ГАСТЕРОМИЦЕТЫ - ОТ ТАКСОНА К БИОМОРФЕ

Ю. А. Ребриев

Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону

rebriev@yandex.ru

Еще несколько десятилетий назад доминировало представление о гастеромицетах как о макротаксоне базидиальных грибов (в ранге порядка, группы порядков, класса – у разных авторов), объединяемых на основании двух признаков:

-образование замкнутых плодовых тел (ангиокарпия);
-пассивное освобождение спор (статизмоспория).

Christian Hendrik Persoon (1761/1762—1836)

Synopsis Methodica Fungorum, 1801

разделил грибы на два класса – *Angiocarpi* (образование спор происходит в закрытых плодовых телах)

Gymnocarpi (плодовые тела не замкнуты во время созревания спор).

Elias Magnus Fries (1794–1878)

Epicrisis systematis mycologici, seu synopsis Hymenomycetum, 1836-1838

Angiocarpi и *Gymnocarpi* были подразделены на серии по признаку наличия или отсутствия гимения.

Серия *Angiocarpi* включала группы ***Gasteromycetes***, *Hyphomycetes*, *Coniomycetes*.

Здесь мы впервые видим название ***Gasteromycetes***, по современному ранжированию имеющее ранг класса. Конечно, качественный состав таксонов в первых микологических системах существенно отличался от современных представлений.

По мере развития микологии и появления все более дробных систем корректировались и представления о гастеромицетах.

Outlines of British Fungology, 1860

Gasteromycetes

Hypogaei: *Octaviania, Hydnangium, Rhizopogon, Melanogaster, Hysterangium, Hymenogaster*

Phalloideae: *Phallus, Cynophallus (Mutinus), Clathrus*

Trichogaster: *Battarrea, Tulostoma, Geaster, Bovista, Lycoperdon, Scleroderma, Polysaccum (Pisolithus)*

Myxogasteres

Nidulariacei: *Cyathus, Crucibulum, Sphaerobolus*

Miles Joseph Berkeley
1803-1889

- В течение практически всего XIX в. взгляд на гастеромицеты (в ранге класса, группы порядков, порядка – в разных системах) сохранялся без особых изменений. Некоторые исследователи предлагали отказаться от «*выделения укрупненных единиц – подкласов или групп порядков, …т.к. в них искусственно объединяются группы грибов различного филогенетического происхождения*» (Зеров, 1972), однако таких было сравнительно немного.

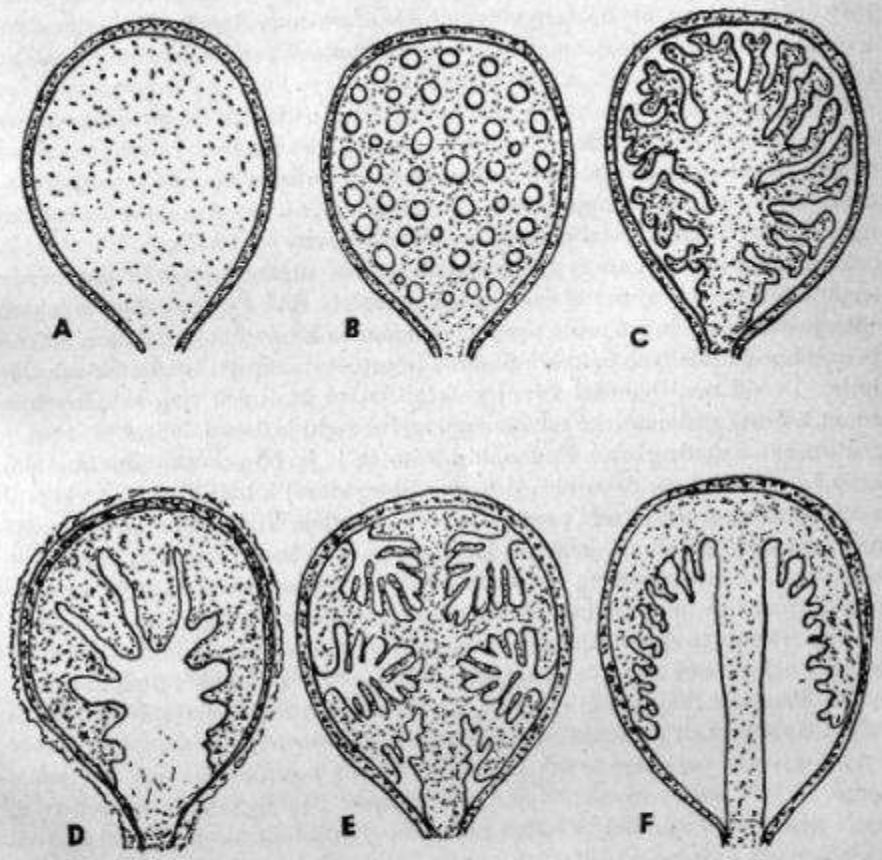
- На основании статизмоспории и ангиокарпии гастеромицеты противопоставлялись гименомицетам – *Agaricales* s. l. и *Aphyllophorales.* Была разработана достаточно подробная система таксона, в которой большое значение уделялось наличию и характеру закладки гимения.
- Выделялись две подгруппы:
- *Exogastrineae* (*Exogasteromycetidae*, *Hymenophorineae*) образуется истинный гимений

