

Ю.Я. ТИХОНЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
Вул. Терещенківська, 2, м. Київ, МСП-1, 01601, Україна  
*mycol@botany.kiev.ua*

## СУЧАСНИЙ СТАН СИСТЕМАТИКИ ГРИБІВ ПІДВІДДІЛУ PUCCINIOMYCOTINA

*Ключові слова:* систематика, Basidiomycota, Pucciniomycotina

Останнім часом систематика базидіоміцетів на вищому таксономічному рівні суттєво змінилася. Завдяки розвитку ультраструктурних та молекулярно-філогенетичних досліджень еволюційні зв'язки базидіальних грибів значною мірою прояснилися, хоча багато моментів усе ще залишаються нез'ясованими або дискусійними. Тому ми вважаємо за доцільне розглянути сучасний стан систематики пукциніомікотових грибів — одного з трьох підвідділів відділу Basidiomycota.

Сам термін Basidiomycetes уперше використав А. де Барі [4], який, однак, не надав йому певного таксономічного рангу, а Г. Вінтер [50] уперше застосував його в ранзі класу. Пізніше ранг групи було підвищено до рівня підвідділу Basidiomycotina [2], а згодом — і відділу Basidiomycota [33].

За сучасними даними відділ Basidiomycota налічує близько 30 тис. видів, що становить понад третину всіх описаних видів справжніх грибів [24]. Найважливішою діагностичною ознакою його представників є утворення базидій, що являють собою клітини, на яких формуються мейотичні базидіоспори. Іншою значущою ознакою є тривале існування дикаріотичного міцелію, в якому стабільність двоядерного статусу клітин підтримується завдяки пряжкам. Пряжки — це утвори, унікальні для базидіомікотових, хоча вони присутні не в усіх представників відділу (зокрема, їх немає в іржастих грибів). Згадане свідчить на користь спільного еволюційного походження таксонів, що входять до складу Basidiomycota. З-поміж немолекулярних ознак, за якими відділ поділяють на підвідділи, відзначимо такі: форму та септованість базидій, ультраструктуру гіфальних септ, наявність чи відсутність дріжджоподібних стадій і проліферації спор, склад вуглеводів клітинної стінки [31, 35, 40, 41]. Вивчення нуклеотидних послідовностей генів рибосомальної РНК, а також деяких білок-кодуєчих генів дало змогу чіткіше побачити структуру взаємозв'язків між різними групами базидіомікотових грибів та показало, що деякі морфологічні ознаки (наприклад, форма базидій), які раніше широко використовували в їх систематиці, демонструють значний ступінь гомоплазії [44—46].

У межах Basidiomycota нині виділяють три головні клади (в таксономічному аспекті — це підвідділи), монофілія кожної з них підтримується філогенетичним аналізом послідовностей як генів рибосомальної РНК, так і білок-кодуєчих генів [19]: Pucciniomycotina [1, 47], Ustilaginomycotina [6, 11] та Agaricomycotina [18, 20, 45, 49].

Досі вже описано близько 8 тис. представників Pucciniomycotina, переважна більшість яких — паразити рослин, грибів та комах і лише деякі є вірогідними сапротрофами чи видами з нез'ясованими трофічними потребами. Pucciniomycotina відрізняються від двох інших клад відділу Basidiomycota простими порами міжклітинних септ [47, 48], а також складом цукрів клітинних оболонок [42]. Класифікація підвідділу Pucciniomycotina найдетальніше розроблена у праці Р. Бауера зі співавторами [7], за якою він поділяється на вісім класів: Agaricostilbomycetes, Atractiellomycetes, Classiculomycetes, Cryptomycocolacomycetes, Cystobasidiomycetes, Microbotryomycetes, Mixiomycetes та Pucciniomycetes. У цій праці також запропоновано для таксонів вищого рангу замінити префікси «Uredin-» та «Uredinio-» на «Puccin-» та «Puccinio-» (тобто вживати Puccinales, Pucciniomycetes, Pucciniomycotina замість Uredinales, Urediniomycetes, Urediniomycotina).

