

Макросистема и филогения Basidiomycetes: вариант красноводорослевого предка

© И. В. Змитрович

Zmitrovich I.V. Macrosystem and phylogeny of Basidiomycetes: the case for
a red algal progenitor

V.L. Komarov Botanical Institute, Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: ivan@IZ6284.spb.edu

Вводные замечания

Традиционная, классическая систематика растений отнюдь не «растворилась», и наивно думать, будто «на смену ей» пришли какие-то другие направления. Систематику ясно, что абсолютно полно и объективно реконструировать филогенез и отразить его в системе таксонов невозможно, и не следует в этом отношении поддаваться самообману. Постановка такой задачи — это идейный лозунг, и подлинно филогенетическая система — идеал, к которому можно и нужно стремиться, но достичь которого заведомо невозможно. Наиболее конструктивный путь к этому идеалу — сочетание принципов естественной классификации, завещанной нам династиями Жюссье и Декандолей, с филогенетическим подходом А. Энглера и Г. Галлира.

В. Н. Тихомиров (1995)

Сегодняшнее положение в систематике базидиомицетов нельзя признать удовлетворительным. Молекулярно-кладистические исследования, развернувшиеся в последние годы в ряде богатых

Basidiomycetes may be interpreted as chlorophyll deprived multifilamentous algae, strongly transformed by heterotrophic life and terrestrial adaptation

лабораторий, оказывают противоречивое воздействие на развитие традиционной филогенетической систематики. С одной стороны, эти исследования существенно пополняют число «хороших», некон-

вергентных признаков, с которыми может работать систематик и, казалось бы, позволяют применять количественный подход к оценке глубины дивергенции и темпов эволюции групп. Однако, вследствие неравномерности изученности геномов сравниваемых организмов и трудностей в непосредственной кладистической интерпретации молекулярных данных, попытки классификации, основанные исключительно на результатах подобного рода исследований, могут быть весьма и весьма неудачными. В настоящее время молекулярная систематика бази-

диомицетов, как и других групп эукариот, основана на сравнительном изучении нуклеотидных последовательностей РНК малой (18S rRNA) и большой (5.8S, 28S и 5S rRNA) субъединиц цитоплазматических рибосом. Считается, и не без оснований, что секвенции рибосомальной РНК (и, соответственно, участков *rDNA*) достаточно консервативны, а их различия можно считать более или менее надежными маркерами дивергенции, поскольку вероятность обратных нуклеотидных замен в ходе эволюции крайне мала.

Действительно, сравнивая близкие виды или пытаясь оценить дивергенцию близких родов, можно практически пренебречь возможностью повышенной скорости эволюции участков рибосомальной ДНК относительно других областей генома (остающихся, к слову, до сих пор большей частью «вещью в себе») и интерпретировать полученные данные без существенных оговорок. Результаты таких исследований обычно довольно точно отражают действительность; они в большей или меньшей степени совпадают и с данными морфологии.

Причем, следует подчеркнуть, что видоспецифичными оказываются в основном последовательности не самих генов *rDNA*, а рибосомных межгенных спейсеров. Что касается оперонов рДНК, то они представляют собой мозаику сверхконсервативных и достаточно переменных последовательностей. Консервативными оказываются элементы, ответственные за формирование вторичной структуры РНК, ее укладку в рибосоме. Переменны области, непосредственно ответственные за настройку белоксинтезирующего аппарата.

Допустим, речь идет о дивергенции крупных фил, диверсификации фундаментальных особенностей клеточного строения (затрагивающей и особенности цитоплазматических поверхностей), например, о переходе организмов от автотрофного к гетеротрофному типу питания. Совершенно очевидно, что этот переход сопровождается изменением всех параметров метаболизма, соотношением процессов ассимиляции и диссимиляции, трансмембранных потоков и градиентов, потребностей в синтезе различных макромолекул. В таких условиях гиперчувствительными в эволюционном плане должны оказываться сегменты генома, ответственные за метаболические пути, настройку синтетического аппарата клетки, куда, безусловно, входят и гены *rDNA*.

Таким образом, мы приходим к неоднозначной, двойственной оценке филогенетической ценности обсуждаемых последовательностей. В силу невозможности во многих случаях «перевода» языка секвенций на язык проявляемых признаков, систематик пока что не может разработать систему универсальных поправок к их интерпретации, позволяющую «работать» на всех уровнях таксономической иерархии и применимую к любым группам организмов.

С другой стороны, неправильным было бы и утверждение, что кладистическая методология предполагает замену разума исследователя машинным разумом. Обработка данных по-прежнему остается делом, прежде всего, самого исследователя. Построение системы большого числа объектов на основании даже небольшого числа признаков «переборным» машинным способом практически невозможно вследствие возрастающего с каждым шагом дерева альтернатив. Существующие кладистические программы призваны свести многовариантное задание машине к маловариантному путем существенного уменьшения числа подлежащих учету параметров. По существу признаки, вовлекаемые в анализ, уже проходят предварительную оценку самим исследователем, также как подвергаются отбору, коррекции получаемые промежуточные и окончательные результаты. Компьютер является не более чем хорошей вычислительной машиной, но не дает приращения знаний об анализируемом объекте. Это утверждение, кстати, можно хорошо продемонстрировать результатами работы бутстреп-статистики: обычно с поддержкой на уровне 90–100% кластеризуются группы, родственность которых очевидна и безо всякого анализа. Объединение же этих «первичных» кластеров в более сложные структуры обычно имеет намного более низкий уровень поддержки (в среднем 20–60%). Если бы мы попытались «отсечь» все элементы топологий с уровнем поддержки ниже 80% (дабы соблюсти корректность в интерпретации), большинство опубликованных кладограмм предстало бы в виде политомий и кластеров, укореняющихся «в никуда».

Другой широко используемый сегодня кладистами метод выбора оптимальной топологии — «достижение максимального правдоподобия» (Felsenstein, 1978), в плане аргументации представляющий своего рода *circulus vitiosus*, — еще одно свидетельство того, что методологический аппарат современной кладистики нуждается в длительном совершенствовании.

Вместе с тем, среди исследователей популярность молекулярно-кладистических идей неуклонно растет. В определенном смысле это «саморазогреваемый» процесс, в который оказываются втянутыми, во-первых, молекулярно-биологические центры-монополисты, заинтересованные в расширении клиентурной сети, центры производства кладистических программ, заинтересованные в распространении все новых и новых разработок, научные издательства, ориентирующиеся на образ «переднего края биологии» и воспроизводящие в свою очередь этот образ среди рядовых исследователей, стимулируя своей информационной политикой еще большую активизацию последних в данной области.

Уже сегодня попытки усовершенствования системы базидиомицетов на традиционных основах предпринимаются все реже. Большинство специалистов предпочитает дожидаться результатов молекулярных исследований той или иной группы базидиальных грибов (либо даже по мере возможности включаться в такого рода исследования), а в текущей работе пользоваться широко принятыми, хотя и во многом искусственными системами (Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, 1995; Nordic macromycetes, 1992, 1997, и др.).

Однако, на наш взгляд, такое отношение к традиционной систематике вряд ли оправдывает себя. Вопросы, перед которыми она подчас останавливается (субъективизм в отборе и взвешивании признаков, трудности, возникающие при выявлении гомологий и параллелизмов, моно- и полифилии, проблема оценки ранга и границ таксона), к сожалению, неразрешимы и молекулярно-клатистическими методами. Однако, традиционная систематика способна решать (и решает) поставленные проблемы в куда более широком контексте, причем эту область нельзя рассматривать как некую систему догм: с течением времени трансформируется ее методический аппарат, изменяются многие теоретические предпосылки, конечно же, постоянно меняются конкретные классификационные схемы.

В 1968 г. Э. Пармасто, предлагая новый вариант классификации кортициевых грибов, писал: «Каждая система — продукт своей эпохи и итог достигнутых к этому времени знаний, хотя и рассматриваемых с точки зрения данного автора и расцениваемых соответственно его пониманию. От любой системы нельзя ожидать представления абсолютных и конечных истин; так же нецелесообразно было бы откладывать разработку систем до того нереального времени, когда мы о классифицируемых организмах будем знать все. Всякая новая, или хотя бы до некоторой степени новая система должна способствовать дальнейшим исследованиям, которые ее с течением времени дополняют или изменяют, а в конечном итоге — заменят» (Пармасто, 1968).

В данной работе представлена попытка построения системы *Basidiomycetes* с учетом известных ныне, порой противоречивых, фактов из различных областей биологии, но базирующейся прежде всего на данных сравнительной морфологии в самом широком смысле этого понятия. В изложении своих взглядов автор постарался избегать догматизма; к этому же он призывает и читателя при оценке основных положений данной работы.

Базидиомицеты в системе эукариот

Нужно также подчеркнуть, что большая группа авторов, например Шадфо (Chadefaud, 1960), Кольмейер (Kohlmeyer, 1973, 1975), Демулен (Demoulin, 1974), участвовала в разработке достаточно широко распространенной вплоть до настоящего времени гипотезы о происхождении такой обширной группы, как настоящие, т. е. безжгутиковые грибы, именно от красных водорослей. Видоизменением этой, так называемой «флоридейной», гипотезы явилась «парафлоридейная» гипотеза Шадфо (Chadefaud, 1975), которая предполагает, что багрянки и настоящие грибы параллельно развивались от общего предка — архетипа, находившегося в самом основании ствола эукариот.

О. Г. Кусакин, А. А. Дроздов (1994)

Вопрос об отношении *Basidiomycetes* к другим филам эукариот имеет смысл рассмотреть по двум причинам: во-первых, до сих пор не вполне ясно, какой ранг следовало бы придавать этой группе, а во-вторых, разговор о филогении базидиомицетов возможен только после однозначного решения вопроса о том, каким из многочисленных мегаэволюционных трендов эукариот был вызван к жизни этот своеобразный филум, и в чем заключаются собственно эволюционные тенденции базидиальных грибов.

В последнем издании «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» (Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, 1995) группа базидиомицетов рассматривается в ранге отдела *Basidiomycota*, соседствующего с отделами *Ascomycota*, *Chytridiomycota* и *Zygomycota* в царстве *Fungi*. Хочется обратить внимание на то обстоятельство, что группа базидиомицетов авторами Словаря уравнивается в ранге с группой аскомицетов с одной стороны, и группами хитридио- и зигомицетов — с другой. Эта система отражает, во-первых, имеющую место в последнее время тенденцию к девальвации рангов таксономических категорий (и здесь авторы Словаря не одиноки — ср. Margulis, Schwartz, 1988; Barr, 1992; Starobogatov, 1995), а во-вторых, — стремление к построению некой консенсусной, «деидеологизированной» и удобной для пользования, но при этом неизбежно искусственной классификационной схемы.

По поводу же происхождения базидиальных грибов среди систематиков существуют диаметрально противоположные точки зрения. Одни авторы выводят их из фикомицетов, — непосредственно (Курсанов, 1933; Bartnicki-Garcia, 1970), либо опосредованно через аскомицеты (Gäumann, 1926, 1964; Linder, 1940; Пармасто, 1969; Зеров, 1972), другие считают эту группу происходящей из красных водорослей, — опять же либо непосредственно (Lotsy, 1907; Cain, 1972; Demoulin, 1974, 1985), либо через сумчатые грибы (Bessey, 1942; Jackson, 1944; Kohlmeyer, 1975).

Существует еще точка зрения, согласно которой базидиомицеты (как и аскомицеты) происходят из доядерных организмов отдельно от других групп эукариот (Мережковский, 1909; Голубева, 1995). Наконец, среди сторонников происхождения базидиальных грибов от фикомицетов нет единства мнений по вопросу об общем эволюционном тренде грибных организмов; одни считают все грибы исконно гетеротрофными, произошедшими от бесцветных амeboидных жгутиконосцев в период до четкого обособления и расхождения растительного и животного мира (Whittaker, 1969; Тахтаджян, 1973), другие ищут предковые формы всех грибов среди разножгутиковых водорослей (LéJohn, 1971; Moore, 1971; Bartnicki-Garcia, 1981).

Некоторое время все приведенные выше гипотезы «конкурировали на равных», однако сегодня большее предпочтение принято отдавать тем из них, которые находят лучшее подтверждение данными биохимии. При этом подразумевается, что биохимические сходства между организмами древнее, чем морфологические, а генетические коды, ответственные за биохимические циклы — еще древнее. Однако, это утверждение «работает» далеко не всегда. Приведем некоторые примеры.

У гемискомицетов основу оболочки могут составлять либо хитин, либо маннаны. Строение же самой клеточной стенки, вне зависимости от ее состава, является вполне характерным для сумчатых грибов. В данном случае, как видим, «морфология» оказывается консервативнее «биохимии».

Другой пример из этой же серии — существование «живых ископаемых» — видов, по морфологии практически не отличающихся от предковых форм, живших многие миллионы лет назад. Нет сомнений в том, что по количеству накопленных точковых замен нуклеотидов геном, например, *Neopilina galathea* или *Nautilus pompilius*, — это геном современного организма, весьма отличающийся от такового предковых форм. Морфология же «живых ископаемых» остается практически неизменной вследствие мощного прессинга стабилизирующего отбора, действующего на группы генов, ответственных за морфогенез.

Очевидно, что в первом случае мы сталкиваемся с независимым проявлением различных генов (ответственных а) за морфогенетические процессы и б) за процессы биосинтеза полисахаридов клеточной стенки), а второй пример демонстрирует нам, что скорость эволюции различных генных ансамблей не совпадает вследствие различной интенсивности давления тех или иных форм отбора.

Таким образом, мы возвращаемся к выводу, сделанному в первой главе: поскольку скорость эволюции различных сегментов генома различна, а инструментарием, позволяющим производить оценку

этих различий, мы пока не обладаем, вряд ли за основу классификации организмов и филогенетических реконструкций в настоящее время следует брать молекулярные и биохимические признаки.

На наш взгляд, наилучший материал в частности для мегасистематики эукариот может дать сравнительный анализ ультраструктурных клеточных особенностей, причем сравнивать лучше нефотосинтезирующие части клетки (табл. 1).

Внимательно рассмотрев табл. 1 можно сделать два важных вывода. Во-первых, для разделения фил *Basidiomycota* и *Ascomycota* нет достаточных оснований: по ряду наиболее существенных ультраструктурных признаков эти две группы весьма сходны между собой, и в то же время выделяются среди остальных групп эукариот, в связи с чем вполне резонным было бы по-прежнему рассматривать их в рамках единой филы — *Eumycota* (классы *Basidiomycetes* и *Ascomycetes*, incl. *Ascomycetes Imperfecti*).

Во-вторых, сближение данной филы с *Zygomycota* (и тем более с *Chytridiomycota*!) весьма проблематично: эти группы заметно различаются по особенностям клеточной архитектоники и организации кинетического аппарата. С другой стороны, у всех перечисленных грибных фил наблюдаются явные сходства с рядом групп автотрофных низших растительных организмов, игнорируемые сегодня большинством исследователей исключительно по недоразумению, связанному с представлением об исконной гетеротрофности грибных организмов. Вместе с тем, имеется ряд указаний на вторичное происхождение гетеротрофных мицелиальных организмов от автотрофных нитчатых, сифональных и плазмодиальных форм (попытка собрать воедино такого рода указания была сделана в нашем недавнем обзоре — Змитрович, 2001).

Если исходить из представления о связи грибных организмов с различными группами водорослей, то можно заметить, что миксомицеты во многих отношениях сравнимы с амeboидными хризофитовыми, оомицеты — с вошериевыми, хитридиомицеты и зигомицеты — с хлоробионтами, а высшие грибы (аскомицеты и базидиомицеты) — с багрянными водорослями (флоридеями).

С багрянками высшие грибы сближает отсутствие жгутиконосных стадий и особенности клеточного деления, трехфазный жизненный цикл, включающий образование споровых тетрад и сходных генеративных структур (концептаклы, пикниды, эцидии, спермогонии, перитеции), нитчатая структура слоевищ и большое сходство в электронномикроскопической картине межклеточных соединений (Chadefaud, 1960, 1975a; Demoulin, 1974, 1985; Kohlmeyer, 1975).

Табл. 1. – Сравнительно-цитологическая характеристика базидиальных грибов
Серавин, 1985, 1986; Каргов, 1995;

Таксон	Вегетативное тело (трофонт); клеточные поверхности
(1) Acrasiomycota	Голые амeboиды
(2) Animalia	Многоклеточные организмы; межклеточное вещество, гликолипиды
(3) Apicomplexa	Одноклеточные зооиды; пелликула, трихоцисты
(4) Archamoeba	Голые жгутиконосные амeboиды
(5) Ascomycota	Мицелий клеточного строения (клетки одно-многоядерные или дикариотические, способны к почкованию); оболочка (хитин+β-глюканы; у эндомицетов — маннаны+β-глюканы)
(6) Basidiomycota	Мицелий клеточного строения (клетки одно-(много)ядерные или дикариотические, способны к почкованию); оболочка (хитин—маннаны; хитин—β-глюканы)
(7) Chlorophyta	Монадные, пальмеллоидные, коккоидные, нитчатые, сифональные, или тканевого строения формы; клеточная оболочка (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые в-ва, хитин)
(8) Choanoflagellata (+ Spongia)	Монадные, колониальные и многоклеточные формы; пелликула, перипласт; SiO ₂ +орг.
(9) Chromophyta (incl. Chrysophyta, Haptophyta, Xantho- phyta, Eustigmato- phyta, Diatomeae, Phaeophyta, etc.)	Монадные, амeboидные, пальмеллоидные, коккоидные, колониальные, сифональные, или тканевого строения формы; клетки голые, чешуйчатые, с домиками (SiO ₂ , CaCO ₃ , орг.; трихо- и мукоцисты ±), или одетые оболочкой (целлюлоза, гемицеллюлоза, пект. в-ва)
(10) Chytridiomycota	Голые амeboиды или ризомицелий неклеточного строения с твердой оболочкой (хитин+β-глюканы)
(11) Cryptomastigonta	Монадные, пальмеллоидные, коккоидные формы; пелликула, эджектосомы
(12) Dictyosteliomycota	Голые амeboиды
(13) Dinomastigonta	Монады, амeboиды (часто гелиозойного типа), коккоидные, пальмеллоидные, колониальные, нитчатые формы; пелликула (трихоцисты, нематоцисты), панцирь

и других групп эукариот (по: Bartnicki-Garcia, 1970; Pickett-Heaps, 1974; Taylor, 1978; Кусакин, Дроздов, 1997, и др.)

