases, 2005. (<http://www.mycobank.org>).
38. Sarasini M. Gasteromiceti epigei. — A.M.B.: Fondazione Centro Studi Micologici, 2005. — 406 p.

Рекомендує до друку
С.Я. Кондратюк

Надійшла 05.05.2009

Е.В. Сивоконь

Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина

ГРИБЫ РОДА *LYCOPERDON* PERS.
НА ТЕРРИТОРИИ ЛЕВОБЕРЕЖНОЙ УКРАИНЫ.
I. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
КОМПЛЕКСЫ

Обсуждается история развития концепции рода *Lycoperdon* и его изучения в мире и в Украине. На основе анализа образцов, собранных автором, а также гербарных материалов и данных предыдущих исследователей составлен список видов рода *Lycoperdon* Левобережной Украины, насчитывающий 18 видов и 4 разновидности. *L. lambinonii* впервые приводится для Украины, а *L. atropurpureum*, *L. ericaeum*, *L. mammiforme*, *L. nigrescens* — для Левобережной Украины. Внесены изменения во внутривидовую систему рода *Lycoperdon*, построенную на морфологических признаках.

Ключевые слова: гастероидные агарикомицеты, *Lycoperdon*, список видов, внутривидовая система.

E.V. Syvokon

V.N. Karasin Kharkov National University

THE FUNGI OF THE GENUS *LYCOPERDON* PERS.
ON THE TERRITORY OF THE LEFT-BANK UKRAINE.
I. SPECIES DIVERSITY AND MORPHOLOGICAL COMPLEXES

The paper deals with the history of creation of the genus *Lycoperdon* and its investigation in the world and Ukraine. As the result of the analysis of our own specimens, herbarium materials and data of previous researchers the list of the Left-Bank Ukraine *Lycoperdon* species was made. It numbers 18 species and 4 varieties, where *L. lambinonii* is new for the territory of Ukraine, *L. atropurpureum*, *L. ericaeum*, *L. mammiforme*, *L. nigrescens* are new for the territory of the Left-Bank Ukraine. Changes to the morphological intrageneric system of the genus *Lycoperdon* are proposed.

Key words: gasteroid agaricomycetes, *Lycoperdon*, list of the species, intrageneric system.