Клас Agaricostilbomycetes містить ряд мікопаразитів, а також гриби, асоційовані з рослинами, комахами, лишайниками. Деякі види утворюють пряжки. Характерна також дріжджоподібна форма росту.

У представників класу Atractiellomycetes дріжджових стадій не виявлено. В усіх дотепер вивчених видів у клітинах наявні симплексосоми — специфічні органели з невідомою функцією [10, 30, 36]. Характерним є розвиток низки видів цієї групи у галереях жуків-короїдів хвойних дерев [38].

Клас Classiculomycetes об'єднує гриби прісноводних біотопів. Пряжки наявні. Утворення гаусторіальних клітин вказує на можливість мікопаразитичного способу існування його видів [5].

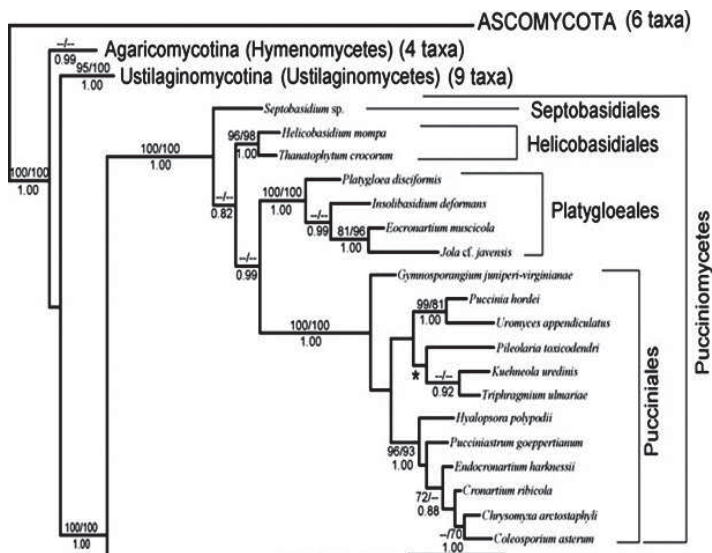
До класу Cryptomycocolacomycetes належать лише два монотипні роди, що паразитують на склероціях аскоміцетів [25, 37]. За винятком Microbotryomycetes, це єдина група грибів, клітини яких містять специфічні органели — колакосоми.

Клас Cystobasidiomycetes включає анаморфні та диморфні дріжджові організми з пряжками. Деякі види є мікопаразитами [7].

Характерна особливість класу Microbotryomycetes — наявність колакосом у багатьох його видів. Присутність цих органел пов'язують зі здатністю до мікопаразитизму [9]. До цього ж класу належить низка фітопатогенних видів, яких раніше відносили до сажкових грибів (роди *Liroa* Cif., *Microbotryum* Lévy., *Sphaecelotheca* de Vary та ін.).

Клас Mixiomycetes монотипний і містить єдиний вид *Mixia osmundae* (Nishida) C.L. Kramer. Цей паразит папоротей описали у 1911 р. як *Taphrina osmundae* Nishida, тобто як аскоміцет. Він спричинює плями на листках живильної рослини. На їх поверхні розвивається шар багатоядерних спорогенних клітин, котрі ідентифікували як аски, хоч аскоспори в них ніколи не утворювалися, однак на поверхні таких «асків» формувалися численні «конідії» [32]. Пізніше гриб виділено в окремий рід *Mixia* C.L. Kramer у межах порядку Taphrinales [26], і лише в 1995 р. за результатами як морфологічних, так і молекулярно-філогенетичних досліджень його зарахували до базидіоміцетів [34].

Понад 90 % усіх видів підвідділу Pucciniomycotina належать до класу Pucciniomycetes. Оскільки саме до цього класу входять іржасті гриби — одна з най-



Філогенетичні зв'язки у класі Pucciniomycetes (за Aime et al. [1]).  
 Phylogenetic relationships in the Pucciniomycetes (after Aime et al. [1])

різноманітніших та еволюційно найуспішніших груп грибних організмів, — вважаємо за доцільне детальніше розглянути його структуру. Сучасні молекулярні дані [1] підтверджують виокремлення в межах Pucciniomycetes чотирьох порядків: Helicobasidiales, Platygloaeales, Pucciniales та Septobasidiales (рисунок). У системі, запропонованій Р. Бауером зі співавторами [7], виділено ще один порядок — Pachnocybales, однак ретельніші дослідження свідчать на користь належності єдиного його представника до порядку Septobasidiales [16]. За винятком двох сапротрофних видів (*Pachnocybe ferruginea* Berk. [8, 27] та *Platygloea disciformis* (Fr.) Neuhoff), решта представників класу є паразитами рослин, грибів та комах.