--*Phallales*, *Hysterangiales*, *Hymenogastrales*, *Gautieriales*, *Gastrosporiales*, *Podaxales*;

- *Endogastrineae* (*Endogasteromycetidae*, *Plectohymenineae*) базидии расположены одиночно либо пучками, по крайней мере на первых стадиях развития плодового тела

--*Lycoperdales*, *Melanogastrales*, *Sclerodermatales*, *Tulostomatales*, *Nidulariales*.

Типы развития глебы (Pilát, 1958)



1. Schematické znázornění vývoje plodnic břichatkovitých hub různých typů.

A. Typ stejnorodý čili homogenní. — B. Typ komůrkatý čili lakunosní. — C. Typ korálovitý čili koraloidní. — D. Typ obráceně korálovitý čili inversně koraloidní. — E. Typ mnohokloboukatý čili polypileátní. — F. Typ jednokloboukový čili monopileátní. Kreslil A. Pilát.

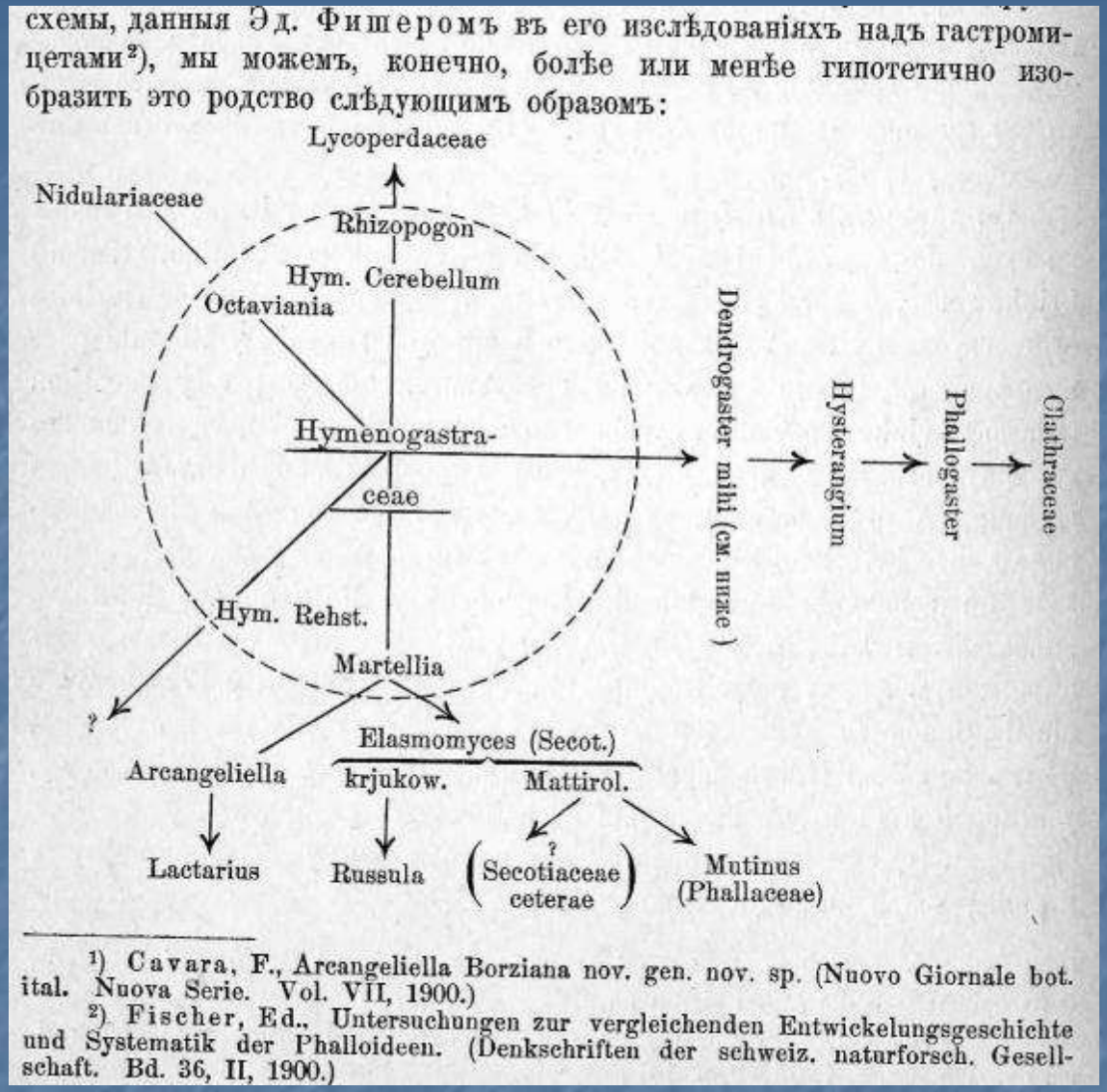
Evolutio carposomatum typorum diversorum Gasteromycetum modo schematico demonstrata.

A. Typus homogeneus. — B. Typus lacunosus. — C. Typus coralloideus. — D. Typus inverse coralloideus. — E. Typus polypileatus. — F. Typus monopileatus. A. Pilát del.

С применением все более совершенных методов исследований, а также открытием все бóльшего числа таксонов с промежуточными между гастеромицетами и шляпочными грибами признаками стали создаваться системы, в которых авторы пытались выводить один макротаксон из другого.

Отмечались переходы между *Gasteromycetes* и *Agaricales* s. l. через виды со смешанными признаками, образующими т. н. «серии».

Допускалась как возможность происхождения шляпочных от гастеромицетов, так и наоборот.