Кинетические системы клетки (цитоскелет; ЦОМТы; жгутиковый аппарат)	Митохондрии (наличие / отсутствие); форма крист; цитоплазматические рибосомы (коэффициент седиментации)
(1) Мт + ПИ*; ЦОМТы аморфные, кинетосомы 9+2; жгут. 2 (4) (зооспоры), передн., изоконт., гладк., аксонема 9+2	+; кристы пластинчатые (дисковидные, изредка трубчатые); 80S
(2) ПИ; центриоли 9+0; жгут. 1 (2) (спермии), задн., гладк., аксонема 9+2 (9+9+2, 9+9+0, 12+2, 1+9+2, 2+9+2, 4+9+2, 9+1, 7+0, 6+2)	+; кристы пластинчатые; 80S
(3) Мт; кинетосомы 9+0; жгут. 0—2, (передн.+задн., анизоконт., волоски, аксонема 9+2 (8+0, 3+0, 6+0))	+; кристы трубчатые; 80S
(4) Мт+ПИ; ЦОМТы аморфные, жгут. 1—много; изоконт., гладк., аксонема 9+0 (8+1, 9+1, 10+1, 10+5, 14+3)	—; 70S
(5) Мт; ЦОМТы аморфные; жгут. 0	+; кристы пластинчатые; 80S
(6) Мт; ЦОМТы аморфные; жгут. 0	+; кристы пластинчатые; 80S
(7) Мт+(ПИ); кинетосомы 9+0, ЦОМТы аморфные; жгут. (0) 2—4—много, передн., изоконт., гладк. (скульптур.), аксонема 9+2 (9+3, 1+9+2)	+; кристы пластинчатые; 80S
(8) Мт; кинетосомы 9+0; жгут. 1, задн., с волосками, аксонема 9+2	+; кристы пластинчатые; 80S
(9) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 2, передн., анизоконт., гладк.+перист., либо 3 (2 гладк. изоконт.+гаптонема), аксонема 9+2	+; кристы трубчатые 80S
(10) Мт; кинетосомы 9+0; жгут. 1 (зооспоры), задн., гладк., аксонема 9+2	+; кристы пластинчатые; 80S
(11) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 2, передн., анизоконт., перист.+гребн., аксонема 9+2	+; кристы ребровидные (пластинчатые); 80S
(12) Мт+ПИ; ЦОМТы аморфные; жгут. 0	+; кристы трубчатые; 80S
(13) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 2, задн., бок., анизоконт., гладк.+гребн., аксонема 9+2	+; кристы трубчатые; 80S

Табл. 1. – Сравнительно-цитологическая характеристика

Таксон	Вегетативное тело (трофонт); клеточные поверхности
(1) Euglenomastigonta	Монадные, амебоидные, коккоидные, колониальные формы; пелликула, трихо- и мукоцисты
(2) Hyphochytriomycota	Голый плазмодий или неклеточный мицелий; оболочка (целлюлоза+хитин)
(3) Infusoria	Одноклеточные или колониальные подвижные организмы; кортекс с кинетидами, пелликула, трихоцисты
(4) Kinetoplastida	Монады, колонии; пелликула
(5) Labyrinthulomycota	Голый, либо покрытый чешуйками ретикулярный «плазмодий» (эктоплазматическая сеть со способными к перемещениям веретеновидными клетками внутри) или моноцентрический мицелий; в оболочке — мукополисахариды, маннаны, ксилоза
(6) Microsporidia	Голый протопласт, дикарионт; в инцистированном состоянии — хитиновая стенка
(7) Myxomycota (+ Cercobodonida)	Голый многоядерный плазмодий, псевдоплазмодий, голые амебоиды или амебоидные жгутиконосцы
(8) Parabasalia	Монады
(9) Percolomonada	Жгутиконосные амебоиды; пелликула
(10) Plasmodiophoromycota	Голый плазмодий
(11) Prasinophyta	Монады; пелликула, чешуйки; эджектосомы
(12) Rhodophyta	Коккоидные или многоклеточные нитчатые формы, нередко псевдопаренхиматического строения; клетки одно-(много)ядерные; в оболочке целлюлоза, гемицеллюлоза, пект. в-ва, изредка хитин, снаружи часто CaCO ₃ или MgCO ₃
(13) Saprolegniomycota	Плазмодий или неклеточный мицелий; оболочка (целлюлоза+β-глюканы, хитин)
(14) Sarcodina cetera	Амебоиды, часто гелиозойного типа; раковины, домики (соли кальция, стронция, и др.)
(15) Zygomycota	Мицелий неклеточного строения, почкующиеся клетки; оболочка (хитин+хитозан; у трихомицетов — галактозамин)

Условные обозначения: жгут.— жгутики: перист.— перистые, гладк.— гладкие, передн. — передние, задн.— задние, бок.— боковые; по признаку длины жгутиков монады: изоконт.— изоконтные,

гетероконт.—гетероконтные; ЦОМТы — центры организации микротрубочек (включая центриоли, полярные тела веретена, в некоторых случаях кинетосомы или аморфный рибонуклеопротеидный материал.)

базидиальных грибов и других групп эукариот (продолжение)

Кинетические системы клетки (цитоскелет; ЦОМТы; жгутиковый аппарат)	Митохондрии (наличие / отсутствие); форма крист; цитоплазматические рибосомы (коэффициент седиментации)
(1) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 2 (1, 4), передн., анизоконт., гладк.+гребн., аксонема 9+2	+; кристы пластинчатые (дисковидные) 80S
(2) Мт; кинетосомы 9+0; жгут. 1 (зооспоры), передн., перист., аксонема 9+2	+; кристы трубчатые; 80S
(3) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; реснички многочисл., гладкие, аксонема 9+2 (8+2)	+; кристы трубчатые; 80S
(4) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 1—2, передн., анизоконт., гладк.+гребенч., аксонема 9+2	+; кристы пластинчатые (дисковидные); 80S
(5) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 2 (зооспоры), передн. или бок., анизоконт., гладк.+перист., аксонема 9+2	+; кристы трубчатые; 80S
(6) Мт; ЦОМТы аморфные; жгут. 0	—; 70S
(7) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 2 (зооспоры), передн., изоконт.—анизоконт., гладк., аксонема 9+2	+; кристы трубчатые; 80S
(8) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 4—много, передн., анизоконт., гладк., аксонема 9+2	—; 70S
(9) Мт; кинетосомы 9+0; жгут. 1—4, передн., изоконт., гладк., аксонема 9+2	+; кристы пластинчатые (дисковидные); 80S
(10) Мт; кинетосомы 9+0; жгут. 2 (зооспоры), передн., бок., анизоконт., гладк., аксонема 9+2	+; кристы трубчатые 80S
(11) Мт+ПИ; кинетосомы 9+0; жгут. 1—4, задн., изоконт., чешуйчат.	+; кристы пластинчатые; 80S
(12) Мт; ЦОМТы аморфные; жг. 0	+; кристы пластинчатые, либо трубчатые 80S
(13) Мт; кинетосомы 9+0; жгут. 2 (зооспоры), передн. или бок., анизоконт., гладк. + перист., аксонема 9+2	+; кристы трубчатые; 80S
(14) Мт+ПИ; ЦОМТы б. ч. аморфные; жгут. 0	+; кристы трубчатые; 80S
(15) Мт; ЦОМТы аморфные**; жгут. 0	+; кристы пластинчатые; 80S

* Мт — микротрубочки, ПИ — поперечно-исчерченные волокна.

** Имеются не вполне определенные указания на наличие в клетках трихомицетов псевдобазальных тел (Мамкаева и др. 2000).

Биохимические сходства высших грибов с хитридио- и зигомицетами можно объяснить конвергенцией, связанной с переходом этих организмов к гетеротрофии. Многочисленные же морфологические параллелизмы зигомицетов и высших грибов мы объясняем наличием общих предковых форм для хлоробионтов (вкл. зиго- и хитридиомицеты), красных водорослей и высших грибов (рис. 1).

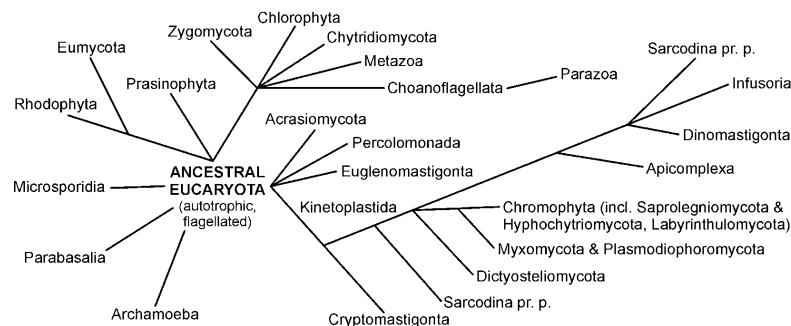


Рис. 1. Возможные филогенетические отношения между основными группами эукариот на основании сравнительно-цитологических данных.

Таким образом, мы склоняемся к «флоридеиной» гипотезе происхождения сумчатых и базидиальных грибов (Sachs, 1874; Lotsy, 1907; Demoulin, 1974, и др.). Не останавливаясь подробно на аргументации этой достаточно хорошо разработанной гипотезы, отметим лишь, что она предполагает происхождение высших грибов от паразитических флоридей (см. Feldmann J., Feldmann G., 1958; Goff et al., 1996), входивших в ассоциации с фотосинтезирующими водорослями, и постулирует, что именно такие ассоциации (вообще говоря) явились предшественниками всей наземной флоры (Kohlmeyer J., Kohlmeyer E., 1972, 1979; Goff, Coleman, 1985; Atsatt, 1988). Здесь же мы более подробно обсудим вопрос о возможных предках базидиальных грибов в свете гипотезы о красноводорослевом происхождении грибов.

Мы выводим *Eumycota* парафилетически из вымершей ныне группы *Chloroflorideae* (термин Козо-Полянского, 1927), близкой к современным багрянкам, но характеризовавшейся наличием хлорофиллов *a* и *b*, пластинчатыми митохондриальными кристами и более примитивно организованной эндомембранной системой. Базидиомицеты (так же, как аскомицеты) по существу и являются «хлорофлоридеями», сильно трансформированными в связи с переходом к гетеротрофному питанию и обитанию в условиях суши.

Таким образом, сравнивать те или иные структуры базидиомицетов и современных багрянков (*Rhodophyta*), имея в виду поиск гомо-

логий, вряд ли будет вполне корректно. Можно лишь пытаться выделять среди флоридей серии, в которых проявляется наибольшее количество параллелизмов с базидиальными грибами. Такие серии никак нельзя рассматривать в качестве «анцестральных»; они оказываются лишь менее отклонившимися от архетипа, общего для современных красных водорослей и базидиальных грибов, а по их особенностям собственно и можно сделать некоторые суждения по поводу самого архетипа группы. Мы согласны с мнением Демулена (Demoulin, 1974), что больше всего параллелизмов с базидиомицетами в строении генеративных органов наблюдается у представителей наименее специализированных групп флоридей (порядки *Nemalionales* и особенно *Cryptonemiales*), хотя имеются общие признаки и с *Gelidiales* (студенистые спороношения с крестовидно разделенными, тремеллоидными тетраспорангиями — см. Evans et al., 1973; биспоры), а также с *Gigartinales* (особенно отметим род *Cruoria*). Среди базидиальных грибов мейотангии, наиболее сходные с зонально разделенными тетраспорангиями красных водорослей (*Cryptonemiales*: *Corallinaceae*; *Gigartinales*: *Cruoriaceae*), наблюдаются у представителей *Uredinales*. Однако, гомологизировать сперматоциты флоридей с базидиоспорами, как это делает Демулен, было бы уже излишним: все же механизм формирования базидиоспор, да и становление самой базидии — это, безусловно, более позднее эволюционное приобретение данной группы, связанное с освоением суши.

Итак, мы приходим к выводу, что первые базидиомицеты были во многих отношениях сравнимы с паразитическими или полупаразитическими водорослями. Вопрос о том, мигрировали они на сушу в ассоциации с автотрофными растениями в качестве паразитов (Demoulin, 1974) или полностью потеряли хлорофилл уже после выхода на сушу (Cain, 1972), остается открытым. В любом случае, первым шагом от автотрофного к гетеротрофному типу питания следует признать биотрофию. Наиболее древняя группа базидиальных грибов — *Uredinales* — сохранила этот примитивный способ питания, так же как и сложный жизненный цикл, сильно напоминающий таковой багрянков. Таким образом, основные эволюционные тренды базидиальных грибов, это: 1) освоение новых трофических ниш (возникновение некротрофов, сапротрофов и симбиотрофов — см. Cooke, Whipps, 1980), 2) обусловленная потерей зависимости от хозяина (фотобионта) тенденция к упрощению жизненного цикла, образование микроциклических форм, и, наконец, 3) приспособление воздушного спороносящего мицелия к жестким условиям внеорганизменного существования.

Архебазидиомицеты

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

Д. К. Зеров (1972)

Из двух вопросов, поставленных в эпиграфе к данной главе, на второй мы уже отчасти дали свою версию ответа. Что касается первого вопроса, — являются ли базидиомицеты монофилетической группой, — то он до сих пор решается неоднозначно.

Идея полифилетического происхождения базидиомицетов от различных групп сумчатых грибов выдвигалась в свое время Гойманом (Gäumann, 1964) и была поддержана Петерсеном (Petersen, 1974).

Воплощение этой идеи в классификационных схемах можно найти у Аркса (Arx, 1967) и Крайзеля (Kreisel, 1969), где устилаговые (и экзобазидиевые) грибы помещаются рядом с тафриновыми и геммаскомицетами в отдельном классе *Endomycetes*.

В дальнейшем последователи идеи об изолированной позиции устилаговых и экзобазидиевых грибов были вынуждены все же отказаться от их сближения с эндомицетами (у последних отсутствуют дикариофаза и хитин в клеточной стенке, а содержание ГЦ пар < 50%), создав для этой группы грибов отдельный класс — *Ustomycetes* (Moore, 1971; Arx, 1979).

Разделение базидиальных грибов на три класса — *Ustomycetes* (*Ustilaginomycetes*), *Teliomycetes* (*Uredinomycetes*) и собственно *Basidiomycetes* сохраняется и в современных массовых изданиях (Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, 1995; Nordic macro-mycetes, 1997), хотя из последних двух классификационных схем нельзя понять, постулируется ли независимое происхождение этих трех групп базидиальных грибов или повышение статуса их до уровня классов является следствием девальвации рангов таксономических категорий.

Следует, наконец, отметить систему Уэллса (Wells, 1994), где отдел *Basidiomycota* разделяется на два подотдела, причем разделение это производится на несколько иных принципах: подотдел *Teliomycotina* [*Uredinales* + *Septobasidiales* + *Atractiellales* (etc.) + *Ustilaginales* s. l. + *Exobasidiales*] и подотдел *Basidiomycotina* [классы *Heterobasidiomycetes* (cetera) и *Homobasidiomycetes*].

Аргументом за выведение устилаговых и экзобазидиевых, также как и ржавчинных, септобазидиевых (etc.) за пределы *Basidiomycetes* явились данные цитологии: эти группы характеризуются дисковидными полярными телами веретена деления (ПТВ) и прос-

тыми (или у устилаговых грибов — весьма специфического строения) септальными порами, в то время как *Heterobasidiomycetes* s. str. и *Homobasidiomycetes* характеризуются биглобулярными ПТВ и долиповорными септами (Jones, 1973; Littlefield, Heath, 1979; Khan et al., 1981; Wells, 1994; Moore, 1996; Bauer et al., 1997, и др.).

Вместе с тем, именно перечисленные цитологические данные явно свидетельствуют против возможности полифилии базидиомицетов: группа устомицетов (наиболее часто обособляемая от других базидиальных грибов) оказалась близка к *Uredinales*, связь которых с долиповорными гетеробазидиомицетами (*Auriculariales* etc.) через такие группы, как *Septobasidiales* или *Platyglloeales* сомнения вызвать уже не может!

Остается однако вопрос, — какие особенности плана строения базидиомицетов рассматривать в качестве примитивных? Мы попытаемся решить эту проблему применительно к двум ключевым особенностям базидиальных грибов — гифальной ультраструктуре и типу базидии.

Отметим сразу, что простые поры в перегородках и дисковидные ПТВ мы рассматриваем в качестве примитивных признаков, сближающих базидиомицеты с флоридеями, для которых также характерно наличие простых пор (ср. Demoulin, 1974; Littlefield, Heath, 1979; Fredericq, Hommersand, 1990) и кольцеобразных, иногда центриолеподобных (McDonald, 1972) микротрубочковых организаторов.

Что касается вопроса об исходном типе базидии, то следует прежде всего отказаться от представления о простоте строения холобазидии как свидетельстве ее примитивности (Райтвийр, 1964; Oberwinkler, 1965, и др.). Во-первых, никак нельзя игнорировать пример явно вторичного происхождения холобазидии у *Tilletiaceae* (достаточно подробно он был разобран в свое время Линдером — Linder, 1940). Во-вторых, наибольшая примитивность ультраструктурных особенностей характерна как раз для грибов, обладающих септированной базидией (если быть более точными — поперечно-септированной фрагмобазидией). Поперечно-септированная базидия в свою очередь связана переходами с продольно-септированной тремеллоидной (такие переходы наблюдаются у ряда представителей *Auriculariales* и *Exidiales*).

Происхождение холобазидии представляется полифилетическим. Холобазидия устомицетов (включая и *Exobasidiales*) представляет по существу рационализированный в структурном отношении промицелий, приспособленный к синхронному созреванию споридиев. Отставание темпов цитокинеза от кариокинеза в связи с усиливающейся в эволюции грибов тенденцией к образованию эндо- и микро- форм, а также необходимость синхронизации спороношения в связи с приспособлением к более выражен-

ной в наземной среде цикличности внешних условий, можно рассматривать в качестве универсальных предпосылок становления различных типов холобазидий.

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

Холобазидии типа *Tulasnella* и *Ceratobasidium* во многих отношениях сравнимы с продольно септированными крестовидно разделенными базидиями типа *Sebacina*. В последнее время (Roberts, 1998) было высказано предположение о том, что становление холобазидии типа *Oliveonia* происходило независимо от аналогичного процесса у *Tulasnellales* — *Ceratobasidiales*.

Независимое происхождение имеет также холобазидия *Filobasidiales*: как ультраструктурные особенности, так и особенности жизненного цикла различных представителей этой группы говорят об их несомненной связи с тремелловыми (*Tremellales* s. str.) диморфными грибами, имеющими крестовидно разделенную базидию (см. Oberwinkler et al., 1984).

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

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

Действительно, у ряда кортициоидных гомобазидиомицетов и распростертых гетеробазидиомицетов наблюдаются иногда примечательные параллелизмы в образовании микроструктуры плодовых тел (наиболее подробное рассмотрение фактов такого рода было сделано Обервинклером — Oberwinkler, 1972).

Для некоторых кортициоидных грибов характерно наличие долго сохраняющихся пробазидий (*Corticium*, *Coniophora*, etc.), у других

зрелые базидии явно разделены на гипо- и эпибазидиальную части, хотя пробазидиальная стадия в онтогенезе выражена и не столь четко. Это, во-первых, урновидные (или урниформные) базидии (*Sistotrema*, *Gloeocystidium*, etc.) с яйцевидной гипобазидией и зауженной головчатой или продолговатой эпибазидией, во-вторых, мешковидные (или утриформные) базидии (*Hyphoderma*, *Punctularia*, etc.) с гипо- и эпибазидиальными сегментами примерно равной ширины, в-третьих, стебельковые базидии (или подобазидии — *Radulomyces*, *Sphaerobasidium*, etc.) с узкой, извилистой гипобазидией и расширяющейся эпибазидией. Все перечисленные разновидности связаны между собой переходами.