Порядок Septobasidiales налічує близько 180 описаних видів, це єдина серед базидіоміцетів група, облігатно пов'язана з комахами. За єдиним винятком усі його представники паразитують на щитівках. Більшість видів формують кірку, яка вкриває й оточує комах на гілках та листі дерев. Оскільки гіфові «мати» вкривають як заражених, так і незаражених щитівок, монограф цієї групи Д. Кауч припустив, що гриб захищає незаражених комах від паразитичних ос та висихання, тобто відносини гриб-хазяїн мають, по суті, мутуалістичний характер [12]. Цікаво зауважити, що Кауч вважав рід *Uredinella* Couch проміжною ланкою між септобазидіальними та іржастими грибами, оскільки його представники утворюють товстостінні пробазидії, подібні до теліоспор порядку Uredinales [13]. Проте сучасні дані засвідчують належність цього роду до порядку Septobasidiales [16].

Порядок Helicobasidiales об'єднує унікальну за способом життя групу організмів. У дикаріотичній стадії (*Helicobasidium* Pat.) вони паразитують на коренях вищих рослин, а в гаплоїдній (*Tuberculina* Tode ex Sacc.) розвиваються на

гаплоїдному міцелії іржастих грибів — унікальний приклад зміни живителів, що належать до різних царств органічного світу, причому один з них досить близько споріднений із паразитом [29]. Рід *Tuberculina*, відомий ще з XIX ст., традиційно відносили до групи Fungi Imperfecti, навіть у 9-му виданні «Dictionary of the Fungi» [23] його трактують як анаморфний аскоміцет.

У сучасному розумінні порядок Platygloales об'єднує роди *Platyglaea* J. Schröt., *Insolibasidium* Oberw. & Bandoni, *Herpobasidium* Lind, *Eocronartium* G.F. Atk. та *Jola Möller*. Це паразити рослин, їх спорідненість з іржастими грибами відзначало багато дослідників. Деякі автори навіть пропонували зарахувати такі роди до складу іржастих грибів [14, 15, 17, 28, 39]. Проте інші мікологи не підтримували цієї ідеї (наприклад, [3, 21, 22, 43]). За сучасними даними всі ці роди становлять близький до іржастих грибів, але окремий порядок класу Pucciniomycetes [1].

До порядку Pucciniales належить понад 90 % усіх видів підвідділу Pucciniomycotina. Це один з найбільших таксонів грибів такого рангу, причому число описаних видів стрімко зростає. Так, у 9-му виданні «Dictionary of the Fungi» [23] для нього наведено 6929 видів із 163 родів 14 родин, тоді як у 10-му — 7798 видів з 166 родів 14 родин, що становить майже 8 % усього видового складу царства справжніх грибів [24]. Іржасті гриби мають дуже складний життєвий цикл, який у багатьох видів відбувається зі зміною живильної рослини.

Нижче подаємо загальний поділ підвідділу Pucciniomycotina на класи та порядки, у дужках вказуємо кількість видів, відомих для даного таксону.

Клас Agaricostilbomycetes (47). Порядки Agaricostilbales (43), Spiculogloales (4).

Клас Atractiellomycetes (34). Порядок Atractiellales (34).

Клас Classiculomycetes (2). Порядок Classiculales (2).

Клас Cryptomycocolacomycetes (2). Порядок Cryptomycocolacales (2).

Клас Cystobasidiomycetes (12). Порядки Cystobasidiales (9), Erythrobasidiales (2), Naohideales (1).

Клас Microbotryomycetes (212). Порядки Heterogastridiales (7), Leucosporidiales (8), Microbotryales (114), Sporidiobolales (83).