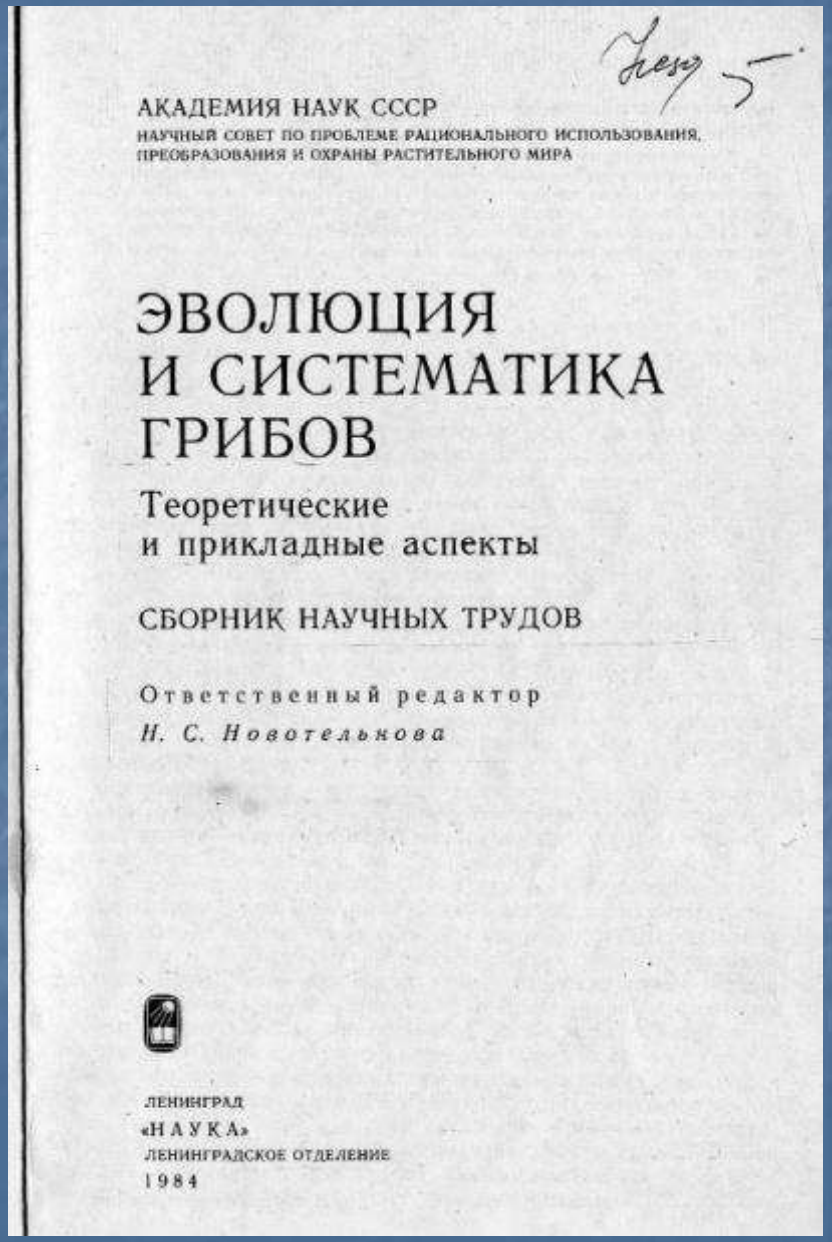


Ф. В. Бухгольц, 1902. Материалы к морфологии и систематике подземных грибов

Подробные обзоры систем базидиомицетов второй половины XX века, затрагивающих отношения гастеромицетов и *Agaricales* s. l., можно найти в:

-А. Е. Коваленко, 1984. Современные взгляды на филогенетические связи и систематику агариковых грибов

-Л. Ф. Горовой, 1990. Морфогенез пластинчатых грибов



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА ГРИБОВ

Теоретические и прикладные аспекты

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственный редактор
Н. С. Новотельнова

ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

в различных филогенетических построениях предлагались разнообразные и часто противоположные взгляды на взаимоотношения *Gasteromycetes*, *Agaricales* s. l. и/или *Aphyllophorales*:

1) происхождение *Agaricales* от *Gasteromycetes*;
2) происхождение некоторых *Gasteromycetes* (подгруппа *Exogastrineae*) от некоторых *Agaricales*;
3) происхождение некоторых *Agaricales* от *Gasteromycetes* и некоторых *Gasteromycetes* от *Agaricales*;
4) происхождение *Agaricales* частично от *Gasteromycetes* и частично от *Aphyllophorales;*
5) происхождение некоторых *Gasteromycetes* от *Aphyllophorales;*
6) происхождение *Gasteromycetes* частично от *Agaricales* и частично от *Aphyllophorales*.

Практически все возможные варианты!

