



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

О МОРФОГЕНИИ ГИФАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПОЛИПОРОИДНЫХ И ПЛЕВРОТОИДНЫХ ГРИБОВ

Ключевые слова: базидиомицеты, Polyporales, гифальные системы, морфогения базидиом

В настоящем сообщении подводятся итог проведенных нами морфологических исследований [2, 3] типов гиф и гифальных систем полипороидных и плевротоидных грибов и анализируется современное состояние концепции гифальной системы в связи с вопросами морфогении ксилотрофных базидиомицетов.

Представления Э. Корнера о генеративных, скелетных и связывающих гифах, изложенные этим исследователем в его первых работах начала 1930-х годов, получили широкое распространение в 1950—1990-е годы, поскольку оказались востребованными в описательной морфологии трутовых грибов и монографических обработках группы в различных регионах мира. Сам Э. Корнер в течение жизни несколько раз возвращался к своей концепции, адаптируя ее к новому материалу, пересматривая ряд первоначальных заключений, однако научное сообщество не оказало должного внимания этим работам. Параллельно систему Корнера уточняли другие исследователи (Э. Пармасто, С. Редхед, А. Рой, Х. Клемансон), но эти уточнения носили частный характер и большей частью не учитывались в монографических сводках.

Таким образом, мы имеем, с одной стороны, проверенную временем в своих базовых элементах перво-

начальную концепцию Э. Корнера, представляющую главное направление современной описательной морфологии, а с другой, — разрозненный массив данных, полученных как самим Э. Корнером, так и другими исследователями, не укладывающихся в «классические представления». Это вполне обычная познавательная ситуация, не требующая никаких радикальных преобразований. Сегодня — до появления новой концепции и ее выхода в «теоретический мейнстрим» — возможна только ревизия имеющихся в нашем распоряжении фактов с целью поиска точек, на которых необходимо сосредоточить будущие исследовательские усилия.

Анализ данных по морфологии гифальных элементов полипороидных и плевротоидных грибов показал, что все их разнообразие может быть сведено к четырем основным типам — это генеративные, псевдоскелетные, скелетные и связывающие гифы [2]. Следует подчеркнуть, что четкое разграничение генеративных и псевдоскелетных гиф, предложенное Х. Клемансоном, весьма существенно для современной интерпретации концепции гифальных систем. Переописание С. Дутой и А. Роем гифальной системы *Microporus xanthopus* (Fr.) Kuntze — классического объекта, на котором построена концепция Э. Корнера, выявило доминирующую роль псевдоскелетных гиф в сложении плодовых тел активно растущих «тримитических» трутовиков. Изменились представления и о скелетных гифах. Электронномикроскопические исследования, доказавшие облигатное отсутствие в них протопласта, позволили считать эти образования терминальной стадией дифференциации определенных гифальных элементов.

Стало очевидным, что скелетные и связывающие гифы образуются из генеративных через некую промежуточную стадию, которой, после исследований А. Роя, вполне логично считать именно стадию псевдоскелетных гиф. Наши собственные исследования [3] показали, что остаточные явления псевдодимитизма отмечаются во многих ди- и тримитических базидиомах.

Все четыре типа гиф — генеративные, псевдоскелетные, скелетные и связывающие — встречаются в зрелых базидиомах различных представителей полипороидных и плевротоидных грибов в разных соотношениях, что определяет специфику их анатомической структуры. На наш взгляд, приблизиться к более или менее адекватной классификации гифальных систем полипороидных и плевротоидных грибов возможно, лишь разграничивая два измерения гифальной дифференциации: 1) по линии склерификации гифальных элементов с постепенной утратой протопласта (мономитическая → псевдодимитическая → субдимитическая → димитическая) и 2) по линии ослабления тургорной и усиления скелетной составляющих гифальной конструкции (полифизалоидная → локулифизалоидная → фиброидная [3]).

Учитывать эти два измерения важно скорее не в «практическом», а в теоретическом плане, поскольку это позволяет проследить разнообразие гифальной дифференциации в связи с морфогенетическими тенденциями полипороидных и плевротоидных грибов.

На вопросы морфогении грибов, «философию грибной формы» одним из первых обратил внимание В. Файо [7]. Он сформулировал представление о «фундаментальных» и «связывающих» тканях плодового тела.

Под «фундаментальными тканями» В. Файо понимал агрегации осевых филаментов (кладом в смысле М. Шадфо [5]), определяющих форму роста базидиомы, а под «связывающими» — совокупность придаточных филаментов (плевридиев), заполняющих пространство между осевыми филаментами и образующих стерильные и фертильные поверхности базидиомы.

Осевые филаменты — нередко вздутые у агарикоидных грибов, сильно склерифицированные у ряда афиллофороидных — формируют каркас базидиомы [4]. Именно за счет осевых филаментов происходит перестройка формы роста при изменении положения субстрата, проявляются феномены гаптоморфоза [10] в ходе карпогенеза.