Клас Mixiomycetes (1). Порядок Mixiales (1).

Клас Pucciniomycetes (8014). Порядки Helicobasidiales (17), Platygloales (19), Pucciniales (7798), Septobasidiales (180).

Підсумовуючи цей короткий огляд, зауважимо, що сучасна систематика базидіомікотових значно відрізняється від традиційної. Зокрема, підвідділ Pucciniomycotina об'єднує види, які раніше відносили не тільки до базидіоміцетів, а й до сумчастих та незавершених грибів. Значну групу колишніх представників Ustilaginales зараз вважають еволюційно ближчою до іржастих, ніж до сажкових грибів.

1. Aime M.C., Matheny P.B., Henk D.A., Frieders E.M. et al. An overview of the higher-level classification of Pucciniomycotina based on combined analyses of nuclear large and small subunit rDNA sequences // Mycologia. — 2006. — 98. — P. 869–905.
2. Ainsworth G.C. A general purpose classification of the fungi // Bibliography of Systematic Mycology. — 1966. — 4. — P. 1–4.

3. *Bandoni R.J.* The Tremellales and Auriculariales: an alternative classification // *Trans. Mycol. Soc. Japan.* — 1984. — **25**. — P. 489—530.
4. *Bary A. de.* Dispositio systematica generum fungorum // *Streinz, Nomenclator Fungorum.* — Vindobonae (Vienna): Gorischek, 1862.
5. *Bauer R., Begerow D., Oberwinkler F., Marvanová L.* *Classicula*: the teleomorph of *Naiadella fluitans* // *Mycologia.* — 2003. — **95**. — P. 756—764.
6. *Bauer R., Begerow D., Oberwinkler F. et al.* Ustilaginomycetes // *The Mycota VII. Systematics and Evolution. Part B.* (McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. and Lemke, P.A., eds.). — Berlin: Springer-Verlag, 2001. — P. 57—84.
7. *Bauer R., Begerow D., Sampaio J.P. et al.* The simple-septate basidiomycetes: a synopsis // *Mycol. Prog.* — 2006. — **5**. — P. 41—66.
8. *Bauer R., Oberwinkler F.* Meiosis, spindle pole body cycle and taxonomy of the heterobasidiomycete *Pachnocybe feruginea* // *Plant Syst. Evol.* — 1990. — **172**. — P. 241—261.
9. *Bauer R., Oberwinkler F.* The colacosomes: new structures at the host-parasite interface of a mycoparasitic basidiomycete // *Bot. Acta.* — 1991. — **104**. — P. 53—57.
10. *Bauer R., Oberwinkler F.* The symplechosome: a unique cell organelle of some basidiomycetes // *Bot. Acta.* — 1991. — **104**. — P. 93—97.
11. *Begerow D., Stoll M., Bauer R.* A phylogenetic hypothesis of Ustilaginomycotina based on multiple gene analyses and morphological data // *Mycologia.* — 2006. — **98**. — P. 906—916.
12. *Couch J.N.* The biological relationship between *Septobasidium retiforme* (B. & C.) Pat. and *Aspidiotus osborni* New. And Ckll. // *Quarterly Journal of Microscopical Science.* — 1931. — **74**. — P. 383—437.
13. *Couch J.N.* A new fungus intermediate between the rusts and *Septobasidium* // *Mycologia.* — 1937. — **29**. — P. 665—673.
14. *Donk M.A.* The Heterobasidiomycetes: a reconnaissance — II. Some problems connected with the restricted emendation // *Proc. Konink. Nederl. Acad. Wetensch.* — 1972. — **75**. — P. 376—390.
15. *Fitzpatrick M.H.* The life history and parasitism of *Eocronartium muscicola* // *Phytopathology.* — 1918. — **8**. — P. 197—218.
16. *Henk D.A., Vilgalys R.* Molecular phylogeny suggests a single origin of insect symbiosis in the Pucciniomycetes with support for some relationships within the genus *Septobasidium* // *Am. J. Bot.* — 2007. — **94**(9). — P. 1515—1526.
17. *Hennen F.J., Buritica P.* A brief summary of modern rust taxonomic and evolutionary theory // *Rept. Tottori Mycol. Inst.* — 1980. — **18**. — P. 243—256.
18. *Hibbett D.S.* A Phylogenetic overview of the Agaricomycotina // *Mycologia.* — 2006. — **98**. — P. 917—925.
19. *Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F. et al.* A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // *Mycol. Res.* — 2007. — **111**. — P. 509—547.
20. *Hibbett D.S., Thorn R.G.* Homobasidiomycetes. In: *The Mycota VII. Systematics and Evolution. Part B* / McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. and Lemke, P.A., eds. — Berlin: Springer-Verlag, 2001. — P. 121—170.
21. *Hiratsuka Y.* Auriculariaceae «rusts» // *Rept. Tottori Mycol. Inst.* — 1990. — **28**. — P. 25—30.
22. *Khan S.R., Kimbrough J.W.* A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures // *Mycotaxon.* — 1982. — **15**. — P. 103—120.
23. *Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C., Stalpers J.* *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi.* 9th ed. — Wallingford, UK: CAB International, 2001. — 650 p.
24. *Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A.* *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi.* 10<sup>th</sup> ed. — Wallingford: CAB International, 2008. — 771 p.
25. *Kirschner R., Bauer R., Oberwinkler F.* *Colacosiphon*: a new genus described for a mycoparasitic fungus // *Mycologia.* — 2001. — **93**. — P. 634—644.
26. *Kramer C.L.* A new genus in the Protomycetaceae // *Mycologia.* — 1958. — **50**. — P. 916—926.
27. *Kropp B.R., Corden M.E.* Morphology and taxonomy of *Pachnocybe feruginea* // *Mycologia.* — 1987. — **78**. — P. 334—342.