Следует отметить, что такая «аберрантная» морфология гомобазидий наблюдается в основном у деревообитающих грибов с плохо дифференцированным гименофором. Наиболее характерны такие типы базидий для кортициевых с неплотным гимениальным слоем, либо же с гифидиальным гимением (катагимением по терминологии Лемке — Lemke, 1964; такой же тип гимения характерен и для дрожалковых грибов). Катагимений представляет для развивающихся базидий хорошую защиту, однако, для эффективного спороношения базидии в таком случае должны прорасти к поверхности через плотный слой дендрогифид. Вероятно, это явление вторичное, связанное с выработкой различных стратегий эффективного спороношения, также как наличие мелких, «стелющихся по субстрату» вместе с гифами плевробазидий ксеназмовых грибов или формирование на субстрате никак не защищенных стерильной тканью репетобазидий (те же ксеназмовые), сравнимых с микроциклическими конидиеносцами аспергиллов. Надо отметить и тот факт, что стебельковые базидии характерны также для ряда деревообитающих гетеробазидиомицетов (*Protodontia*, *Myxarium*, etc.). (Дискуссионные интерпретации морфологии и происхождения различных холо- и гетеробазидий можно найти в целом ряде работ — Rogers, 1934; Martin, 1949; Donk, 1954a, b, 1956; Oberwinkler, 1965; Parmasto, 1969; Chadeaud, 1975b, и др.).

Более удачной может быть попытка поиска «реликтовой» гомобазидии с учетом данных об ориентации микротрубочкового веретена в ходе делений ядра перед образованием базидиоспор. На данный признак впервые обратил внимание Юэль (Juel, 1898), позднее его важность отмечалась Линдером (Linder, 1940) и Донком (Donk, 1964), хотя в настоящее время его, к сожалению, практически не используют в систематике, и, кроме того, вследствие досадной опечатки, допущенной в Словаре грибов (Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, 1995, p. 50: перепутаны рисунки 6C и 6D) представление многих современных ис-

следователей об этом признаке грозит быть еще более неясным. Согласно Юэлю, базидии (речь шла в первую очередь о холобазидиях) бывают либо стихическими (веретено расположено продольно, а ядра делятся в плоскости, параллельной продольной оси базидии), либо хиастическими (ядра делятся в плоскости, перпендикулярной продольной оси базидии). Стихобазидии характерны для немногих гомобазидиомицетов (*Clavulinaceae*, *Cantharellaceae*, *Sistotrema*, *Hydnum* s. str.) и ряда экзобазидиальных грибов, тогда как для большинства гомобазидиальных грибов характерны хиастобазидии (см. Donk, 1964: 221–222). По существу, терминологию Юэля легко можно распространить также на гетеробазидии. При этом крестовидно разделенную тремеллоидную базидию (и связанные с ней холобазидии типа *Oliveonia* или *Ceratobasidium*) можно рассматривать как хиастобазидии, в то время как поперечно септированную фрагмобазидию, характерную для *Uredinales*, *Ustilaginales* s. l., *Septobasidiales* (etc.) и части *Auriculariales* можно интерпретировать как стихобазидии. Самое главное, что двуспоровая базидия *Dacryomycetales* является также стихической и представляет как бы связующее звено между фрагмобазидией *Uredinales* (*Coleosporiaceae*) и двуспоровой гомобазидией *Clavulinaceae*. На наш взгляд, ближе всего к архетипу гомобазидиомицетов стоят клавулиновые и систотремевые грибы, а своеобразным «мостом», связующим эту группу с анцестральными ржавчинниками являются гетеробазидиомицеты порядка *Dacryomycetales*.

Исходя из вышеизложенного можно постулировать, что из ныне живущих групп базидиомицетов больше всего реликтовых черт сохранили представители порядка *Uredinales* (простые септальные поры, дисковидные ПТВ, сложный жизненный цикл, включающий сперматизацию, примитивные фрагмобазидии). Примитивность ржавчинников постулировалась еще Лотси (Lotsy, 1907), Линдером (Linder, 1940), Бесси (Bessey, 1942), Джексон (Jackson, 1944) и Шадфо (Chadefaud, 1960). В дальнейшем эта гипотеза нашла подтверждение и палеомикологическими данными (Savile, 1971).

Основным аргументом против признания ржавчинных грибов исходной группой для остальных базидиомицетов является факт крайней специализации этих организмов. Однако, как отмечал в свое время Цвелев (1971), наиболее древние из современных таксонов как раз и должны быть наиболее специализированными: именно благодаря стабилизации в узкой экологической нише они смогли выжить и сохранить ряд примитивных черт (конечно, на фоне перегруженности частными адаптациями).

Джексон (Jackson, 1931), изучая чередование поколений *Uredinales* в связи с приуроченностью этих грибов к растениям-хозяевам пришел к выводу, что анцестральные ржавчинники, подобно наиболее древ-

ним из существующих сегодня видов, характеризовались гетероэцизмом, гетероталлизмом и плеоморфным жизненным циклом, включающем, по меньшей мере, эцидиальное спороношение и телейто-стадию (уредоспороношение представляется уже более поздним адаптивным приобретением группы). Основной эволюционный тренд ржавчинных грибов — переход к аутоэцизму и гомоталлизму, а также сокращение жизненного цикла, ведущее к образованию микроциклических и эндоциклических форм. Жизненные циклы остальных гетеробазидиомицетов, также как и гомобазидиомицетов сравнимы именно с микро- и эндо-циклами ржавчинников.

Совершенно соглашаясь с выводом Джексона, мы предложили следующий вариант филогении гетеробазидиальных грибов (рис. 2).

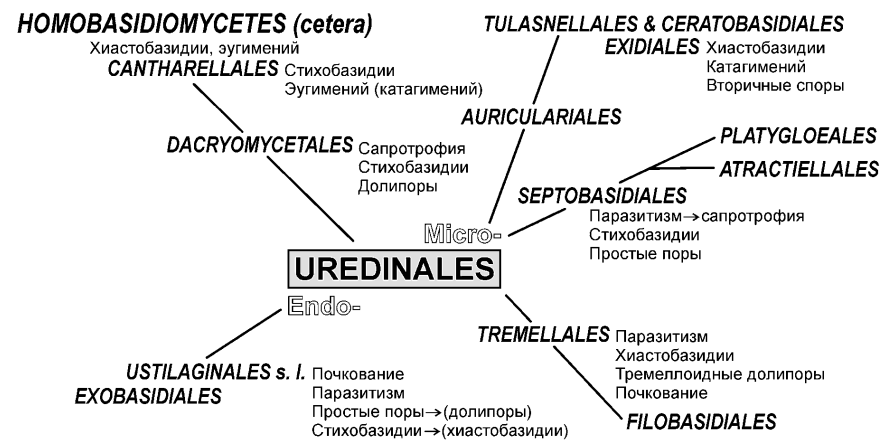
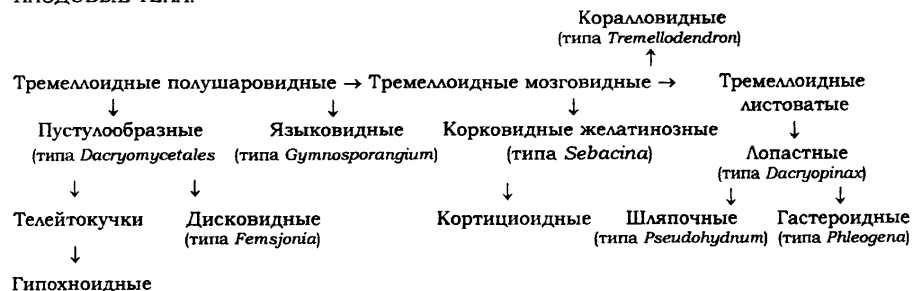


Рис 2. Филогения гетеробазидиомицетов (по: Змитрович, 2001).

Отдельного рассмотрения требует вопрос о плане строения плодовых тел первых базидиомицетов. Ранее (Змитрович, 1998) нами было высказано предположение, что наиболее мягкие условия адаптации спороношений к наземно-воздушной среде (так же как и для адаптации к развитию спороношений среди тканей хозяев) создают тремеллоидные желатинизированные базидиомы. Среди флоридей же, особенно паразитических, тремеллоидная (гемисферическая) жизненная форма вполне обычна. С тремеллоидными, в свою очередь, можно связать все остальные типы наземных спороношений. Следует отметить, что для дискомицетов — группы, развивающейся параллельно с базидиомицетами

(вероятно, от общих водорослевых предков), в качестве исходного морфотипа предполагается также тремеллоподобный (Mooge, 1965). На наш взгляд, основные тренды трансформации плодовых тел в эволюции архебазидиомицетов можно отразить в виде следующей схемы.

ПЛОДОВЫЕ ТЕЛА:



В различных группах гетеробазидиомицетов тремеллоидные спороношения сохранились в разной степени. Во многих древних группах (например, *Uredinales*), эта архаическая особенность оказалась затемненной более поздними, вторичными (часто редуцированными) состояниями. В этом порядке особенного внимания заслуживает род *Gymnosporangium*, у представителей которого телеитоспоры (= пробазидии) развиваются в языковидных или лентовидных спороношениях (ср. *Dacryomycetales*).

Резюмируя изложенное в данной главе, следует сказать, что наиболее древней группой базидиальных грибов, сохранившей многие признаки, свойственные водорослевым предкам (ультраструктура, генеративные органы) являются ржавчинники (порядок *Uredinales*); почкующиеся базидиомицеты (*Sporidiobolaceae*, *Tremellales* s. str.) происходят из мицелиальных с апикальным ростом в результате перехода к своеобразной стратегии размножения, причем подобный процесс наблюдается также у аскомицетов (*Endomycetales*, *Protomycetales*, *Schizosaccharomycetales*, *Taphrinales*, etc.), зигомицетов (*Mucorales*, *Entomophthorales*) и некоторых водорослей (*Chlorophyta*: *Prototheca*); исходным типом базидии является поперечно-септированная фрагмобазидия, холобазидии возникали неоднократно в разных эволюционных линиях базидиомицетов; наиболее «отработанным» типом холобазидии, как и базидии вообще, вне всяких сомнений, следует считать гомобазидию.

Эволюционные тренды гомобазидиомицетов

Однако при рассматривании этой схемы легко может возникнуть и такая мысль, что те грибы, которые мы называем простейшими формами одной группы и которые мы склонны считать первичными в филогенетическом смысле, представляют собою только сильно редуцированные и атрофированные формы прежде высоко дифференцировавшихся грибов... Решить же этот вопрос очень трудно...

Ф. В. Бухгольц (1902)

Итак, формирование гомобазидии было крупным эволюционным приобретением группы в связи с выходом на сушу и оптимальным приспособлением к условиям наземного и внеорганизменного существования, определившим начало более энергичного видообразования и широкую таксономическую диверсификацию. В настоящее время (по усредненным оценкам) насчитывается 9000 видов гетеробазидиомицетов (в широком смысле этого понятия, т. е. базидиомицетов с плеоморфной гаплофазой и стадией пробазидии в онтогенезе) и 13 000 гомобазидиальных грибов.

Широкая дивергенция таксонов сопровождалась в эволюции гомобазидиомицетов с мощнейшей конвергенцией, сравнимой с таковой разве что у багрянок. Это неудивительно: в обеих группах эволюционирующей структурой является апикально растущая нить с центрипетальными септами, а все многообразие процессов морфогенеза обусловлено работой апикальных клеток (см. Перестенко, 1988; Змитрович, 2001). Иррадиация растительности в условиях суши, дифференциация новых экологических ниш с одной стороны, и подобие морфогенетических потенциалов рассматриваемых организмов, с другой, обусловили величайшее многообразие, и в то же время удивительные явления параллелизма формообразования в данной группе грибов.

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

Существенно то обстоятельство, что в настоящее время нельзя выстроить какую-либо иерархию признаков, позволявшую бы последовательно «разложить по полкам» все противоречивые факты из области морфологии и биохимии гомобазидиомицетов. Особенности ультраструктуры, характеризующие эту группу, достаточно однообразны, а некоторые вариации, касающиеся в основном строения парентосомы (Wells, 1994; Langer, 1998, и др.) никак нельзя наложить на вариации других существенных признаков, и пересмотр таксономических концепций на этой основе невозможен.

Некоторые вариации морфологии гомобазидии, на которых мы останавливались подробно в предыдущей главе, могут иметь значение в систематике, хотя и достаточно локальное. Основная проблема здесь — наличие гаммы переходов между различными разновидностями гомобазидий.

Что касается наличия-отсутствия пряжек, то вопрос о первичности или вторичности в эволюции данной структуры сам по себе дискуссионен. Если пряжки считать гомологами вторичных межклеточных анастомозов у багряннок, как это делают, например, Гофф и Колеман (Goff, Coleman, 1985), тогда следует признать их первичность в эволюции базидиомицетов. Однако, например, у ржавчинных грибов пряжки отсутствуют, да и у головневых наличие пряжек (в классическом понимании этого феномена) ставится под сомнение (Каратыгин, 1981). Очевидно лишь одно: признак этот в филогенетическом плане нестабилен; в ходе эволюции многих групп он мог быть утрачен. Ряд достаточно гомогенных таксонов объединяет представителей, характеризующихся как отсутствием, так и наличием пряжек (классический пример — род *Athelia*).

Биохимические и молекулярно-биологические данные, как уже отмечалось ранее, требуют дальнейшего накопления и переосмысления в свете новых (еще не вполне просматривающихся) парадигм. Однако, один биохимический признак — тип вызываемой грибами гнили, следует все же рассмотреть, поскольку многими исследователями, начиная с Ноблс (Nobles, 1958), он активно используется в систематике.

По мнению самой Ноблс (Nobles, 1958, 1971), грибы бурой гнили (неспособные к выработке фенолоксидаз) являются группой более примитивной, нежели грибы белой гнили, а по существу, — исходной группой дереворазрушающих грибов. Аргументом в пользу своего предположения Ноблс считает преимущественную приуроченность грибов бурой гнили к древесине голосеменных, являющихся более древней, нежели покрытосеменные, группой. В противоположность Ноблс, Гильбертсон (Gilbertson, 1980) считает, что грибы бурой гнили должны были возникнуть сравнительно недавно от гетероталлических тетраполярных предковых форм, способных к синтезу экстрацеллюлярных фенолоксидаз. Концепция эта основана на представлении о том, что гомоталлическое состояние, характерное для грибов бурой гнили, является у базидиомицетов состоянием явно вторичным.

Даже если принять тезис о большей древности голосеменных по сравнению с покрытосеменными (что в последнее время становится далеко не очевидным — см. Kato, 1990), все равно концепция Ноблс должна быть оставлена: известные ныне находки ископаемых предков голосеменных, например, *Callixylon*, имеют признаки загнивания явно по коррозионному типу (Stubblefield et al., 1985); вывод о первичности коррозионного типа гнили следует и из концепции Пирозински об эволюции экзоферментативного аппарата грибов (Pirozynski, 1981).

Принятие концепции Гильбертсона заставляет пересмотреть вес, придаваемый признаку типа продуцируемой гнили в таксономических и филогенетических построениях. «Выключение» ферментных систем грибов, в том числе и ответственных за выработку оксидаз, могло происходить независимо в различных линиях эволюции. Вряд ли этот признак можно использовать для обособления семейств: его использование проблематично иногда даже при ограничении родов.

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

Форма базидиом. Существует четыре основные версии трансформации плодовых тел в ходе эволюции группы: 1) от кортициоидных крустотетиев к распростерто-отогнутым и шляпочным, от последних — к гастероидным формам (Bessey, 1942; Райтвийр, 1964; Пармасто, 1968, 1969; Зеров, 1972 среди многих других); 2) от гастероидных форм к шляпочным кантареллоидным и агариикоидным, от них — к афиллофороидным, в том числе кортициоидным (Kreisel, 1969; с некоторыми оговорками Singer, 1962, 1971, 1975, 1986); 3) от мало дифференцированных форм типа «мицелиальных клубочков» к напочвенным шляпочным (+ гастероидным) и деревообитающим распростертым (Parmasto, 1986; Бондарцева, 1997; с некоторыми оговорками Змитрович, 1997) и 4) от клавариоидных к шляпочным, а от них — к ресупинатным и гастероидным формам (Corner, 1954, 1964, 1966, 1968, 1970).

Точка зрения (3) сегодня наиболее популярна. Однако, было верно подмечено, что она не учитывает возможности гетерохронного освоения древесного субстрата различными группами напочвенных грибов (Мухин, 1993).

Реальность такой возможности продемонстрируем на одном примере. Практически у всех мерулиоидных грибов, в том числе имеющих полностью распростертые по субстрату базидиомы, обнаруживаются анатомические особенности, сближающие их с агариикоидными формами. Мерулиоидные грибы имеют трехслойные плодовые тела, состоящие из более или менее желатинизированного гименофора, медуллярной части и поверхностного, слоя, построенного преимущественно по типу триходермиса, причем поверхностный слой обнаруживается и у распростертых форм; прикрепление к субстрату латеральное или дорсальное,

обычно небольшое по площади; если плодовые тела распростерты, то они имеют как правило свободные, при созревании отстающие от субстрата края. Наличие характерного абгимениального слоя как у шляпочных, так и распростертых форм у мерулионидных грибов позволяет считать последние не истинно распростертыми, а скорее ресупинатными (перевернутыми), представляющими собой по существу дорсально прикрепленные шляпки с распластанными по субстрату краями (см. Corner, 1971). Микроскопические особенности гимениального слоя позволяют уже вне всяких сомнений выводить мерулионидные грибы из агарикоидных, причем здесь довольно четко выделяются две основные эволюционные линии: *Resupinateae* — *Merulieae* и *Paxillaceae* — *Serpula* — *Amylocorticieae*. Большая часть распростертых грибов с гладким или близким к гладкому гименофором (*Athelieae*, *Phanerochaetae*, *Hyphodermateae*) уже легко выводится из мерулионидных грибов, если предположить основной линией эволюции здесь — наиболее экономичное приспособление к положительному геотропизму (Corner, 1954). Оставшиеся группы кортиционидных грибов также можно связать либо с редуцированными агариками (*Myceneae* — *Aleurodisceae* — *Stereae* etc.; эта линия в таком случае будет параллельна нескольким «цифеллоидным»), либо с менее дифференцированными клаварионидными и кантареллоидными формами (*Clavulinaceae* — *Sistotremateae* — *Xenasmateae*; *Gomphus* — *Coniophora*, etc.).

Примеры явно вторичного образования ресупинатных базидиом в семействе *Thelephoraceae* также широко известны (Corner, 1968; Køljal, Renvall, 2000).

Таким образом, мы приходим к «*Clavaria*-гипотезе» Корнера (точка зрения 4), которая оказалась способной наиболее удачно объяснить многие противоречивые факты из области сравнительной морфологии гомобазидиомицетов (Petersen, 1971; Thiers, 1971; Watling, Largent, 1977; Jülich, 1981; Pegler, Young, 1981; Коваленко, 1984; Горовой, 1989). Самое главное, что в основе эволюционного древа, в соответствие с гипотезой Корнера, мы вынуждены располагать клаварионидные и кантареллоидные таксоны, характеризующиеся целым комплексом действительно примитивных признаков.

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

Эволюционное древо гомобазидиомицетов, если мы примем гипотезу Корнера, будет напоминать фонтан, «струями» которого окажутся стволы кантареллоидных и агарикоидных грибов, а «брызгами» — различные группы ресупинатных афиллофоровых, но не только. «*Clavaria*-гипотеза» постулирует еще, что с различными группами агариковых грибов связаны происхождением гастеромицеты.