Вопреки мнению Т.Л. Ленца [9] мы считаем, что это важное обобщение В. Файо вполне согласуется с представлениями о гифальных системах Э. Корнера, которые естественным образом конкретизируют понятия «фундаментальных» (физалогифы, псевдоскелетные и скелетные гифы) и «связывающих» (связывающие гифы, соединяющие гифы) «тканей». Совмещение функциональных и, до определенной степени, генетических категорий В. Файо с описательно-морфологическими категориями Э. Корнера представляется продуктивным.

Согласно С. Редхеду [11] у агарикоидных грибов склерифицированные физалогифы являются реликтовым образованием, указывающим на их происхождение от афиллофороидных предковых форм.

Однако С. Редхед не проанализировал анатомическое строение плевротидных, полипороидных и траметоидных грибов, соответственно, не выявил отчетливый трансформационный тренд: коллибиоидные физалогифы [3, рис. 1] → мерипилоидные физалогифы [3, рис. 6, 7] → полипороидные скелетно-связывающие гифы [3, рис. 10] → кориолоидные и фибропориоидные склерогифы с остаточными ампуловидными вздутиями [3, рис. 11]. Этот морфологический ряд, по нашему мнению, не допускает обратного прочтения.

Биоморфологический смысл такого рода трансформации видится нам в следующем. Склерификация физалогиф, несомненно, связана с более длительным существованием базидиом. Кроме того, плодовые тела со склерифицированными гифами способны расти на трудноиммобилизуемых субстратах и в ксерофильных условиях. В случае ксилотрофных грибов обе группы явлений находятся в теснейшей взаимосвязи — не случайно подавляющее большинство агарикоидных саркодимитиков — это ксилотрофы.

Усиление «скелетной» и подавление «тургорной» составляющих в структуре базидиомы приводит к нивелированию диспропорции между «телом» и «протуберанцами» скелетно-связывающей клетки за счет экстенсивного развития последних. Эта стадия фиксирована у ряда представителей родов *Polyporus* P. Michcei ex Adams, *Lentinus* Fr. и *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm.: в ветвящихся скелетно-связывающих гифах, особенно в местах обильного ветвления, еще можно заме-

тить физалоидные участки, но основную скелетную нагрузку в базидиоме уже несут их отростки, формируя каркас базидиомы, ее «фундаментальную ткань».

Терминальные стадии развития системы скелетных гиф и редукции физалоидных участков (сохраняющихся лишь в виде ампуловидных вздутых скелетных гиф, очень характерных, например, для представителей *Antrodiella* Ryvarden et I. Johans., *Irpex* Fr. и *Diplomitoporus* Domanski) достаточно четко увязаны с перестройкой формы роста от фонтанной до гемисферической или веерообразной, сопровождаемой исчезновением ножки, т. е. формированием тиромицетоидных, траметоидных и фомитоидных базидиом. Здесь следует высказаться по поводу малоизвестной «*Hericium*-гипотезы» Корнера [6] о происхождении «медленно-растущих» траметоидных и фомитоидных базидиом за счет срастания ветвей гипотетического *Hericium*-подобного плодового тела. На наш взгляд, нет необходимости в поиске гипотетических предковых форм траметоидных грибов ввиду реально существующих переходных форм между плевротоидными и траметоидными грибами (как по продолжительности существования и скорости роста плодовых тел, так и их форме и гифальной конструкции): здесь следует упомянуть лишь наиболее яркие примеры: *Polyporus alveolaris* (DC.: Fr.) Bondartsev et Singer, *Pleurotus calypttratus* (Lindblad ex Fr.) Sacc., виды рода *Piptoporus* P. Karst.

Таким образом, мы придерживаемся взгляда на саркодимитизм как плезиоморфный признак, проявляющийся в некоторых группах колибиоидных, клитоцибоидных и плевротоидных грибов, и являемся сторонниками «плевротоидной гипотезы» происхождения трутовиков [1].

Полученные новые данные в дальнейшем можно использовать и для решения ряда таксономических вопросов. Например, уже сейчас очевидно, что род *Polyporus* в плане особенностей гифальных систем оказывается гетерогенным, при этом *Polyporus badius* (Pers.) Schwein. группируется скорее с *Meripilus giganteus* (Pers.) P. Karst., нежели с другими представителями рода. Гифальная система, характерная для большей части видов рода *Polyporus*, является идентичной таковой у представителей рода *Lentinus*. Недавние исследования рРНК позволили объединить эти два рода [8]. Гетерогенным оказывается род *Dichomitus* D.A. Reid, объединяющий виды с диходимитической (*D. campestris* (Quél.) Domański et Orlicz) и скорее более характерной для *Trametes* тримитической (*D. squalens* (P. Karst.) D.A. Reid) гифальными системами. Очень близкими по гифальной структуре и особенностям вегетативных гиф оказываются представители родов *Diplomitoporus*, *Psycnoporus* P. Karst., *Irpex* и *Antrodiella*. Возможно, в будущем появятся основания для их объединения в один род.