28. *Leppik E.* Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. V. Evolution of biological specialization // *Mycologia*. — 1965. — **57**. — P. 6—22.
29. *Lutz M., Bauer R., Begerow D., Oberwinkler F.* *Tuberculina-Thanatophylum/Rhizoctonia crocorum-Helicobasidium*: a unique mycoparasitic-phytoparasitic life strategy // *Mycol. Res.* — 2004. — **108**. — P. 227—238.
30. *McLaughlin D.J.* A new cytoplasmic structure in the basidiomycete *Helicogloea*: the microscala // *Expl. Mycol.* — 1990. — **14**. — P. 331—338.
31. *McLaughlin D.J., Frieders E.M., Lü Haisheng.* A microscopist's view of heterobasidiomycete phylogeny // *Stud. Mycol.* — 1995. — **38**. — P. 91—109.
32. *Mix A.J.* *Taphrina osmundae* Nishida and *Taphrina higginsii* sp.nov. // *Mycologia*. — 1947. — **39**. — P. 71—76.
33. *Moore R.T.* Taxonomic proposals for the classification of marine yeasts and other yeast-like fungi including the smuts // *Botanica mar.* — 1980. — **23** (6). — P. 361—373.
34. *Nishida H., Ando K., Hirata A., Sugiyama J.* *Mixia osmundae* transfer from the Ascomycota to the Basidiomycota based on evidence from molecules and morphology // *Can. J. Bot.* — 1995. — **91**. — P. 808—815.
35. *Oberwinkler F.* Heterobasidiomycetes with ontogenetic yeast-stages — systematic and phylogenetic aspects // *Stud. Mycol.* — 1987. — **30**. — P. 61—74.
36. *Oberwinkler F., Bauer R.* The systematics of gasteroid, auricularioid Heterobasidiomycetes // *Sydowia*. — 1989. — **41**. — P. 224—256.
37. *Oberwinkler F., Bauer, R.* *Cryptomyocolax*: a new mycoparasitic heterobasidiomycete // *Mycologia*. — 1990. — **82**. — P. 671—692.
38. *Oberwinkler F., Kirschner R., Arenal F et al.* Two new pycnidial members of the Atractiellales: *Basidiopycnis hyalina* and *Proceropycnis pinicola* // *Mycologia*. — 2006. — **98**(4). — P. 637—649.
39. *Ono Y., Hennen J.F.* Taxonomy of the chaconiaceous genera (Uredinales) // *Trans. Mycol. Soc. Japan.* — 1983. — **24**. — P. 369—402.
40. *Prillinger H., Dörfler C., Laaser G., Hauska G.* A contribution to the systematics and evolution of higher fungi: yeast-types in the basidiomycetes. Part III: Ustilago-type // *Z. Mycol.* — 1990. — **56**. — P. 251—278.
41. *Prillinger H., Laaser G., Dörfler C., Ziegler K.* A contribution to the systematics and evolution of higher fungi: yeast-types in the basidiomycetes. Part IV: Dacrymyces-type, Tremella-type // *Sydowia*. — 1991. — **43**. — P. 170—218.
42. *Prillinger H., Lopandic K., Schweigkofler W. et al.* Phylogeny and systematics of the fungi with special reference to the Ascomycota and Basidiomycota // *Chem. Immunol.* — 2002. — **81**. — P. 207—295.
43. *Savile D.B.O.* Evolution of the rust fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems // *Evol. Biol.* — 1976. — **9**. — P. 137—207.
44. *Swann E.C., Taylor J.W.* Higher taxa of basidiomycetes: an 18S rRNA gene perspective // *Mycologia*. — 1993. — **85**. — P. 923—936.
45. *Swann E.C., Taylor J.W.* Phylogenetic perspectives on basidiomycete systematics: evidence from the 18S rRNA gene // *Canad. J. Bot.* — 1995. — **73**. — P. S862—S868.
46. *Swann E.C., Frieders E.M., McLaughlin D.J.* *Microbotryum, Kriegeria* and the changing paradigm in basidiomycete classification // *Mycologia*. — 1999. — **91**. — P. 51—66.
47. *Swann E.C., Frieders E.M., McLaughlin D.J.* Urediniomycetes // *The Mycota VII. Systematics and Evolution*. Part B: 37—56. — Berlin: Springer-Verlag, 2001. — P. 37—56.
48. *Weiß M., Bauer R., Begerow D.* Spotlights on heterobasidiomycetes // *Agerer, R., Piepenbring, M., Blanz, P., eds. Frontiers in Basidiomycote mycology*. — Eching, Germany: IHW-Verlag, 2004. — P. 7—48.
49. *Wells K., Bandoni R. J.* Heterobasidiomycetes // *The Mycota VII. Systematics and Evolution*. Part B. (McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G. and Lemke, P.A., eds.). — Berlin: Springer-Verlag, 2001. — P. 85—120.