Гипотеза происхождения секотиевых и гименогастровых от различных групп *Agaricales* не нова; с середины XX столетия ее активно развивали Гойман (Gäumann, 1964), Эйм (Heim, 1971), Зеров (1972) и другие авторы в противоположность группе исследователей, рассматривающих гастеромицеты в качестве анцестральных форм базидиальных грибов (с некоторыми оговорками Бухгольца, 1902; Singer, Smith, 1960; Singer, 1962; Demoulin, 1974; Singer, 1975). Однако, вопрос о происхождении эндогастеромицетов Эйм с единомышленниками пытались не заострять, считая эту группу достаточно примитивной. Гипотеза же Корнера в этом смысле более радикальна: она предполагает происхождение эндогастеромицетов от гименогастровых в порядке дальнейшей потери агарикоидного облика и трансформации спороносящей ткани (Corner, 1964).

Краткое резюме подобного рода гастеромицетации попытался дать Тирс в своей примечательной статье «Секотионидный синдром» (Thiers, 1984). Согласно предположению Тирса, среди агарикоидных грибов, приспособившихся к обитанию в условиях открытых пространств, шел отбор таких форм, которые защищают гимений от потери влаги. Защита эта оказалась наиболее эффективной при фиксации одной из ювенильных стадий развития спорокарпа, а именно, — стадии с нераскрывшейся шляпкой. На этой стадии была утеряна способность к активному отбрасыванию спор (причем, следует отметить, что происходило это независимо в различных группах агариков, охваченных «секотионидным синдромом»). При утере активного отбрасывания спор ножка утратила свои селективные преимущества; она сохранилась у некоторых форм лишь в виде колумеллы среди глебы. Потеря ножки постепенно приводила многие грибы к образованию плодовых тел внутри почвы; в связи с утерей ножки стало возможным и полностью ангиокарпное развитие гименофора, сформировался типичный гастероидный базидиокарп. Развитие же гименофора под перидием привело к деградации его формы; превращении в систему не связанных между собой лакун.

Однако, принимая это очень удачное объяснение, мы все же сталкиваемся с определенным противоречием: гастеромицеты характеризуются очень небольшим видовым разнообразием и наличием четких гнатов между таксонами (даже несмотря иногда на большую простоту организации). Эти факты дают основание считать гастеромицеты древней группой (Бондарцева, 1983), по крайней мере, более древней, чем многие ныне существующие группы *Agaricales* (в том числе темноспоровые), характеризующиеся величайшим видовым разнообразием и наличием многих явно молодых видов.

именно этот ученый первым заострил внимание на вопросе о необходимости использования для разукрупненного семейства *Corticaceae* приоритетного названия *Peniophoraceae* Lotsy, 1907), а также Юлихом (Jülich, 1981) и особенно удачно — Пармасто (Parmasto, 1968, 1986, 1995). Вместе с тем, до сих пор в этой области существуют определенные трудности.

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

Аберрантными формами полипороидного гименофора будут лабиринтовидный (дедалеоидный), переходящий в некоторых случаях в радиально-пластинчатый (*Daedaleopsis*, *Lenzites*, *Cerrena*, *Gloeophyllum*), ирпексовидный (трубочки расщепляются с образованием зубцов или скребковидных пластин, расположенных беспорядочно (*Irpex*), радиально (*Antrodiella*, *Trichaptum* spp.) или концентрически (*Cyclomyces*). Полипороидный характер этих девиаций для специалистов достаточно очевиден (Бондарцев, 1953, и др.), хотя в аспекте параллелизма формообразования с *Lentinaceae* этот факт, насколько нам известно, в литературе не обсуждался. Вместе с тем, вторичное образование пластинок полипороидными грибами вполне можно расценивать как атавистический акт, свидетельство существования сегмента наследственной памяти, ответственного за образование радиально ориентированных элементов гименофора.

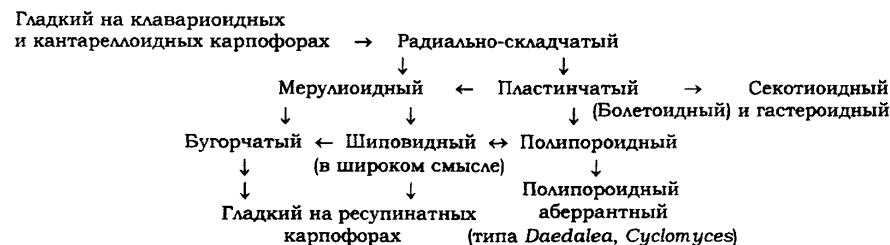
Определенную проблему представляет гименофор *Schizophyllum*, который одними авторами расценивается как дериват пластинчатого (типа *Lentinaceae* — Pegler, Young, 1971), другими — как полицифеллоид (Cooke, 1961; Donk, 1962, 1964; Ginns, 1974; Singer, 1975), третьими — как видоизмененный мерулиоидный (Stalpers, 1988; Nordic macromycetes, 1997). Вероятно, все эти три идеи можно согласовать между собой. Поскольку и цифеллоидный, и мерулиоидный гименофор связаны происхождением с радиально-пластинчатым (-складчатым), логично предположить, что гименофор *Schizophyllum* представляет собой весьма специализированный, приспособленный к спороношению в засушливых условиях, изначально

агарикоидный или мерулиоидный гименофор. Морфогенез *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. активно изучался и изучается, однако интерпретации результатов экспериментов различными авторами диаметрально противоположны. Например, Горовой (1990) считает, что полицифеллоидная структура плодовых тел этого гриба формируется изначально. Стальперс (Stalpers, 1988) наоборот, указывает, что зародыши базидиом *Sch. commune* являются одиночными куполообразными, напоминающими таковые *Auriculariopsis ampla* (Lév.) Maire, а более сложная структура гименофора проявляется на последующих стадиях, когда его поверхность становится ребристой, а по краю возникают инвагинации; в дальнейшем он начинает члениться на доли по обозначившимся внешним и внутренним границам. По нашему мнению, *Schizophyllum* представляет собой одно из сохранившихся звеньев между гемиагарикоидными (вроде *Panelus*) и мерулиоидными (*Auriculariopsis*, *Plicaturopsis*, *Merulius*) грибами, причем сохранившимся во вторичном, ксероморфном состоянии, явившемся результатом нарушения одного из начальных этапов морфогенеза базидиомы. Другие полицифеллоиды (*Fistulina*, *Porothelium*, etc.) также, вероятно, представляют собой какие-то вторичные продукты становления полипороидного и мерулиоидного типов гименофора.

Несколько слов необходимо сказать еще о происхождении шиповидного гименофора. Как кажется, трактовать его возникновение в свете предположения об усложнении гладкого гимения не вполне корректно: при изначально фонтанной гифальной структуре, характерной для отрицательно геотропичных базидиом, более экономичным было бы увеличение гимениальной поверхности через образование складок. Изучение варьирования гименофора и структуры трамы у различных представителей родов *Phlebia*, *Byssomerulius*, *Phanerochaete*, *Hyphoderma*, *Hyphodontia* (и др.) заставило нас прийти к выводу, что шиповидный гименофор лучше связывать происхождением с мерулиоидным через флебиоидный и радулоидный (скребковидный). Последний же эволюционировал в двух направлениях: через бугорчатый к гладкому и к одонтоидному. Одонтоидный гименофор, в свою очередь, мог как прогрессировать (формирование цистидного «кора», удлинение шипов), так и деградировать до грандиниоидного, мучнистого и гладкого. Из складчатого, или даже пластинчатого, логичнее выводить и шиповидный гименофор ежевиков, имеющих ножку. Ирпексовидный гименофор, как уже отмечалось ранее, связан с полипороидным (*Trameteae* — *Irpex* — *Steccherinum*; *Trameteae* — *Antrodiella* — *Schizopora* — *Hyphodontia*).

Далее мы представляем схему возможной трансформации гименофора в эволюции гомобазидиомицетов.

ГИМЕНОФОР:



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

Гифальная структура. Для выяснения филогенетических взаимоотношений между таксонами некоторую информацию могут дать особенности гифальной структуры базидиом. После работ Корнера (Corner, 1932a, b, 1953) в морфологию базидиомицетов было введено понятие гифальной системы (мономитическая, димитическая, тримитическая). Тип гифальной системы стал рассматриваться в качестве таксономического признака, однако вскоре стало понятным, что его успешное использование возможно только в сочетании с другими микропризнаками. Потеря гифами плазматического содержимого с образованием склерифицированных элементов характерна практически для всех групп гомобазидиальных грибов — клавирионидных, гастероидных, агарикиоидных (особенно деревообитающих), полипороидных, стереоидных, и др., однако различные группы будут характеризоваться своей спецификой дифференциации гиф; известное значение для систематики может иметь и их пигментация (см. Besl et al., 1986). Пример наиболее удачного использования особенностей гифальной структуры базидиомы при выяснении вопросов систематики и филогении группы встречаем при сравнительном изучении димитических *Lentinaceae* и *Polyporaceae*. По существу, никаких анатомических различий между пластинчатыми *Lentinus*, *Pleurotus*, *Phyllotopsis* и трубчатыми *Polyporus* или *Favolus* выя-

вить невозможно. Этот факт стал очевиден для систематиков уже к середине минувшего столетия (во многом благодаря работам Корнера), что отразилось и на систематических интерпретациях *Lentinaceae* (опускаем обширную литературу по этому вопросу, ограничившись лишь ссылкой на Станковицкую — Stankovicova, 1973). Однако, многочисленные параллелизмы с *Lentinaceae* в микроскопической структуре базидиом обнаруживаются не только у грибов, которые принято относить теперь к *Polyporaceae* s. str., но также у траметоидных и фомитоидных трутовиков. Концепция *Polyporaceae* без траметоидного и фомитоидного элементов очень уязвима ввиду наличия групп родов, представляющих собой в отношении особенностей микроструктуры непрерывную гамму переходов: *Polyporeae* — [*Microporus*, *Xerotus*, *Dichomitus*] — *Trameteae* — [*Hexagonia*, *Daedaleopsis*] — *Fomitaeae*.

Особенности внутреннего строения гиф как правило не используются в систематике, хотя на их основе (наличие адвентивных септ), например, был выделен род *Pseudocraterellus* (см. Corner, 1966; Petersen, 1971), и некоторые другие. Значение признака наличия-отсутствия пружек в таксономических построениях уже обсуждалось выше; иногда большую ценность для систематики представляет характер этих структур. Например, для *Coniophora* и некоторых *Phanerochaete* характерны множественные пружки при одной септе; у видов родов *Serpula*, *Amylocorticium*, *Ceraceomyces*, *Parmastomyces* пружки имеют центральное отверстие в виде небольшого глазка.

Некоторые исследователи одним из важных таксономических признаков считают наличие в базидиокарпе дифференцированной глиофорной системы (глеоцистиды, псевдоцистиды, макроцистиды, глиофорные гифы, млечные каналы, везикулы). В частности, на основании наличия глеоцистид и глиофорных гиф, а также амилоидности споровых оболочек, Стаальперс объединяет ряд самых разнообразных агарикиоидных, клавирионидных и кортициоидных таксонов в единый порядок *Hericiales* (Stalpers, 1996).

Однако, на наш взгляд, роль глиофорных элементов плодовых тел грибов, являющихся по сути аналогами секреторных образований водорослей и высших растений (Corner, 1964, 1970), в систематике сильно преувеличена. Помимо «*Hericiales*» эти элементы могут быть выражены в различных, не связанных непосредственным родством, таксонах (*Clavulicium*, *Gomphus*, *Russula*, *Mycena*, *Albatrellus*, *Fomitopsis*, *Inonotus*, *Antrrodia*, *Oxyporus*, *Cylindrobasidium*, *Punctularia*, etc.), у большинства же гомобазидиомицетов глиофорная система полностью редуцирована. На самом деле данный признак никак не скоррелирован с другими,

в частности, с амилоидностью спор (достаточно в этом отношении проанализировать распространение двух упомянутых признаков в парах ближайших родов: *Stereum* — *Peniophora*, *Aleurodiscus* — *Corticium*, *Dichostereum* — *Scytinostroma*). Реакция же содержимого глеоцистид с сульфоальдегидом, на которую многие систематики первоначально возлагали большие надежды, оказалась достаточно вариабельной иногда даже у одного вида в зависимости от влажности препарата и возрастной стадии образца (Larsen, Burdsall, 1976).

В филогенетическом плане все же можно полагать, что у предковых форм гомобазидиомицетов («*Proto-Clavulinaceae*») глиофорная система была хорошо развита, а в ходе эволюции в разных филумах в различной степени сохранялась, модифицировалась или исчезала. При этом в качестве ее дериватов можно рассматривать все многообразие стерильных элементов гименофора (пожалуй, за исключением парафизоидов и части лептоцистид, происходящих из израстающих базидиол). Изучение особенностей гимениальных элементов (и их переходов) представителей родов *Stereum*, *Peniophora*, *Metulodontia*, *Oxyporus*, *Subulicystidium*, *Hyphoderma*, *Stecchericum*, и др., ясно показывает, что лампроцистиды и различного сорта лептоцистиды (гуттирующие и потерявшие эту способность), а также всякого рода «цисты», связаны взаимопереходами с глеоцистидами и везикулами, тогда как тубулярные цистиды, метулоиды, щетинки демонстрируют определенное сходство с псевдо- и макроцистидами. В чем нельзя усомниться в любом случае — все эти элементы объединяют общие — изначально экскреторная и влагосберегающая функции, хотя в ходе эволюции многие из них стали играть еще и механическую роль.

Со времен Донка (Donk, 1933, 1948) до сегодняшних дней широкой популярностью пользуется концепция гименохетовых грибов (*Hymenochaetidae*, *Hymenochaetaceae*, *Hymenochaetales*) как филогенетически монолитной группы, характеризующейся наличием щетинок или щетинковидных гиф у большинства представителей, отсутствием пряжек и буровато-желтоватой пигментацией базидиом. Надо отметить, что если объединять безпряжковые гименомицеты лишь по признаку наличия темноцветных толстостенных щетинок, мы столкнемся с проблемой иного уровня: нам придется, во-первых, игнорировать явный hiatus между *Phellinus*-, *Coltricia*- и *Hymenochaete*-комплексами, а во-вторых «рубить наотмашь» филогенетически единые ветви (например, *Phellinus* — *Rigidoporus*), что собственно современными систематиками и делается.

Вместе с тем, образования, аналогичные щетинкам, встречаются в гимении как безпряжковых, но светлоокрашенных трутовиков (*Oxyporus nobilissimus* W. B. Cooke), так и трутовиков, имеющих пряжки (*Trametes cubensis* (Mont.) Sacc.). Как «недозревшие» щетинки

можно интерпретировать псевдоцистиды *Gloeophyllum* и *Lenzites*, да и траматические склериды *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., даже внешне сходные с таковыми *Inonotus tamaricis* (Pat.) Maire или *I. texanus* Murrill, явно гомологичны слабо дифференцированным, не выходящим в гимений окончаниям щетинковидных гиф «гименохетовых» трутовиков.

Вывод, вытекающий из вышеизложенного, только один: образование щетинок из псевдоцистид происходило в эволюции неоднократно и в различных линиях развития; необходимым условием для их образования было лишь наличие в базидиоме уже дифференцированных скелетных или псевдоскелетных гиф. Особенности основного элемента гимения — базидий (как и базидиоспор), играют действительно важную роль в систематике, хотя необходимо отметить, что их филогенетическая ценность существенно варьирует в зависимости от «фона», определяемого спецификой эволюционных тенденций того или иного филума. Форма гомобазидии — признак весьма обманчивый. Так, сходные в кариологическом отношении базидии *Clavulinaceae*, *Cantharellaceae* и *Sistotremataceae* по внешнему облику сильно различаются между собой, при этом базидии *Cantharellaceae* удивительно напоминают длинные хиастобазидии некоторых стереоидных грибов (вроде *Columnocystis*), базидии *Sistotrema* — субурниформные хиастобазидии *Hyphodontia*, а базидии *Clavulicium* — подобазидии *Radulomyces*. С другой стороны, во многих случаях определенная форма базидий коррелирует с другими группами признаков, — тогда мы имеем дело как правило с хорошо определяемыми естественными группами грибов.

Если пытаться выделить какие-то общие закономерности трансформации морфологии гомобазидий, то следует, вероятно, исходить из очевидных фактов: для отрицательно геотропичных грибов с гладким или венозным гименофором характерны удлиненные цилиндрические базидии; на пластинчатом и трубчатом гименофорах отрицательно- и положительно-геотропичных плодовых тел развиваются более короткие булавовидные базидии, причем во многих, не связанных близким родством, группах трутовиков они имеют общую тенденцию к расширению и укорачиванию. У положительно-геотропичных грибов с гладким гименофором в развитии базидий (как и других элементов гимения) можно проследить одну базовую закономерность: все они в большей или меньшей степени стремятся к ориентации вдоль субстрата, — максимальную реализацию эта тенденция находит у *Xenasma*-подобных грибов с плевробазидиями и многокоренными цистидами.

Использование особенностей спор (форма, размеры, окраска, характер оболочки) также чрезвычайно важны в систематике гомобазидиомицетов, однако, при использовании этого признака, еще более опасно пренебрегать «эволюционно-морфологическим фоном». Поясним это на положительном и отрицательном примерах.

Известно, что в настоящее время *Polyporaceae* и *Lentinaceae* сближаются на основании особенностей гифальной системы, формы и размеров базидий, характерных метулоидов и гифальных пег, присутствующих у отдельных видов, нерегулярной трамы, а также характерной для многих видов тенденции к удлинению спор от эллипсоидальных до веретеновидных или цилиндрических. Как видим, здесь особенности спор хорошо гармонируют с комплексом других признаков, определяющих специфику данной группы грибов. Другой пример — *Thelephoraceae* и «*Inocybaceae*» сближаются на основании практически лишь одного общего признака — сходной орнаментации споровой оболочки (Jülich, 1981); принимая эту идею, мы должны отказаться от какой-либо рациональной концепции филогении *Agaricales*!

Утолщение, меланизация и орнаментация споровой оболочки — явления весьма заурядные в эволюции самых различных групп эукариот. Конвергенция здесь возможна даже у представителей различных фил (например, *Zygomycota: Mucorales* и *Eumycota: Boletogastreae*). Совершенно неуместным в филогенетических построениях нам кажется изначальное (от основания древа) разведение темно-споровой и светлоспоровой линий развития агарикоидных грибов (Miller, Watling, 1987), сближение различных групп амилоидноспоровых *Aphylllophorales* (Stalpers, 1996; Ryvarden, 1991), «спороцентрический» подход при решении сложных проблем филогении гастеромицетов (Jülich, 1981).