В заключение следует сказать, что предложенная нами классификация гифальных систем является не догмой, а рабочим инструментом анализа структуры базидиом: о ее адекватности реальному разнообразию гифальных элементов полипоральных грибов можно будет судить по мере включения в анализ все новых и новых видов.

Авторы благодарны чл.-кор. НАН Украины проф. С.П. Вассеру, д-ру биол. наук, проф. М.А. Бондарцевой и канд. биол. наук О.В. Морозовой за критические замечания, ценные советы и консультации во время подготовки рукописи.

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

1. Змитрович І.В., Васцер С.П. Современные представления о происхождении и филогении *Нотобасидиомыцетес* // Укр. ботан. журн. — 2004. — **61**, № 3. — С. 7—35.
2. Змитрович І.В., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф. Типы гиф полипоройдных и плевротойдных грибов: терминологическая ревизия // Укр. ботан. журн. — 2009. — **66**, № 1. — С. 71—87.
3. Змитрович І.В., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф. Разнообразие и классификация гифальных систем полипоройдных и плевротойдных грибов // Укр. ботан. журн. (в печати).
4. Малышева В.Ф. Афилофоройдные грибы Жигулевского заповедника: магист. дис. — СПб., 2004. — 160 с.
5. Chadeaud M. La Morphologie des Végétaux inférieurs: données fondamentales et problèmes // Bull. Soc. Bot. France. — 1968. — **115**. — P. 5—41.
6. Corner E.J.H. Ad *Polyporaceas* V. The genera *Albatrellus*, *Boletopsis*, *Corioloopsis* (dimitic), *Cristelloporia*, *Diacanthodes*, *Elmerina*, *Fomitopsis* (dimitic), *Gloeoporus*, *Grifola*, *Hapalopilus*, *Heterobasidion*, *Hydnopolyporus*, *Ischnoderma*, *Loweoporus*, *Parmastomyces*, *Perenniporia*, *Pyrofomes*, *Steccherinum*, *Trechispora*, *Truncospora* and *Tyromyces* // Beih. Nova Hedwigia. — 1989. — **96**. — P. 1—218.
7. Fayod V. Prodrome d'une histoire naturelle des *Agaricinés* // Ann. Sci. Nat., Ser. 7. — 1889. — **9**. — P. 181—411.
8. Krüger D., Gargas A. The basidiomycete genus *Polyporus* — an emendation based on phylogeny and putative secondary structure of ribosomal RNA molecules // Feddes Repertorium. — 2004. — **115**. — P. 530—546.
9. 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.
10. Nuss I. Untersuchungen zur systematischen Stellung der Gattung *Polyporus* // Hoppea. — 1980. — **39**. — S. 127—198.
11. Redhead S.A. The *Xerulaceae* (*Basidiomycetes*), a family with sarcodimitic tissues // Can. J. Bot. — 1987. — **65**, N 8. — P. 1551—1562.

Рекомендовано в печать
І.А. Дудка

Поступила 05.05.2008

І.В. Змитрович, В.Ф. Малышева, К.Ф. Малышева

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

ПРО МОРФОГЕНІЮ ГІФАЛЬНИХ ЕЛЕМЕНТІВ ПОЛІПОРОЇДНИХ І ПЛЕВРОТОЇДНИХ ГРИБІВ

Обговорюються питання морфогенії поліпоройдних і плевротойдних грибів. Заперечуються тези С. Редхеда про реліктову природу склерогіф в агарикоїдних грибів та Е. Корнера — про *Hericium*-подібний архетип траметоїдних грибів. Продемонстровано трансформаційний ряд від тонкостінних фізалогіф через мерипілоїдні нерегулярно здуті гіфи до коріолоїдних волокноподібних гифальних елементів.

К л ю ч о в і с л о в а: базидіоміцети, Polyporales, гифальні системи, морфогенія базидіом.

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

Komarov Botanical Institute RAS, Saint Petersburg

ON THE WAYS OF MORPHOGENY OF HYPHAL ELEMENTS IN POLYPOROID AND PLEUROTOID FUNGI

Morphogeny in polyporoid and pleurotoid fungi is discussed. The Redhead's thesis about relic nature of sclerohyphae in agaricoid fungi and Corner's «*Hericium*-hypothesis» of the origin of trametoids are both rejected. A transformation range from thin-walled physalohyphae via meripiloid irregularly swelled hyphae to coriolooid uninflated fibre-like hyphal elements is demonstrated.

К е у w o r d s: basidiomycetes, Polyporales, hyphal systems, basidiome morphogeny.