50. *Winter G.* Die Pilze // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz, 2<sup>nd</sup> ed., 1(1). — Leipzig: Eduard Kummer, 1880. — P. 1—80.

Рекомендує до друку  
І.О. Дудка

Надійшла 02.07.2009

*Ю.Я. Тихоненко*

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИСТЕМАТИКИ ГРИБОВ  
ПОДОТДЕЛА PUCCINIOMYCOTINA**

Статья представляет собой обзор современных работ по систематике подотдела Pucciniomycotina. В соответствии с современными взглядами он включает 8 классов: Agaricostilbomyces, Atractiellomyces, Classiculomyces, Cryptomycocolacomycetes, Cystobasidiomyces, Microbotryomyces, Мухиomyces и Pucciniomyces. Наибольшим разнообразием среди них выделяется класс Pucciniomyces — около 8000 видов.

*Ключевые слова:* систематика, Basidiomycota, Pucciniomycotina

*Yu. Ya. Tykhonenko*

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

**MODERN STATE OF SYSTEMATICS OF THE SUBDIVISION PUCCINIOMYCOTINA**

Recent publications on systematics of the subdivision Pucciniomycotina are surveyed. According to modern opinions, this subdivision comprises 8 classes: Agaricostilbomyces, Atractiellomyces, Classiculomyces, Cryptomycocolacomycetes, Cystobasidiomyces, Microbotryomyces, Мухиomyces and Pucciniomyces. The most diverse of them is Pucciniomyces — about 8000 species.

*Key words:* systematics, Basidiomycota, Pucciniomycotina