Если говорить об эволюционной трансформации формы базидиоспор, следует отметить, что в уже в онтогенезе споры выражена явная тенденция к ее удлинению (Corner, 1947); в разных группах баллистоспоровых (и статично-споровых) гомобазидиомицетов фиксировалась определенная стадия удлинения, — в зависимости от экологических условий в которых происходило становление тех или иных таксонов. У гастероидных статично-споровых грибов базидиоспоры как правило шаровидные или имеют форму правильного эллипсоида. Для баллистоспоровых грибов правильно шаровидные споры весьма нехарактерны. Обычно они в большей или меньшей степени вытянуты по продольной оси; наиболее типичны для всех групп эллипсоидальные неравнобокие споры. По превышению в продольном направлении некоторой критической длины (обычно $Q > 2.5-3$) проявляются тенденции к некоторому изгибанию споры (аллантаидная или сигмоидная форма), либо к концентрации массы вокруг экваториальной плоскости (веретеновидная форма), реже на одном из полюсов (грушевидная или миндалевидная форма). Другая

закономерность — существование общей корреляции между размером спор и длиной базидий (чем длиннее базидии, тем крупнее споры). Во многих эволюционных линиях проявляется закономерность уменьшения базидий и «мельчания» спор (*Merulius* — *Gloeoporus* — *Skeletocutis*; *Trameteae* — *Diplomitoporus* — *Chaetoporellus*; *Serpula* — *Parmastomyces* — *Postia*, etc.).

Учитывая все вышеизложенные замечания, попробуем сделать некоторые суждения по поводу филогении гомобазидиомицетов.

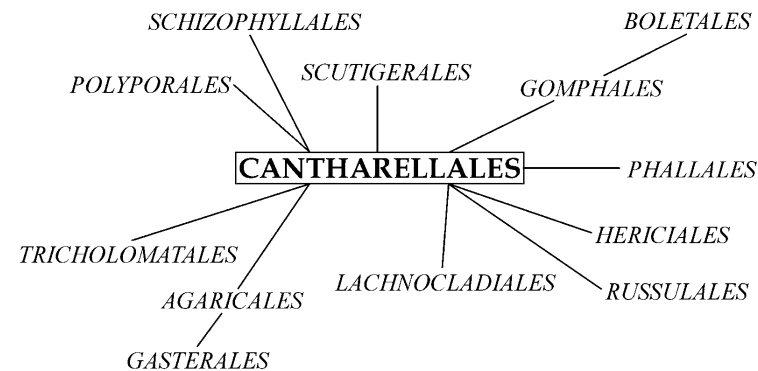


Рис. 3. Филогения гомобазидиомицетов.

На рис. 3 изображена наиболее экономичная проекция построенного нами филогенетического древа гомобазидиомицетов, дающая некоторое представление не столько о ходе филогенеза, сколько о степени отклонения той или иной группы от общего архетипа. На наш взгляд, больше всего особенностей, близких к такому архетипу, сохранилось у представителей порядка *Cantharellales*. Это небольшая, с четкими внутренними гнатидами группа, характеризующаяся примитивного строения базидиями с неустановившимся числом базидиоспор (2–8), достаточно хорошо развитой глиофорной системой спорокарпа. Практически у всех представителей группы проявляется тенденция к образованию отрицательно-геотропичных базидиом (в т. ч. и у отдельных представителей родов *Sistotrema*, *Trechispora*, объединяющих в норме вторично распростертые формы). С ранней эволюцией *Cantharellales* связано расхождение и остальных групп гомобазидиомицетов, которое пошло по нескольким линиям.

1. *Tricholomatales* — *Agaricales* — *Gasterales*. Гигантский, лидирующий по видовому богатству филум, развитие которого шло в сторону освоения главным образом напочвенных местообитаний, хотя в различных группах наблюдаются также

(иногда весьма удачные) попытки освоения древесного субстрата. *Tricholomatales* в основных чертах сохраняют *Cantharellus*-подобный план строения, хотя во многих эволюционных линиях этого порядка можно наблюдать его преобразования как в сторону усложнения, так и редукции. При всем разнообразии форм для трихоломовых характерно наличие непигментированных, более или менее тонкостенных спор и преимущественно гимнокарпное развитие спорофоров. Среди них много вторично упрощенных форм с редуцированными пластинками или без ножки — в основном среди деревообитающих грибов. Такими являются *Arrhenia*, *Cyphellostereum*, многочисленные представители семейства *Peniophoraceae*. Своеобразная группа гигрофоровых грибов (*Hygrophoraceae*) многими выводится отдельной ветвью от *Cantharellales* и возводится даже в ранг изолированного порядка (Коваленко, 1989); другие авторы видят близкую связь гигрофоровых с трихоломовыми, такими как *Omphaliaster* (Singer, 1975, и др.). Сегодня становится все более очевидно, что вторичная редукция элементов гименофора — явление, характерное для многих групп *Tricholomatales*.

Формирование пула агариковых грибов (*Agaricales*) связано с дифференциацией аридной зоны. Вероятно, эта группа происходит парафилетически от *Tricholomatales* (предельно упрощая вопрос, можно сказать: по линии *Phaeolepiota* — *Cortinariaceae* и *Cystoderma* — темноспоровые *Agaricales*). Споры в ходе эволюции *Agaricales* становятся пигментированными, стенки все более сложными, а первоначально гладкие споры нередко становятся шероховатыми; большее развитие получают покровные структуры карпофора. Различные группы *Agaricales* захватываются в процесс гастромицетации, и именно на основе *Agaricogastrineae* происходит обособление корпуса эндогастеромицетов — *Gasterales* (до настоящего времени сохранилось несколько изолированных переходных групп, например, *Podaxaceae*, *Battareaceae*). В нашем понимании *Gasterales* включает также группу гнездовиковых грибов (*Nidulariaceae*), представляющую удачный пример освоения гастромицетами древесного субстрата.

2. *Polyporales* — *Schizophyllales*. Не вполне ясно, являются ли эти линии обособленными друг от друга изначально или имеют общие истоки и общую эволюционную судьбу. Другой вопрос — уходят ли корни данного ствола к примитивным *Cantharellales*, или становление этих групп связано с ранней эволюцией *Tricholomatales*? Мы, даже может быть вопреки представленной схеме, склоняемся ко второй возможности: среди современных *Tricholomataceae* встречаем много примеров морфологических параллелизмов с *Lentinaceae* и *Schizophyllaceae* (*Clitocybe* — *Pleurotus*; *Cantharellula* — *Resupinateae*); вместе с тем следует все же подчеркнуть раннюю диверсификацию трихоломатоидного и полипороидного стволов. Развитие последнего

шло в сторону наиболее успешного освоения древесного субстрата: плодовые тела эволюционировали от плевротоидных к полипороидным, полураспростертым, а нередко и полностью распростертым.

Поскольку сходство *Lentinaceae* с *Polyporaceae* уже достаточно освещалось, здесь обратим внимание на подобную ситуацию в *Schizophyllales* (= *Meruliales*): можно найти много параллелизмов в образовании микроструктуры у грибов с пластинчатым и мерулиусовидным (радулоидным, гладким) гименофором (*Panellus* — *Plicaturopsis* — *Merulius* — *Phlebia*; *Hohenbuehelia* — *Phanerochaete*; *Hohenbuehelia* — *Hyphoderma*). Характерная черта эволюции *Polyporales* и *Schizophyllales* — сильнейшая конвергенция ее терминальных ветвей вследствие симплификации форм и «потери» таксонами многих дифференцирующих признаков. Наиболее экономично приспособленные к обитанию и спороношению на древесине корковидные формы, такие как *Fibricium*, *Cystostereum*, *Tubulicrinis*, *Hyphodontia*, *Metulodontia* достаточно проблематично разместить в системе, решив — связаны ли они с мерулиоидными грибами (*Hyphodermataceae*) или с редуцированными траметоидами (*Steccherinaceae*)?

Различия между *Schizophyllales* и *Polyporales* достаточно хорошо выражены на «агарикоидном уровне» (длинные мерулиоидные базидии, желатинизированная трама, мелкие споры, отсутствие скелеталей versus булавовидные базидии, нежелатинизированный субгимений, обычно крупные вытянутые споры, димитизм). Собственно говоря, именно вследствие указанных различий между этими близкими к исходным формами и имеет смысл говорить о двух независимых параллельных линиях (*Lentinaceae* — *Polyporaceae* — *Steccherinaceae* и *Schizophyllaceae* — *Meruliaceae* — *Hyphodermataceae* — *Crustodermataceae*), а не единой линии.

3. *Scutigerales* (= *Albatrellales*). Для входящих сюда грибов характерны вздутые гифы и споры, широкие базидии и довольно мясистые однолетние карпофоры. Гифальная система слабо дифференцированная, хотя глиофорные гифы характерны для многих представителей этой группы. Кантареллоидный элемент (*Scutiger*, *Meripilus*, *Grifola*) органически связан здесь с пориоидным (*Laetiporus*, *Spongipellis*, *Bjerkandera*, *Leptoporus*, *Tyromyces*). У освоивших древесину *Scutigerales* выявляются параллелизмы с *Polyporaceae*; здесь проблему представляет разграничение родов *Piptoporus* (например, *P. soloniensis* (Duby: Fr.) Pilát) и *Laetiporus* (*L. cincinnatus* (Morgan) Burdsall et al.). Имеется достаточно оснований предположить, что параллельно «светломясым» *Scutigerales* древесину осваивали и «меланисты» *Mucronoporaceae*.

Определенную проблему для таксономистов в этом порядке представляют некоторые «переключки» с *Schizophyllales* (*Climacodon* — *Phanerochaete*; *Oxyporus* — *Castanoporus*); нужно надеяться, что дальнейшими исследованиями она будет успешно решена.

4. Gomphales — Boletales. Гомфовые грибы, несомненно, связаны с *Cantharellales* с одной стороны (*Clavulina* — *Clavaria*; *Craterellus* — *Gomphus*), и с *Boletales* — с другой (*Gomphus* — *Coniophora*, *Gomphus* — *Gomphidius* — *Suillus* — *Rhizopogon*). Подобно *Tricholomatales* — *Gasterales*, эта линия характеризуется многообразием путей адаптациогенеза (развитие шляпочных форм, кортициоидная симплификация, гастромицетация), однако для нее свойствен меньший «эволюционный размах»: в отношении видового богатства и разнообразия филум достаточно компактный и хорошо очерчен морфологически (особенно характерный признак — сложно устроенная споровая оболочка, присущая представителям практически всех таксонов), биохимически, да и экологически. Четкое обособление этой группы по времени мы синхронизируем с формацией ксерофильных светлых лесов.

Имеются основания усомниться в монофилии *Boletales* — главным образом в связи с параллелизмами типа *Hygrophoropsis* — *Clitocybeae*, однако такого рода параллелизмы могут свидетельствовать скорее в пользу общих кантареллоидных предков *Tricholomatales*, *Gomphales* и *Boletales*. Вслед за Корнером (Corner, 1968) мы сближаем с *Gomphales* телефоровые грибы (*Thelephoraceae*). Это, безусловно, достаточно изолированная группа, проявляющая некоторые общие признаки как с *Gomphaceae*, так и с *Coniophoraceae* (последнее обстоятельство впервые было замечено Нанфельдом и Эриксоном — Nannfeldt, Eriksson, 1953). Гастромицеты боетоидного аффинитета (*Chamonixia*, *Rhizopogon*, etc.) «ушли под землю» независимо от *Agaricogastreae* и *Russulales*.

5. *Lachnocladiales* — *Hericiales* — *Russulales* (— *Phallales*). В этом филуме также представлены клавариоидный, кантареллоидный, агарикоидный, кортициоидный и гастреоидный элементы. Обособление этих трех групп произошло очень рано, поэтому общих признаков, объединяющих порядки, не так много [хорошо развитая грибофитная (гелатофорная) система, наличие практически во всех группах представителей с амилоидными спорами, тенденция к усложнению гифальной структуры]. Имеются морфологические параллелизмы со *Scutigeriales* (см. Stalpers, 1992) и особенно с *Tricholomatales* (*Lactocollybia* — *Lactarius*; *Peniophoraceae* — *Gloeocystidiellaceae*; не ясна позиция рода *Lentinellus*).

Как видно, при обзоре всех пяти ветвей развития гомобазидиомицетов мы сталкиваемся практически с одними и теми же общими эволюционными трендами (усложнение шляпочных форм, цителлизация, гастромицетация, кортициоидная симплификация);

в то же время очевидна и одна общая проблема — взаимопроникновение радиаций *Cantharellales* и *Tricholomatales*, во многом невозможность их сепарировать. Несомненно, оба порядка являются «выступающим эволюционным слоем» *Homobasidiomycetidae*; что касается их взаимного разграничения, также как и проведения границ с другими порядками (проблематическое положение родов *Cantharellula*, *Pseudoclitocybe*, *Hygrophoropsis*, *Gomphidius*, *Lentinellus*, *Mycena*, etc.), то оно остается пока делом вкуса конкретных систематиков.

Конспект системы базидиомицетов

— Разве это чепуха? — сказала Королева и затрясла головой. — Слыхала я такую чепуху, рядом с которой эта разумна, как толковый словарь!

Л. Кэрролл, «Алиса в Зазеркалье»

Здесь мы приводим конспект макросистемы *Basidiomycetes*, основанной на изложенной филогении. Автор надеется, что филогенетические реконструкции помогли выделить до известной степени гомогенные монофилетические или парафилетические таксоны; в данном же разделе постараемся обозначить их границы и ранг (через принимаемый объем; без приведения диагнозов). В конспекте наиболее подробно рассматриваются высшие таксоны рангом до семейства включительно. Чтобы обозначить принимаемый нами объем семейств, даются примеры входящих в них ключевых родов (но далеко не всех!), а в крупных семействах выделяются серии, хотя вопросы внутрисемейственной классификации выносятся за рамки данного обзора.

Phylum EUMYCOTA Arx, 1967.

Classis BASIDIOMYCETES de Bary ex Sachs, 1874.

Subclassis Heterobasidiomycetidae G. W. Martin, 1961.

— Protobasidiomycetidae Zerov, 1972 plus Sclerobasidiomycetidae Zerov, 1972.

Superordo Teliomycetanae

Ordo UREDINALES Arthur, 1907.

— Pucciniales Clem. et Shear, 1931.

Fam. Coleosporiaceae Dietel, 1900.

Chrysomyxa Unger, *Coleosporium* Lév., *Stilbechrysomyxa* M. M. Chen.

Fam. Melampsoraceae Dietel, 1897.

Achrotelium Syd., *Baeodromus* Arthur, *Chrysocelis* Lagerh. et Dietel, *Cumminsina* Petr., *Melampsora* Castagne, *Monosporidium* Barclay, *Ochropsora* Dietel, *Phakopsora* Dietel, *Phragmidella* Henn., *Pucciniostele* Tranzschel et Kom., *Sphaerophragmium* Magnus, *Trichopsora* Lagerh., *Triphragmium* Link, *Uredostilbe* Buriticá et J. F. Hennen.

Fam. **Phragmidiaceae** Corda, 1837.
Arthuriomyces Cummins et Y. Hirats., *Gymnoconia* Lagerh., *Hamasporea* Körn., *Phragmidium* Link, *Trachyspora* Fuckel.

Fam. **Cronartiaceae** Dietel, 1900.
Cronartium Fr., *Endocronartium* Y. Hirats.

Fam. **Pucciniaceae** Chev., 1826.
Chrysocyclus Syd., *Chrysospora* Lagerh., *Cumminsia* Arthur, *Endophyllum* Lév., *Gymnosporangium* R. Hedw. ex DC., *Peridiopsis* Kamat et Sathe, *Polioma* Arthur, *Puccinia* Pers., *Stereostrium* Magnus, *Uromyces* (Link) Unger.

Fam. **Pucciniastraceae** Gäum. ex Leppik, 1972.

Hyalospora Magnus, *Melampsorella* J. Schröt., *Melampsidium* Kleb., *Pucciniastrum* G. H. Oth, *Thekopsora* Magnus, *Uredinopsis* Magnus.

Fam. **Raveneliaceae** Leppik, 1972.
Anthomyces Grüss, *Apra* J. F. Hennen et F. O. Friere, *Diorchidium* Kalchbr., *Lipocystis* Cummins, *Ravenelia* Berk.

Fam. **Uropyxidaceae** (Arthur) Cummins et Y. Hirats., 1983.

Dasyspora Berk. et M. A. Curtis, *Didymopsorella* Thirum., *Phragmopyxis* Dietel, *Tranzschelia* Arthur, *Uropyxis* J. Schröt.

Ordo SEPTOBASIDIALES Couch ex Donk, 1964.

Fam. **Septobasidiaceae** Racib., 1909.
Coccidiodictyon Oberw., *Septobasidium* Pat., *Uredinella* Couch.

Ordo PLATYGLOEAE Moore, 1990.

Fam. **Eocronartiaceae** Jülich, 1982.

Eocronartium G. F. Atk.

Fam. **Platyglaceae** Racib., 1909.
Aphelariopsis Jülich, *Auriculoscypa* D. A. Reid et Manim., *Colacogloea* Oberw. et Bandoni, *Cystobasidium* (Lagerh.) Neuhoft, *Helicobasidium* Pat., *Herpobasidium* Lind, *Jola* A. Möller,

Kriegeria G. Winter ex Höhn., *Platycarpa* Couch, *Platyglaea* J. Schröt in Cohn, *Ptechetelium* Oberw. et Bandoni.

Ordo ATRACTIELLALES Oberw. et Bandoni, 1982.

Fam. **Atractogloeaceae** Oberw. et Bauer, 1989.

Atractiella Sacc., *Atractogloea* Oberw. et Bandoni, *Chionosphaera* D. E. Cox, *Pachnochybe* Berk., *Stilbum* Tode.

Fam. **Phleogenaceae** Gäum., 1926.

Botryochaete Rick, *Phleogena* Link.

Superordo Ustomycetanae

Ordo USTILAGINALES Tul. et C. Tul., 1847.

Fam. **Ustilaginaceae** Tul. et C. Tul., 1847.

Anthracoidea Bref., *Cintractia* Cornu, *Crotalia* Liro, *Dermatosorus* Sawada ex L., *Liroa* Cif., *Sorosporium* F. Rudolphi, *Thecaphora* Fingerh., *Tranzcheliella* Lavrov, *Ustacystis* Zundel, *Ustilago* (Pers.) Roussel, *Ustilentyloma* Savile.

Fam. **Tilletiaceae** J. Schröt. in Cohn, 1887.

Burrillia Setch., *Conidiosporomyces* Vánky, *Doassansia* Cornu, *Doassansiella* Zambett., *Doassansiopsis* (Setch.) Dietel, *Entorrhiza* C. A. Weber, *Entyloma* de Bary, *Georgiefischeria* Thirum. et Naras., *Glomosporium* Kochman, *Heterodoassansia* Vánky, *Tilletia* Tul. et C. Tul., *Tilletiella* Zambett., *Urocystis* Rabenh. ex Fuckel.

Fam. **Sporidiobolaceae** Kobayashi, 1961.

Aessosporon Van der Walt, *Leucosporidium* Fell et al., *Rhodosporeidium* Banno, *Rogersiomyces* J. L. Crane et Schokn., *Sporidiobolus* Nyland, *Tilletiaria* Bandoni et B. N. Johri.

Ordo GRAPHIOLALES Donk ex Oberw. et Bandoni, 1982.

Fam. **Graphiolaceae** Clem. et Schear, 1931.

Graphiola Pat., *Stylina* Syd.

Ordo EXOBASIDIALES Henn. in Engl. et Prantl, 1900.

Fam. **Exobasidiaceae** J. Schröt in Cohn, 1888.

Endobasidium Speschnew, *Exobasidiellum* Donk, *Exobasidium* Woronin, *Kordyana* Racib., *Laurobasidium* Jülich.

Fam. **Brachybasidiaceae** Gäum., 1926.
Brachybasidium Gäum., 1922, *Ceraceosorus* B. K. Baschi, *Proliferobasidium* J. L. Cunn.

Fam. **Microstromataceae** Jülich, 1981.

Microstroma Niessl.

Fam. **Cryptobasidiaceae** Malençon ex Donk, 1956.

Botryoconis Racib., *Clinoconidium* Pat., *Cryptomycocolax* Oberw. et Bauer, *Drepanoconis* J. Schröt et Henn.

Superordo Filobasidiana

Ordo TREMELLALES Rea, 1922.

Fam. **Tremellaceae** Fr., 1822.

Holtermannia Sacc. et Traverso in Sacc., *Sirotrema* Bandoni, *Tremella* Pers., *Trimorphomyces* Bandoni et Oberw., *Xenolachne* D. P. Rogers.

Fam. **Sirobasidiaceae** A. Möller, 1895.

Fibulobasidium Bandoni, *Sirobasidium* Lagerh. et Pat.

Fam. **Phragmoxenidiaceae** Oberw. et Bauer, 1990.

Phragmoxenidium Oberw.

Fam. **Tetragonomycetaceae** Oberw. et Bandoni, 1981.

Tetragonomycetes Oberw. et Bandoni.

Ordo FILOBASIDIALES Jülich, 1981.

Fam. **Filobasidiaceae** L. S. Olive, 1968.

Cystofilobasidium Oberw. et Bandoni, *Filobasidiella* Kwon-Chung, *Filobasidium* L. S. Olive.

Fam. **Syzygosporaceae** Jülich, 1982.

Carcinomyces Oberw. et Bandoni, *Syzygospora* G. W. Martin.

Fam. **Rhynchogastremataceae** Oberw. et B. Metzler, 1989.

Rhynchogastrema B. Metzler et Oberw.

Superordo Auriculariana

Ordo AURICULARIALES J. Schröt. in Cohn, 1887.

Fam. **Auriculariaceae** Fr., 1838.

Auricularia Bull. ex Mérat, *Hirneola* Fr., *Myliopsis* Pat.

Ordo EXIDIALES Moore, 1990.

Fam. **Exidiaceae** Moore, 1978.

Basidiobolus Rick, *Bourdotia* (Bres.) Trotter, *Craterocolla* Bref., *Ductifera* Lloyd, *Efibulobasidium* K. Wells, *Eichleriella* Bres., *Exidia* Fr., *Exidiopsis* (Johan-Olsen in Bref.) A. Möller.

Fam. **Hyaloriaceae** A. Möller, 1895.

Elmerina Bres., *Heterochaetella* (Bourdot) Bourdot et Galzin, *Hyaloria* A. Möller, *Myxarium* Wallr., *Protodaedalea* Imazeki, *Protodontia* Höhn., *Protomerulius* A. Möller, *Pseudohydnum* P. Karst., *Stypella* A. Möller.

Fam. **Sebacinaceae** Oberw. et K. Wells in K. Wells et Oberw., 1982.

Patouillardina Bres. in Rick, *Sebacina* Tul., *Tremellodendron* G. F. Atk., *Tremelloscypha* D. A. Reid, *Tremellostereum* Ryvarden.

Fam. **Tremellodendropsidaceae** Jülich, 1981.

Tremellodendropsis (Corner) D. A. Crauford.

Ordo TULASNELLALES Rea, 1922.

Fam. **Tulasnellaceae** Juel, 1897.

Gloeotulasnella Höhn. et Litsch., *Pseudotulasnella* Lowy, *Tulasnella* J. Schröt. in Cohn.

Ordo CERATOBASIDIALES Jülich, 1981.

Fam. **Ceratobasidiaceae** G. W. Martin, 1948.

Aquathanatephorus C. C. Tu et Kimbr., *Ceratobasidium* D. P. Rogers, *Thanatephorus* Donk.

- Fam. **Oliveoniaceae** P. Roberts, 1998.
Oliveonia Donk.
 Superordo Dacryomycetanae
 Ordo DACRYOMYCETALES Henn. in Engl. et Prantl, 1897.
 Fam. **Dacryomycetaceae** Bref., 1888.
Calocera (Fr.) Fr., *Cerinomyces* G.W. Martin, *Dacryomyces* Nees: Fr., *Dacryonaema* Nannf., *Dacryopinax* G.W. Martin, *Ditiola* Fr., *Femsjonia* Fr., *Guepiniopsis* Pat.
 Subclassis Homobasidiomycetidae G.W. Martin, 1961.
 Ordo CANTHARELLALES Gäum., 1926.
 Fam. **Clavulinaceae** Donk, 1961.
Clavariachaete Corner, *Clavulicium* Boidin, *Clavulina* J. Schröt. in Cohn, *Clavulinopsis* Van Overeem ex part.
 Fam. **Cantharellaceae** J. Schröt. in Cohn, 1888.
Cantharellus Adans.: Fr., *Craterellus* Pers., *Hydnum* L.: Fr., *Pseudocraterellus* Corner, *Pterygellus* Corner.
 Fam. **Sistotremataceae** Jülich, 1981.
 ♦ *Coronicium* J. Erikss. et Ryvarden, *Cristinia* Parmasto, *Lindtneria* Pilát, *Melzericium* Hauerslev, *Sistotrema* Pers.: Fr., *Sistotremastrum* J. Erikss., *Sistotremella* Hjortstam, *Sphaerobasidium* Oberw., *Trechispora* P. Karst.
 ♦ *Botryobasidium* Donk, *Botryohypochnus* Donk.
 ♦ *Galzinia* Bourdot, *Repetobasidium* J. Erikss., *Paullicorticium* J. Erikss., *Phlebiella* P. Karst., *Xenasma* Donk, *Xenosperma* Oberw.
 Ordo SCUTIGERALES
 — Albatrellales Nuss, 1980.
 Fam. **Scutigeraceae** (Murrill) Bondartsev et Singer, 1941.
 ♦ *Bjerkandera* P. Karst., *Grifola* Gray.
 ♦ *Scutiger* Paul.
 ♦ *Hapalopilus* P. Karst., *Leptoporus* Qué., *Spongipellis* Pat., *Tyromyces* P. Karst. s. str.

- ♦ *Sarcodontia* Schulz., *Radulodon* Ryvarden.
 ♦ *Abortiporus* Murrill.
 ♦ *Climacocystis* Kotl. et Pouzar, *Climacodon* P. Karst.
 Fam. **Fistulinaceae** Lotsy, 1907.
Fistulina Bull.: Fr.
 Fam. **Phaeolaceae** Jülich, 1981.
Laetiporus Murrill, *Phaeolus* (Pat.) Pat., *Pycnoporellus* Murrill.
 Fam. **Mucronoporaceae** Imazeki, 1943.
Coltricia Gray, *Inonotus* P. Karst., *Mucronoporus* Ellis et Everh., *Oxyporus* (Bourdot et Galzin) Donk, *Phellinus* Qué., *Rigidoporus* Murrill.
 Ordo LACHNOCLADIALES Jülich, 1981.
 Fam. **Lachnocladiaceae** D.A. Reid, 1965.
 ♦ *Lachnocladium* Lév., *Dichantharellus* Corner.
 ♦ *Asterostroma* Massee, *Dichostereum* Pilát, *Scytinostroma* Donk, *Vararia* P. Karst.
 Fam. **Hymenochaetaceae** (Donk) Donk, 1948.
Asterodon Pat., *Hymenochaete* Lév.
 Ordo HERICIALES Jülich, 1981.
 Fam. **Clavicornaceae** Corner, 1970.
Ceratellopsis Konr. et Maubl., *Clavicornia* Doty.
 Fam. **Hericiaceae** Donk, 1964.
Creolophus P. Karst., *Dentipellis* Donk, *Dentipratulum* Domański, *Hericium* Pers., *Mucronella* Fr.
 Fam. **Auriscalpiaceae** Maas Geest., 1963.
Auriscalpium Gray, *Gloiodon* P. Karst., *Lentinellus* P. Karst.
 Fam. **Echinodontiaceae** Donk, 1964.
Echinodontium Ellis et Everh., *Laurilia* Pouzar.
 Fam. **Gloeocystidiellaceae** (Parmasto) Jülich, 1981.
Gloeocystidiellum Donk, *Gloiothele* Bres., *Laxitextum* Lentz, *Scytinostromella* Parmasto.

- Ordo PHALLALES Bessey, 1907.
 Fam. **Clathraceae** Chev., 1826.
Anthurus Kalchbr. et McOwan, *Aseroë* Labill., *Clathrus* P. Micheli per Pers., *Ileodictyon* Tul., *Lysurus* Fr.
 Fam. **Phallaceae** Corda, 1842.
Dictyophora Desv., *Mutinus* Fr., *Phallus* Hadr. Jun. per Pers.
 Fam. **Hysterangiaceae** Fischer, 1894.
Hysterangium Vitt.
 Ordo RUSSULALES Kreisel, 1969.
 Fam. **Amylariaceae** Corner, 1970.
Amylaria Corner.
 Fam. **Bondarzewiaceae** Kotl. et Pouzar, 1957.
Bondarzewia Singer.
 Fam. **Russulaceae** Roze ex Lotsy, 1907.
 ♦ *Lactarius* Pers., *Russula* Pers.
 ♦ *Arcangeliella* Cavara, *Elasmomyces* Cavara, *Macowanites* Kalchbr., *Martellia* Matt., *Zelleromyces* Singer et A.H. Sm.
 Ordo TRICHOLOMATALES Kühner, 1979.
 Fam. **Tricholomataceae** Heim ex Pouzar, 1983.
 ♦ *Callistosporium* Singer, *Clitocybe* (Fr.) Staude, *Gerronema* Singer, *Lactocollybia* Singer, *Macrocystidia* Joss., *Megacollybia* Kotl. et Pouzar, *Omphalina* Qué., *Omphalotus* Fayod.
 ♦ *Arrhenia* Fr., *Cyphellostereum* D.A. Reid, *Leptoglossum* P. Karst.
 ♦ *Laccaria* Berk. et Broome, *Omphaliaster* Lamoure.
 ♦ *Lampteromyces* Singer, *Lepista* (Fr.) W. G. Smith, *Tricholoma* (Fr.) Staude, *Tricholomopsis* Singer, *Hypsizygus* Singer.
 ♦ *Anthrachophyllum* Ces, *Baeospora* Singer, *Collybia* (Fr.) Staude, *Delicatula* Fayod, *Dermoloma* (Lange) Henrik, *Fayodia* Kühner, *Flammulina* P. Karst., *Hemimycena* Singer, *Hydropus* (Kühner) Singer, *Marasmius* Fr., *Micromphale* Nees per Gray, *Oudemansiella* Speg., *Pistillaria* Fr., *Strobilurus* Singer, *Typhula* Fr., *Xeromphalia* Kühner et Maire, *Xerula* Maire.
 ♦ *Calathella* D. A. Reid, *Calyptrella* Qué., *Campanella* Henn., *Cellypha* Donk, *Crinipellis* Pat., *Flagelloscypha* Donk, *Lachnella* Fr., *Merismodes* Earle, *Mniopetalum* Donk et Singer, *Rimbachia* Pat., *Tectella* Earle.
 ♦ *Armillaria* (Fr.: Fr.) Staude, *Catathelasma* Lovejoy, *Floccularia* Pouzar.
 ♦ *Cantharellula* Singer, *Leucopaxillus* Boursier, *Melanoleuca* Pat., *Porpoloma* Singer, *Pseudoclitocybe* (Singer) Singer, *Pseudoomphalina* (Singer) Singer, *Ripartites* P. Karst.
 ♦ *Rhodotus* Maire.
 ♦ *Asterophora* Ditmar in Link, *Calocybe* Kühner ex Donk, *Lyophyllum* P. Karst.
 ♦ *Cystoderma* Fayod, *Phaeolepiota* Maire ex Konr. et Maubl., *Squamanita* Imbach.
 Fam. **Hygrophoraceae** Roze ex Lotsy, 1907.
Camarophyllus (Fr.) P. Kumm., *Hygrocybe* (Fr.) P. Kumm., *Hygrophorus* Fr.
 Fam. **Mycenaceae** Roze, 1876.
Filoboletus Henn., *Laschia* Fr., *Mycena* (Pers.: Fr.) Gray.
 Fam. **Peniophoraceae** Lotsy, 1907; prop. Kreisel, 1969.
 — Corticiaceae Herter, 1910; nom. cons. prop. Pouzar, 1985.
Acanthophysellum Parmasto, *Aleurodiscus* Rabenh. ex J. Schröt. in Cohn, *Amylostereum* Boidin, *Conferticium* Hallenb., *Corticium* Pers.: Fr., *Cytidia* Qué., *Dendrothele* Höhn. et Litsch., *Duportella* Pat., *Laetisaria* Burds., *Peniophora* Cooke, *Stereum* Pers. per Gray, *Punctularia* Pat. in Pat. et Lagerh., *Terana* (Adans.) Kuntze, *Vuilleminia* Maire, *Xylobolus* P. Karst.

Fam. **Podoscyphaceae** D. A. Reid, 1965.
Cotylidia P. Karst., *Podoscypha* Pat.,
Stereopsis D. A. Reid, 1965.

Fam. **Hydnangiaceae** Gäum. et Dodge, 1928.

Hydnangium Wallr. in Dietrich, *Mac-cagnia* Matt., *Stephanospora* Pat.

Fam. **Entolomataceae** Kotl. et Pouzar, 1972.

Clitopilus P. Kumm., *Entoloma* (Fr.) P. Kumm., *Rhodocybe* Maire.

Fam. **Pluteaceae** Kotl. et Pouzar, 1972.

Pluteus Fr., *Volvariella* Speg.

Fam. **Amanitaceae** Heim ex Pouzar, 1983.

Amanita Pers., *Limacella* Earle, *Torrendia* Bres.

Ordo POLYPORALES (Herter) Gäum., 1926.

Fam. **Lentinaceae** Van Overeem, 1927.

Faerberia Pouzar, *Lentinus* Fr.: Fr., *Phyllotopsis* (E. M. Gilbert et Donk ex Pilát) Singer, *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm.

Fam. **Polyporaceae** Corda, 1839.

♦ *Favolus* Fr., *Dichomitus* D. A. Reid, *Polyporus* P. Micheli: Fr., *Xerotus* Fr.

♦ *Piptoporus* P. Karst.

♦ *Cryptoporus* (Peck) Schear, *Poronidulus* Murrill.

♦ *Coriolus* Quél. s. str., *Cerrena* P. Micheli per Gray (incl. *Datronia* Donk, *Coriolopsis* Domański, *Hexagonia* Fr.), *Daedaleopsis* J. Schröt. in Cohn., *Fomes* (Fr.) Fr., *Ischnoderma* P. Karst., *Pycnoporus* P. Karst., *Trametes* Fr.

Fam. **Fomitopsidaceae** Jülich, 1981.

Abundisporus Ryvarden, *Antrodia* P. Karst., *Daedalea* Fr., *Diacanthodes* Singer, *Fomitopsis* P. Karst., *Gloeophyllum* (P. Karst.) P. Karst., *Haploporus* Singer, *Heterobasidion* Bref., *Pachykytospora* Kotl. et Pouzar, *Penniporia* Murrill, *Pyrofomes* Kotl. et Pouzar, *Wrightoporia* Pouzar.

Fam. **Ganodermataceae** (Donk) Donk, 1948.

Amauroderma (Pat.) Torr., *Ganoderma* P. Karst.

Fam. **Steccherinaceae** Parmasto, 1968.

♦ *Irpex* Fr., *Junghuhnia* Corda, *Trichaptum* Murrill, *Steccherinum* Gray.

♦ *Microporus* Beauv.

♦ *Antrodiella* Ryvarden et Johan., *Chaetoporellus* Singer, *Diplomitoporus* Domański, *Hyphodontia* J. Erikss. s. str., *Schizopora* Velen.

♦ *Porpomyces* Jülich.

♦ *Porothelium* Fr.: Fr.

♦ *Cystostereum* Pouzar, *Fibricium* J. Erikss.

♦ *Tubulicrinis* Donk.

Ordo SCHIZOPHYLLALES Nuss, 1980.

Fam. **Schizophyllaceae** Roze ex Quél., 1888.

♦ *Henningsomyces* Kuntze, *Hohenbuehelia* Schulz. in Schulz. et al., *Phyllotus* P. Karst., *Resupinatus* Nees per Gray, *Stigmatolemma* Kalchbr.

♦ *Dictyopanus* Pat., *Panellus* P. Karst.

♦ *Schizophyllum* Fr.: Fr.

Fam. **Meruliaceae** (P. Karst.) Rea, 1922.

♦ *Auriculariopsis* Maire, *Chondrostereum* Pouzar, *Gloeoporus* Mont. in de la Sagra (incl. *Gelatoporia* Niemelä), *Merulius* Fr., *Mycoacia* Donk, *Phlebia* Fr., *Plicatura* Peck, *Skeletocutis* Kotl. et Pouzar.

♦ *Dacryobolus* Fr.

♦ *Byssomerulius* Parmasto, *Castanoporus* Ryvarden, *Ceriporia* Donk, *Meruliopsis* Bondartsev in Parmasto, *Odonticum* Parmasto, *Phanerochaete* P. Karst., *Scopuloides* (Massee) Höhn. et Litsch. in Litsch. (incl. *Phlebiopsis* Jülich).

Fam. **Hyphodermataceae** Jülich, 1981.

♦ *Cylindrobasidium* Jülich, *Erythricium* J. Erikss. et Hjortstam,

Hyphoderma Wallr. (incl. *Hyphodontia* ex part., *Basidiuradulum* Nobles), *Hyphodermella* J. Erikss. et Ryvarden.
 ♦ *Metulodontia* Parmasto.

Fam. **Crustodermataceae** Jülich, 1981.

Boreostereum Parmasto, *Chaetodermella* Rauschert, *Columnocystis* Pouzar, *Crustoderma* Parmasto, *Lopharia* Kalchbr. et McOwan.

Ordo GOMPHALES Jülich, 1981.

Fam. **Gomphaceae** Donk, 1961.

Gomphus Fr. per Gray, *Kavinia* Pilát, *Lentaria* Corner, *Pterula* Fr., *Ramaria* (Fr.) Bon., *Ramaricium* J. Erikss.

Fam. **Clavariaceae** Chev., 1826.

Clavaria Sw.: Fr., *Clavariadelphus* Donk, *Ramariopsis* (Donk) Corner.

Fam. **Sparassidaceae** Herter, 1910.

Sparassis Fr.

Fam. **Thelephoraceae** Chev., 1826.

Amaurodon J. Schröt. in Cohn, *Bankera* Coker et Beers ex Pouzar, *Boletopsis* Fayod, *Hydnellum* P. Karst., *Phellodon* P. Karst., *Pseudotomentella* Svrček, *Sarcodon* P. Karst., *Thelephora* Ehrh.: Fr., *Tomentella* Pat., DC. ex Mérat.

Ordo BOLETALES E. M. Gilbert, 1931.

Fam. **Gomphidiaceae** Singer, 1951.

♦ *Chroogomphus* (Singer) O. K. Miller, *Gomphidius* Fr., *Brauniellula* A. H. Sm. et Singer.

♦ *Suillus* P. Micheli per Gray.

♦ *Rhizopogon* Fr. in Fr. et Nordholm.

Fam. **Coniophoraceae** Ulbrich, 1928.

Coniophora DC. ex Mérat, *Jaapia* Bres., *Suillosporium* Pouzar.

Fam. **Paxillaceae** Lotsy, 1907.

Gyrodon Opat., *Gyroporus* Quél., *Hygrophoropsis* (J. Schröt.) Maire, *Meiorganum* Heim, *Paxillogaster* Horak, *Paxillus* Fr., *Phaeogyroporus* Singer, *Phylloporus* Quél., *Singeromyces* Moser.

Fam. **Amylocorticiaceae** Jülich, 1981.

♦ *Serpula* Pers. per Gray (incl. *Leucogyrophana* Pouzar, *Pseudomerulius* Jülich, *Tapinella* E. M. Gilbert).

♦ *Anomoporia* Pouzar, *Parmastomyces* Kotl. et Pouzar, *Postia* Fr. (ex P. Karst.) pr. p.

♦ *Amylodontia* Nikol., *Irpicondon* Pouzar.

♦ *Amylocorticium* Pouzar, *Athelia* Pers. s. str., *Ceraceomyces* Jülich, *Leptosporomyces* Jülich.

♦ *Hypochnicium* J. Erikss., *Intextomyces* J. Erikss. et Ryvarden, *Lagarobasidium* Jülich (incl. resid. *Hyphodontia* plus *Hypochniciellum* Hjortstam et Ryvarden), *Radulomyces* M. P. Christ.

♦ *Subulicystidium* Parmasto.

♦ *Merulicium* J. Erikss. et Ryvarden.

♦ *Amphinema* P. Karst., *Byssocorticium* Bondartsev et Singer ex Singer, *Piloderma* Jülich, *Tomentellopsis* Hjortstam, *Tylospora* Donk.

Fam. **Boletaceae** Chev., 1828.

♦ *Boletinus* Kalchbr.

♦ *Boletochaete* Singer, *Boletus* Dill.: Fr., *Chalciporus* Bat., *Leccinum* Gray, *Pulveroboletus* Murrill, *Tylopilus* P. Karst., *Xerocomus* Quél.

♦ *Boletellus* Murrill, *Phylloboletellus* Singer, *Porphyrellus* E. M. Gilbert, *Strobilomyces* Berk.

♦ *Chamonixia* Rolland, *Gautieria* Vitt.

Fam. **Sclerodermataceae** Corda, 1842.

Pisolithus Alb. et Schwein., *Scleroderma* Pers.

Fam. **Astraeaceae** Zeller ex Jülich, 1981.

Astraeus Morgan.

Ordó AGARICALES Clem., 1909.

Fam. **Crepidotaceae** (Imai) Singer, 1951.

♦ *Melanomphalia* M. P. Christ., *Simo-cybe* P. Karst., *Tubaria* (W. G. Smith) Gill.

♦ *Cheimonophyllum* Singer, *Crepidotus* (Fr.) Staude, *Pleurotellus* Fayod.

♦ *Chromocyphella* de Toni et Levi, *Epi-sphaeria* Donk, *Pellidiscus* Donk, *Phaeosolenia* Speg.

Fam. **Cortinariaceae** Heim ex Pouzar, 1983.

♦ *Hebeloma* (Fr.) P. Kumm., *Hebelomina* Maire, *Inocybe* (Fr.) Fr., *Naucoria* (Fr.) P. Kumm., *Rozites* P. Karst.

♦ *Galerina* Earle, *Phaeocollybia* Heim, *Pyrrhoglossum* Singer.

♦ *Gymnopilus* P. Karst.

♦ *Cortinarius* (Pers.) Roussel, *Dermocybe* (Fr.) Wünsche, *Leucocortinarius* Lange ex Singer, *Thaxterogaster* Singer.

Fam. **Hymenogastraceae** Vitt., 1831.

♦ *Hymenangium* Klotzsch.

♦ *Gastrosporium* Matt., *Hymenogaster* Vitt.

♦ *Octaviania* Kuntze., *Sclerogaster* Hesse, *Wakefieldia* Corner et Hawker.

Fam. **Strophariaceae** Van Overeem ex Singer et A. H. Sm., 1946.

♦ *Hypholoma* (Fr.) P. Kumm.

♦ *Melanotus* Pat., *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm., *Stropharia* (Fr.) Quél., *Weraroa* Singer.

♦ *Flammulaster* Earle, *Kuehneromyces* Singer et A. H. Sm., *Nivatogastrium* Singer et A. H. Sm., *Phaeomarasmium* Scherffel, *Pholiota* (Fr.) P. Kumm., *Pleuroflammula* Singer.

Fam. **Agaricaceae** Chev., 1826.

♦ *Chlorophyllum* Massee, *Clarkeinda* Kuntze, *Leucocoprinus* Pat., *Leucoagaricus* (Locq.) Singer, *Macrolepiota* Singer, *Volvulepiota* Singer.

♦ *Cystolepiota* Singer, *Melanophyllum* Velen., *Micropsalliota* Höhn., *Pseudobaeospora* Singer, *Sericeomyces* Heinem.

♦ *Agaricus* L.: Fr., *Endoptychum* Czern., *Neosecotium* Singer et A. H. Sm., *Secotium* G. Kunze.

Fam. **Coprinaceae** Roze ex Gäum., 1926.

♦ *Psathyrella* (Fr.) Quél.

♦ *Coprinus* Pers., *Montagnea* Fr.

♦ *Anellaria* P. Karst., *Copelandia* Bres., *Panaeolus* (Fr.) Quél., *Panaeolina* Maire.

♦ *Agrocybe* Fayod, *Conocybe* Fayod, *Descolea* Singer, *Bolbitius* Fr., *Galerella* Earle, *Galeropsis* Velen., *Gastrocybe* Watling, *Pholiotina* Fayod, *Pseudoconocybe* Hongo, *Setchelliogaster* Pouzar.

Fam. **Podaxaceae** Corda, 1842.

Podaxis Desv.

Ordo GASTERALES Petri, 1909.

Fam. **Battareaceae** Corda, 1842.

Alpova Dodge, *Balsamea* Vitt., *Battarea* Pers., *Chondrogaster* Maire, *Phallo-gaster* Morgan, *Phellorinia* Berk.

Fam. **Tulostomataceae** Fischer in Engl. et Prantl, 1900.

Queletia Fr., *Tulostoma* Pers. per Pers.

Fam. **Lycoperdaceae** Brogn., 1824.

♦ *Bovistella* Morgan, *Handkea* Kreisel, *Calvatia* Fr., *Vascellum* F. Šmarda.

♦ *Bovista* Pers. per Pers.

♦ *Lycoperdon* Tourn. per Pers.

♦ *Gastrum* Pers. per Pers., *Myriostoma* Desv.

Fam. **Nidulariaceae** Fr., 1823.

Crucibulum Tul., *Cyathus* Haller per Pers., *Mycocalia* J. T. Palmer, *Nia* Moore et Meyers, *Nidularia* Fr. in Fr. et Nordh.

Fam. **Sphaerobolaceae** J. Schröt. in Cohn, 1889.

Sphaerobolus Tode per Pers.

Заключительные замечания

Попытаемся резюмировать идеи, выдвигаемые и обсуждаемые в данной статье.

В самых различных группах растительного мира — и среди цветковых растений, и у водорослей — мы наблюдаем тенденцию к потере способности к автотрофии и переходу к паразитическому существованию. Переход этот обусловлен, с одной стороны, возрастающей в ходе дифференциации биосферы конкуренцией между растениями за свет — идет ли речь о тенистых тропических лесах или зарослях морских водорослей-макрофитов, а с другой — преадаптивным потенциалом самих организмов, открывающим возможности освоения новых, первоначально свободных от конкуренции ниш.

Грибы, и, в частности, базидиомицеты в этом смысле не составляют исключения. Предковые формы последних, надо полагать, имели большое сходство с современными паразитическими багрянками, каких в большом числе можно наблюдать в порядках *Gelidiales*, *Cryptonemiales* и *Nemalionales*. Изначально приспособленные к внутритканевому биотрофному существованию (это единственно возможный шаг при переходе от автотрофии к гетеротрофии), паразитические предки этой группы сыграли важную роль при иррадиации водорослей-хозяев в приливно-отливную зону, где именно на их основе (может быть, и при участии паразитического генома) формировалось приспособление водорослей к периодическому иссушению, становление их проводящей и опорно-механической систем. Совершенствование первоначально жестко детерминированных взаимоотношений между мико- и фитобионтом в ходе эволюции происходило по мере выхода растений на сушу вследствие освоения грибами новых трофических ниш, причем, по крайней мере в девоне и карбоне, роль мицелиальных сапротрофов в экосистемах была невелика.

Тенденция к освоению новых трофических ниш и приспособлению к более жестким наземным условиям определила особенности эволюции этой своеобразной группы растительного мира.

Мы приходим к согласию с идеей Корнера о том, что сходство клавиарионидных плодовых тел со слоевищами морских водорослей-макрофитов далеко не случайны. Первые в новых, наземных условиях, как бы повторяют характерные формы роста последних. Однако, учитывая, что водная среда, будучи более чем в 800 раз плотнее наземной, существенно смягчает влияние гравитации, вопрос о структурной трансформации слоевищ в связи с выходом на сушу требует специальной проработки. Мы считаем достаточно аргументированным предположение о том, что наиболее мягкие условия для перехода от а) водного образа жизни к

наземному и б) симбиотического существования к внеорганизменному, представляет собой тремеллоидная жизненная форма, с которой в свою очередь оказывается органически связанной клавариоидная (порядок *Dacryomycetales*).

Если говорить о прогрессе в эволюции базидиомицетов, то по нашему мнению он затрагивает две ключевые особенности — становление наиболее эффективного механизма спороношения (здесь «вершиной эволюции» вне всяких сомнений можно считать формирование баллистоспоровой гомобазидии), и создание механизмов, способствующих эффективному спороношению в различных жизненных условиях. Со вторым обстоятельством связаны три, подчас противоречащие друг другу, тенденции в эволюции группы: 1) тенденция к увеличению спороносящей поверхности, 2) тенденция к оптимальной для конкретных условий защите созревающих спор, 3) тенденция к экономии пластических ресурсов при развитии спороношения. Таким образом, в эволюции базидиомицетов можно видеть явно выраженные арогенетический и аллогенетический аспекты. «Прогресса» (в упрощенном понимании) здесь не наблюдается; скорее речь может идти о противоречивом процессе развития.

Основными эволюционными трендами трансформации спороношений базидиомицетов оказываются усложнение шляпочных форм, но также гастромицетация и кортициоидная симплификация.

Многие крупные порядки базидиомицетов по всей вероятности имеют парафилетическое происхождение (*Tricholomatales*, *Boletales*, *Agaricales*). Их становление — результат арогенной конвергенции, индуцируемой биомными изменениями глобального масштаба.

При построении системы базидиомицетов мы руководствовались принципами исключения полифилии и максимальной диагностируемости таксонов, одновременно стремясь взвешенно подходить к проблеме ранга принимаемых таксономических категорий. Предпочтение было отдано традиционному разделению класса *Basidiomycetes* на 2 подкласса — *Heterobasidiomycetidae* и *Homobasidiomycetidae*, содержащими 14 и 13 порядков соответственно. От дробления *Homobasidiomycetidae* на большее число порядков мы воздержались, — в этом отношении наша система представляет собой своеобразный консенсус между «умеренной» системой Крайзеля (Kreisel, 1969) и «дробительской» Юлиха (Jülich, 1981). Разделение гетеробазидиальных грибов на большее число порядков оправданно наличием намного более четких гнатов внутри этой группы. Изучение особенностей строения базидии в различных группах гетеро- и гомобазидиомицетов свидетельствует в пользу единства происхождения этого органа, что заставляет отказаться от полифилетических классификационных схем базидиомицетов.

Трудности, с которыми сталкиваемся при попытке построения естественной системы базидиальных грибов, традиционны. В распоряжении систематики оказываются лишь «вершины» ветвей филогенетического древа; увидеть же, каким образом эти ветви связаны между собой, возможностей не слишком много. Одна из них — изучение генетического родства сравниваемых организмов, однако пока что в этой области больше вопросов, чем ответов.

Опубликованные недавно молекулярные филогении различных групп *Basidiomycetes* (Hibbett et al., 1997; Boidin et al., 1998; Hallenberg, Parmasto, 1998, и др.) во многом совпадают с филогениями морфологическими. Среди причин такого совпадения есть и объективные (генетическая стабильность таксонов, поддерживающая общую корреляцию морфологии и биохимии), и субъективные, связанные с чисто кладистическими нюансами.

Вместе с тем, в настоящее время изучена лишь ничтожная часть геномов, причем у ограниченного числа объектов. Достаточное же накопление молекулярных данных приведет к переосмыслению всей таксономической ситуации в свете новых парадигм; «морфологические таксоны» уступят место «таксонам молекулярным» (хотя, вероятно, во многих случаях и совпадут с ними), а методологически некорректная практика использования сиквенсов в качестве «монетки с гербом и решкой» при выборе одной из конкурирующих концепций морфологических таксонов будет постепенно уходить в прошлое.

Наконец, трудности на современном этапе познания вызваны и более глубокими причинами. Наука имеет смысл существования только в рамках Большого социального Проекта. В отсутствие такового, научное знание, не связанное единой идеологической осью, превращается в собрание атомарных фактов, в лучшем случае лишенных актуальности и всякого смысла, в худшем случае — в неуклонно обесценивающийся товар. Методологический аппарат науки также успешно развивается лишь в ходе решения практических задач, возникающих по мере реализации Большого Проекта. Познание действительности при этом оказывается влеченным в общий идеологический и прагматический контекст. Вне этого контекста говорить об истине (или о приближении к истине) просто некорректно.

В последнее время многие систематики констатируют фатальный «кризис идей» и стагнацию в гносеологической сфере. Чем это вызвано? Как долго этот кризис будет продолжаться? Имеются ли основания для ожидания нового подъема?

Автор благодарен В. А. Спирину и Е. О. Юрченко за совместное обсуждение ряда вопросов, затрагиваемых в данной статье.

Литература

- Бондарцев А. С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.—Л.: АН СССР, 1953. 1106 с.
- Бондарцева М. А. Система трутовых грибов (Polyporaceae s. lato) и принципы их классификации: Дисс. ... докт. биол. наук. Л.: Ботанический ин-т им. В. А. Комарова, 1983. 558 с.
- Бондарцева М. А. Эволюционные связи и таксономическое положение трутовых грибов (Polyporaceae s. lato) // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31. С. 76—83.
- Бухгольц Ф. В. Материалы к морфологии и систематике подземных грибов (Tuberaceae и Gastromycetes gr. p.). Рига, 1902. 196 с.
- Голубева О. Г. Определитель грибов России. Класс Chytridiomycetes. Вып. 1. Порядок Chytridiales. СПб.: Мир и семья—95, 1995. 168 с.
- Горовой А. Ф. Влияние света на морфогенез шляпочных грибов. Киев: Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного, 1989. 44 с.
- Горовой А. Ф. Морфогенез пластинчатых грибов. Киев: Наук. думка, 1990. 167 с.
- Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наук. думка, 1972. 315 с.
- Змитрович И. В. Кортициоидные грибы: современная систематика и проблемы филогении // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31. С. 79—91.
- Змитрович И. В. Кортициоидные и гетеробазидиальные макромицеты Ленинградской области: Дисс. ... канд. биол. наук. СПб.: Ботанический ин-т им. В. А. Комарова, 1998. 445 с.
- Змитрович И. В. К вопросу о происхождении высших грибов: флоридейная гипотеза // Журнал общей биологии. 2001. (В печати.)
- Каратыгин И. В. Головневые грибы. Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 216 с.
- Коваленко А. Е. Современные взгляды на филогенетические связи и систематику агариковых грибов // Эволюция и систематика грибов. Л.: Наука, 1984. С. 118—136.
- Коваленко А. Е. Определитель грибов СССР. Порядок Hymenophorales. Л.: Наука, 1989. 175 с.
- Козо-Полянский Б. М. Происхождение высших растений. I. Первенцы сухопутной флоры. Вологда: Северный Печатник, 1927. 82 с.
- Курсанов А. И. Микология. М.: Сельхозгиз, 1933. 436 с.
- Кусакин О. Г., Дроздов А. А. Филема органического мира. Ч. I. Прологомены к построению филемы. СПб.: Наука, 1994. 272 с.
- Кусакин О. Г., Дроздов А. А. Филема органического мира. Ч. 2. Prokaryota, Eukaryota: Microspirobiontes, Archeomonadobiontes, Euglenobiontes, Muxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes. СПб.: Наука, 1997. 381 с.
- Мамкаева К. А., Громов Б. В., Плющ А. В. Эктопаразит желтозеленой водоросли Tribonema, имеющий сходство с представителями трихомицетов порядка Amoebidiales (Zygomycota) // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. СПб., 2000. С. 192—193.
- Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань: Типогр. Импер. Ун-та, 1909. 102 с.
- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с.
- Пармasto Э. Конспект системы кортициевых грибов. Тарту: Инст. зоол. и бот., 1968. 261 с.
- (Parmasto E. Conspectus systematis Corticiacearum. Tartu: Inst. Zool. Bot. 1968. 261 p.)
- Пармasto Э. Х. Основные вопросы систематики порядка Aphyllophorales // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3. С. 322—330.
- Перестенко А. П. Явления параллелизма и дивергентной эволюции у Rhodophyta и их значение для филогенетических построений // Ботан. журн. 1988. Т. 73. С. 161—171.
- Райтвийр А. Г. Обзор гетеробазидиальных грибов СССР (в связи с некоторыми проблемами филогенеза базидиальных и микогеографии): Автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Тарту, 1964. 22 с.
- Серавин А. Н. Вариации в строении аксонемы жгутика и происхождение этой органеллы // Цитология. 1985. Т. 27. С. 971—985.
- Серавин А. Н. Макросистема жгутиконосцев // Труды зоол. Ин-та АН СССР. 1986. Т. 94. С. 4—22.
- Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22—32.
- Тихомиров В. Н. «Кризис филогенетической систематики» — реальность или миф? // IX Московское совещание по филогении растений: Материалы. М., 1996. С. 139—141.
- Цвелев Н. Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Под ред. Тихомирова В. Н. Четвертое Моск. совещ. по филогении растений. (Тез. докл. совещ. 12—15 октября 1971 г.) М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 50—53.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi: 8th ed. L.: CABI, 1995. 616 p.
- Arx J. A. Pilzkunde. Lehre, 1967. 356 S.
- Arx J. A. Propagation in the yeasts and yeast-like fungi // The whole fungus. Vol. 2. Ottawa, 1979. P. 555—566.
- Atsatt P. R. Are vascular plants «inside out» lichens? // Ecology. 1988. Vol. 69. P. 17—23.
- Barr D. J. S. Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of a mycologist // Mycologia. 1992. Vol. 84. P. 1—11.
- Bartnicki-Garcia S. Cell wall composition and other biochemical markers in fungal phylogeny // Ed. Harborne B. Phytochemical phylogeny. L.; N. Y.: Acad. Press, 1970. P. 81—103.
- Bartnicki-Garcia S. Cell wall construction during spore germination in Phycomycetes // Ed. Turian G. The fungal spore: morphogenetic control. L. etc.: Acad. Press, 1981. P. 533—556.
- Bauer R., Oberwinkler F., Vánky K. Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. P. 1273—1314.
- Besl H., Bresinsky A., Kammerer A. Chemosystematic der Coniophoraceae // Z. Mykol. 1986. Bd 52. S. 277—286.
- Bessey E. A. Some problems in fungus phylogeny // Mycologia. 1942. Vol. 34. P. 355—379.
- Boidin J., Mugnier J., Canales R. Taxonomie moleculaire des Aphyllophorales // Mycotaxon. 1998. Vol. 66. P. 445—491.
- Bondarzew A., Singer R. Zur Systematik der Polyporaceae // Ann. Mycol. 1941. Vol. 39. P. 43—65.
- Cain R. F. Evolution of the fungi // Mycologia. 1972. Vol. 64. P. 1—14.
- Chadefaud M. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie) // Eds. Chadefaud M., Emberger L. Traité de Botanique Systématique. T. 1. Paris: Masson et C^{ie} Editeurs, 1960. 1018 p.

- Chadefaud M. L'origine «parafleuridienne» des eumycètes et l'archétype ancestral de ces champignons // *Ann. Sci. Natur. Sér. 12*. 1975a. T. 16. P. 217–247.
- Chadefaud M. Sur le «basidies a répétition» des *Repetobasidium* // *Rev. Mycol.* 1975b. T. 39. P. 173–179.
- Cooke R. C., Whipps J. M. The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants // *Biol. Rev.* 1980. Vol. 55. P. 341–362.
- Cooke W. B. The genus *Schizophyllum* // *Mycologia*. 1961. Vol. 53. P. 575–599.
- Corner E. J. H. The fruitbody of *Polystictus xanthopus* Fr. // *Ann. Bot.* 1932a. Vol. 46. P. 71–101.
- Corner E. J. H. A Fomes with two systems of hyphae // *Trans. Brit. Myc. Soc.* 1932b. Vol. 17. P. 51–81.
- Corner E. J. H. Variation in the size and shape of spores, basidia, and cystidia in Basidiomycetes // *New Phytol.* 1947. Vol. 46. P. 195–228.
- Corner E. J. H. The construction of polypores 1. Introduction // *Phytomorph.* 1953. Vol. 3. P. 152–167.
- Corner E. J. H. The classification of the higher fungi // *Proc. Linn. Soc. London*. 1954. Vol. 165. P. 4–6.
- Corner E. J. H. The life of plants. L.: W. Clowes & Sons, 1964. 315 p.
- Corner E. J. H. A monograph of cantharelloid fungi. Oxford: Univ. Press, 1966. 255 p.
- Corner E. J. H. A monograph of Thelephora // *Beih. Nova Hedwigia*. 1968. H. 27. 110 p.
- Corner E. J. H. Supplement to «A monograph of *Clavaria* and allied genera» // *Beih. Nova Hedwigia*. 1970. H. 33. 299 p.
- Corner E. J. H. Meruloid fungi in Malaysia // *Gdms'. Bull. Singapore*. 1971. Vol. 25. P. 355–381.
- Demoulin V. The origin of Ascomycetes and Basidiomycetes. The case for a red algal ancestry // *Bot. Rev.* 1974. Vol. 40. P. 315–345.
- Demoulin V. The red algal-higher fungi phylogenetic link: the last ten years // *BioSystems*. 1985. Vol. 18. P. 347–356.
- Donk M. A. Revision der Niederländischen Homobasidiomycetae — Aphyllophoraceae. II // *Med. Bot. Mus. Herb. Rijksniv. Utrecht*. 1933. N 9. S. 1–278.
- Donk M. A. Notes on malesian fungi // *Bull. Bot. Gdns. Buitenzorg*. 1948. Vol. 17. P. 473–483.
- Donk M. A. A note on sterigmata in general // *Bothalia*. 1954a. Vol. 6. P. 301–302.
- Donk M. A. Notes on resupinate Hymenomycetes. I. On *Pellicularia* Cooke // *Reinwardtia*. 1954b. Vol. 2. P. 425–434.
- Donk M. A. Notes on resupinate Hymenomycetes. II. The tulasnelloid fungi // *Reinwardtia*. 1956. Vol. 3. P. 363–379.
- Donk M. A. Notes on Cyphellaceae — 2 // *Persoonia*. 1962. Vol. 2. P. 331–348.
- Donk M. A. A conspectus of the families of Aphyllophorales // *Persoonia*. 1964. Vol. 3. P. 199–324.
- Donk M. A. Progress in the study of classification of the higher Basidiomycetes // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville: Tennessee Press, 1971. P. 3–24.
- Eriksson J. Studies in the Heterobasidiomycetes and Homobasidiomycetes—Aphyllophorales of Mudus naional park in North Sweden. Uppsala, 1958. 172 p.
- Evans L. V., Callow J. A., Callow M. E. Structural and physiological studies on the parasitic red alga *Holmsella* // *New Phytol.* 1973. Vol. 72. P. 393–402.
- Feldmann J., Feldmann G. Recherche sur quelques Floridées parasites // *Rev. Gén. Bot.* 1958. T. 65. P. 49–124.
- Felsenstein J. Cases under which parsimony or compatibility will be positively misleading // *Syst. Zool.* 1978. Vol. 27. P. 401–410.
- Fredericq S., Hommersand M. Morphology and systematics of *Holmsella pachyderma* (Pterocladiophylaceae, Gracilariales) // *Br. phycol. J.* 1990. Vol. 25. P. 39–51.
- Gäumann E. Vergleichende morphologie der Pilze. Jena: Gustav Fischer, 1926. 626 S.
- Gäumann E. Die Pilze. Basel; Stuttgart: Birkhäuser Verl., 1964. 541 S.
- Gilbertson R. L. Wood-rotting fungi of North America // *Mycologia*. 1980. Vol. 72. P. 1–49.
- Ginns J. *Schizophyllum commune* // *Fungi Canadensis*. 1974. N 42. 2 p.
- Goff L. J., Coleman A. W. The role of secondary pit connections in red algal parasitism // *J. Phycol.* 1985. Vol. 21. P. 483–508.
- Goff L. J., Moon D. A., Nyvall P., Stache B., Mangin K., Zuccarello G. The evolution of parasitism in the red algae: Molecular comparisons of adelphoparasites and their hosts // *J. Phycol.* 1996. Vol. 32. P. 297–312.
- Hallenberg N., Parmasto E. Phylogenetic studies in species of Corticiaceae growing on branches // *Mycologia*. 1998. Vol. 90. P. 640–654.
- Heim R. The interrelationships between the Agaricales and Gastromycetes // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville: Tennessee Press, 1971. P. 505–534.
- Herter W. Pilze. 2. Autobasidiomycetes // *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg*. 1910. Bd 6. S. 1–192.
- Hibbett D. S., Pine E. M., Langer E., Langer G., Donoghue M. J. Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1997. Vol. 94. P. 12002–12006.
- Jackson H. S. Present evolutionary tendencies and the origin of life cycles in the Uredinales // *Mem. Torrey Bot. Club*. 1931. Vol. 18. P. 1–108.
- Jackson H. S. Life cycles and phylogeny in the higher fungi // *Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, sect. V. Ser. III*. 1944. Vol. 38. P. 1–32.
- Jones D. R. Ultrastructure of septal pore in *Uromyces dianthi* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1973. Vol. 60. P. 227–235.
- Juel H. O. Die Kernteilung in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten // *Jahrb. Wiss. Bot.* 1898. H. 32. S. 361–388.
- Jülich W. Monographie der Atheliae (Corticaceae, Basidio-mycetes) // *Willdenowia*. 1972. Bh. 7. 283 S.
- Jülich W. The genera of the Hyphodermoideae (Corticaceae) // *Persoonia*. 1974. Vol. 8. P. 59–97.
- Jülich W. Higher taxa of Basidiomycetes // *Bibl. Mycol. Vaduz*: J. Cramer, 1981. 485 p.
- Karpov S. A. (ed.) The biology of free-living heterotrophic flagellates. The proceedings of the second international symposium (St. Petersburg, 14–20 Aug 1994) // *Cytology*. 1995. Vol. 37. P. 951–1096.
- Kato M. Progymnosperms // *Journ. Jap. Bot.* 1990. Vol. 65. P. 267–276.
- Khan S. R., Kimbrough J. W., Mims C. W. Septal ultrastructure and the taxonomy of *Exobasidium* // *Can. J. Bot.* 1981. Vol. 59. P. 2450–2457.
- Kohlmeyer J. Spathulosporeles, a new order and possible missing link between Laboulbeniales and Pyrenomycetes // *Mycologia*. 1973. Vol. 65. P. 614–647.
- Kohlmeyer J. New clues to the possible origin of Ascomycetes //

- BioScience. 1975. Vol. 25. P. 86–96.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Is *Ascomyllum nodosum* lichenized? // *Botanica Marina*. 1972. Vol. 15. P. 109–112.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine mycology. The higher fungi. N.Y. etc.: Acad. Press, 1979. 690 p.
- Köljalg U., Renvall P. *Hydnellum gracilipes* — a link between stipitate and resupinate Hymenomycetes // *Karstenia*. 2000. Vol. 40. P. 71–77.
- Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena: G. Fisher Verlag, 1969. 245 S.
- Langer E. Evolution of Hyphodontia (Corticaceae, Basidiomycetes) and related Aphyllophorales inferred from ribosomal DNA sequences // *Folia Cryptog. Estonica. Fasc.* 33. P. 57–62.
- Larsen M.J., Burdsall H.H. A consideration of the term *gloeocystidium* // *Mem. N.Y. Bot. Gard.* 1976. Vol. 28. P. 123–130.
- LéJohn H. B. Enzyme regulation, lysine pathways and cell wall structures as indicators of major lines of evolution in fungi // *Nature*. 1971. Vol. 231. P. 164–168.
- Lemke P. A. The genus *Aleurodiscus* (sensu lato) in North America // *Can. J. Bot.* 1964. Vol. 42. P. 723–768.
- Linder D. H. Evolution of the Basidiomycetes and its relation to the terminology of the basidium // *Mycologia*. 1940. Vol. 32. P. 419–447.
- Littlefield L. J., Heath M. C. Ultrastructure of rust fungi. N. Y.: Acad. Press, 1979. 277 p.
- Lotsy J. P. Vorträge über Botanische Stammesgeschichte. Erster band: Algen und Pilze. Jena: Gustav Fischer, 1907. 828 S.
- Margulis L., Schwartz K. V. Five kingdoms. An illustrated guide to the phyla of life on earth. N.Y., 1988. 376 p.
- Martin G. W. The genus *Ceracea* Cragin // *Mycologia*. 1949. Vol. 41. P. 77–86.
- McDonald K. The ultrastructure of mitosis in the marine red alga *Membranoptera platyphylla* // *J. Phycol.* 1972. Vol. 8. P. 156–166.
- Miller O. K., Watling R. Whence come the agarics? A reappraisal // *Evolutionary biology of the fungi*. Cambridge: Univ. Press, 1987. P. 435–448.
- Moore E. J. Ontogeny of gelatinous fungi // *Mycologia*. 1965. Vol. 57. P. 114–130.
- Moore R. T. An alternative concept of fungi based on their ultrastructure // *Recent Adv. Microbiol.* 1971. Vol. 10. P. 49–64.
- Moore R. T. An inventory of the phylum *Ustomycota* [Review] // *Mycotaxon*. 1996. Vol. 59. P. 1–31.
- Nannfeldt J. A., Eriksson J. On the hymenomycetous genus *Jaapia* Bres. and its taxonomical position // *Svensk Bot. Tidskr.* 1953. H. 47. P. 177–189.
- Nobles M. K. Cultural characters as a guide to the taxonomy and phylogeny of the Polyporaceae // *Can. J. Bot.* 1958. Vol. 36. P. 883–926.
- Nobles M. K. Cultural characters as a guide to the taxonomy of the Polyporaceae // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville: Tennessee Press, 1971. P. 169–195.
- Nordic macromycetes. Vol. 2: Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales. Copenhagen: Nordsvamp, 1992. 474 p.
- Nordic macromycetes. Vol. 3: heterobasidioid, aphyllorphoroid and gastromycetoid Basidiomycetes. Copenhagen: Nordsvamp, 1997. 444 p.
- Oberwinkler F. Primitive Basidiomyceten // *Ann. Mycol. Ser. II*. 1965. Vol. 19. P. 17–72.
- Oberwinkler F. The relationships between the Tremellales and Aphyllorphorales // *Persoonia*. 1972. Vol. 7. P. 1–16.

- Oberwinkler F., Bandoni R. J., Bauer R., Deml G., Kisimova-Horovitz L. The life-history of *Christiansenia pallida*, a dimorphic, mycoparasitic heterobasidiomycete // *Mycologia*. 1984. Vol. 76. P. 9–22.
- Parmasto E. *Paullicorticium curiosum* Parm. et Žukov sp. nov. and the phylogenetical development of the basidium of the corticiaceous fungi // *Česká Mykol.* Vol. 23. 1969. P. 73–78.
- Parmasto E. On the origin of the Hymenomycetes (What are corticioid fungi?) // *Windahlia*. 1986. Vol. 16. P. 3–19.
- Parmasto E. Corticioid fungi: a cladistic study of a paraphyletic group // *Can. J. Bot.* 1995. Vol. 73, suppl. 1: sect. E—H. P. 843–852.
- Pegler D. N., Young T. W. K. Basidiospore morphology in the Agaricales // *Beih. Nova Hedwigia*. 1971. H 35. 210 p.
- Pegler D. N., Young T. W. K. A natural arrangement of the Boletales, with reference to spore morphology // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1981. Vol. 76. P. 103–146.
- Petersen R. H. Interfamilial relationships in the clavarioid and cantharelloid fungi // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville, 1971. P. 345–371.
- Petersen R. H. The rust fungus life cycle // *Bot. Rev.* 1974. Vol. 40. P. 453–513.
- Pickett-Heaps J. D. Evolution of mitosis and the eukaryotic condition // *BioSystems*. 1974. Vol. 6. P. 37–48.
- Pirozynski K. A. Interactions between fungi and plants through ages // *Can. J. Bot.* 1981. Vol. 59. P. 1824–1827.
- Roberts P. *Oliveonia* and the origin of the holobasidiomycetes // *Folia Cryptog. Estonica*. 1998. Fasc. 33. P. 127–132.
- Rogers D. P. The basidium // *Univ. Iowa Studies Nat. Hist.* 1934. Vol. 16. P. 160–183.
- Ryvarden L. Genera of polypores. Nomenclature and taxonomy. Oslo: Fungiflora, 1991. 363 p.
- Sachs J. *Lehrbuch der Botanik*. 4^{te} Aufl. Leipzig: W. Engelmann Verlag, 1874. 928 S.
- Savile D. B. O. Coevolution of the rust fungi and their hosts // *Q. Rev. Biol.* 1971. Vol. 46. P. 211–218.
- Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. 2nd ed. Weinheim, 1962. 915 p.
- Singer R. A revision of the genus *Melanomphalia* as a basis of the phylogeny of the Crepidotaceae // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville, 1971. P. 441–475. Discussion: P. 475–480.
- Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. 3rd ed. Vaduz: J. Cramer, 1975. 912 p.
- Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. 4th ed. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1986. 981 p.
- Singer R., Smith A. H. Studies on secotiaceous fungi VII. *Secotium* and *Neosecotium* // *Madroño*. 1960. Vol. 15. P. 152–158.
- Stalpers J. A. *Auriculariopsis* and the Schizophyllales // *Persoonia*. 1988. Vol. 13. P. 495–504.
- Stalpers J. A. *Albatrellus* and *Hericiaceae* // *Persoonia*. 1992. Vol. 14. P. 537–541.
- Stalpers J. A. The aphyllorphaceous fungi — II. Keys to the species of the Hericiales // *Stud. Mycol.* 1996. N 40. P. 1–185.
- Stankovicova L. Hyphal structure in some pleurotoid species of Agaricales // *Nova Hedwigia*. 1973. H 24. P. 61–85.
- Starobogatov Y. I. The position of flagellated protists in the system

- of lower eukaryotes // Cytology. 1995. Vol. 37. P. 1030–1037.
- Stubblefield S. P., Taylor T. N., Beck C. B. Studies of Paleozoic fungi. V. Wood-decaying fungi in *Callixylon newberryi* from the Upper Devonian // Am. J. Bot. 1985. Vol. 72. P. 1765–1774.
- Taylor F. J. R. Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the lower eukaryotes // BioSystems. 1978. Vol. 10. P. 67–89.
- Thiers H. D. Some ideas concerning the phylogeny and evolution of the boletes // Evolution in the higher Basidiomycetes. Knoxville, 1971. P. 423–436.
- Thiers H. D. The secotioid syndrome // Mycologia. 1984. Vol. 76. P. 1–8.
- Watling R., Largent D. Macro- and microscopic analysis of the cortical zones of basidiocarps of selected agaric families // Nova Hedwigia. 1977. Bd 28. P. 569–617.
- Wells K. Jelly fungi, then and now! // Mycologia. 1994. Vol. 86. P. 18–48.
- Whittaker R. H. New concept of kingdoms of organisms // Science. 1969. Vol. 163. P. 150–160.

Zmitrovich I. V. [Macrosystem and phylogeny of Basidiomycetes: the case for a red algal progenitor. *In Russian.*] — Mycena. 2001. Vol. 1, N 1. P. 3–58. — * 574:001.4+582.284.

SUMMARY: Ancestor forms of *Basidiomycetes* probably remind of chlorophyll-less parasitic multifilamentous algae.

The basic evolutionary tendencies of this peculiar group are opening of new trophic niches and adaptation to land environment.

Tremelloid life form may be considered as optimum state for transition from marine to terrestrial inhabitation as well from parasymbiotic to independent existence.

The further evolution of basidiomycetous fructification passed by dint of complication from clavarioid to pileate forms, but also of gastromycetation and corticioid simplification.

The presented system and phylogeny of *Basidiomycetes* are based on the hypothesis of uredinaceous origin of the group. The homobasidium is postulated as maximum rationalized sporophore type.

The general bifurcation *Heterobasidiomycetidae*—*Homobasidiomycetidea* is conserved in the presented system. It is shown that *Teliomycetes* sensu auct. (*Uredinales* plus *Ustilaginales*) represent artificial assemblage of heterobasidiomycetes with sclerified probasidium, although «*Ustomycetes*» seem to be rather product of endo-*Uredinales* simplification than an isolated group.

The situation in molecular systematics is considered. It is noted that far from all the taxa are investigated in molecular aspect at present, while only little part of genome is studied. Many of sequences (for example, *18S rDNA*) being quite conservative are perhaps of dubious value in phylogenetic aspect, since different genes have individual rates of evolutionary transformation.

The further accumulation of molecular data and the methodological approaches search are necessary, and the admission of floridean hypothesis of the *Basidiomycetes* origin and evolution is quite justified, since it stimulates intensive experimental work.

Key words: *Basidiomycetes*, floridean ancestry, systematics, phylogeny.

15 II 2001

* The code of Universal Decimal Classification (URSS).