Одна из предлагавшихся схем филогенетических связей высших базидиомицетов (по: Heim, 1971)

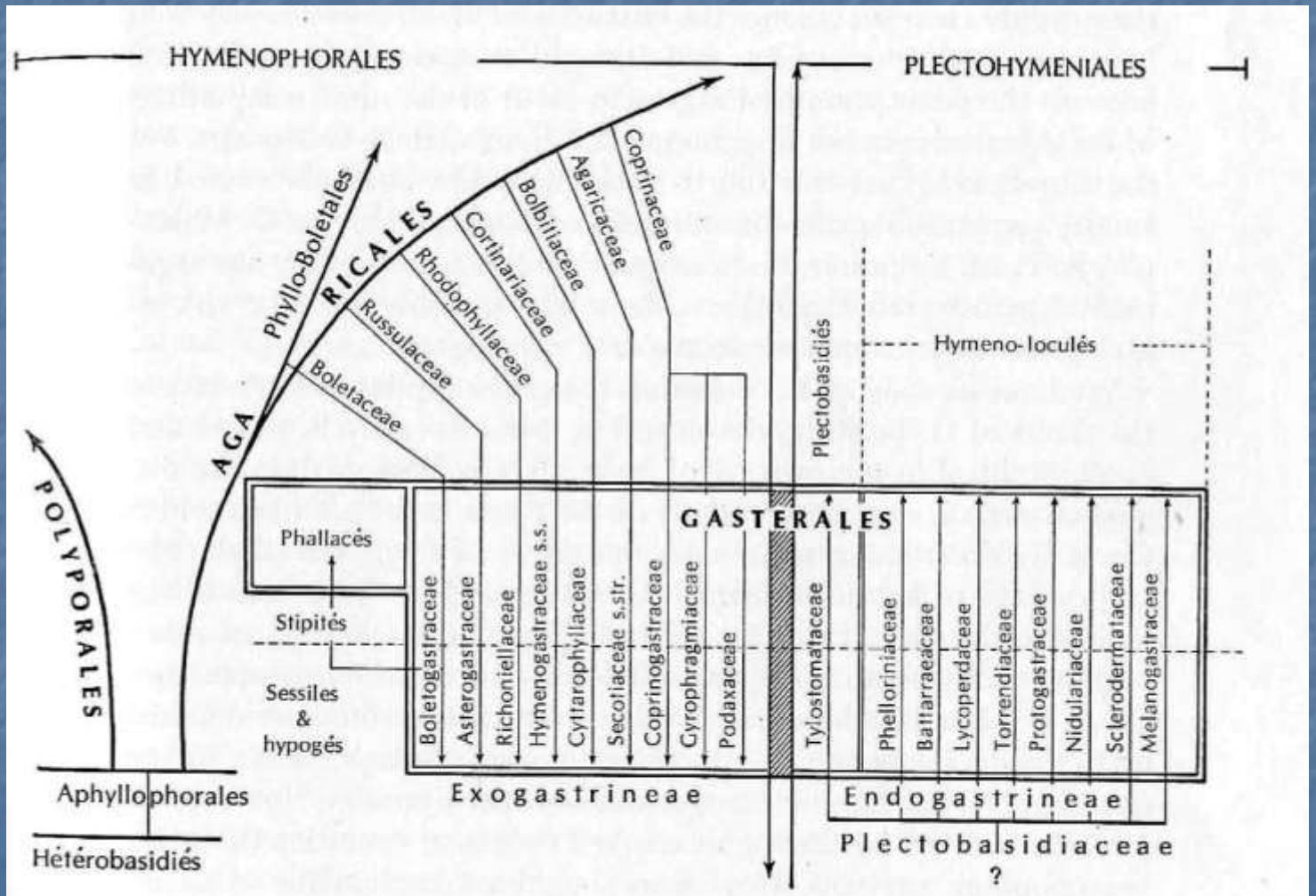


FIGURE 3. General phylogeny of the higher Basidiomycetes (after Malençon).

Дискуссии о взаимоотношениях *Gasteromycetes* и *Agaricales* велись сторонниками различных систем достаточно долго и с переменным успехом.

Наиболее известен в этом отношении спор двух крупных агарикологов XX в. – Р. Эйма и Р. Зингера. Изучая одни и те же переходные формы между гастеромицетами и агарикальными грибами, авторы пришли к противоположным выводам.

-Эйм выводил гастеромицеты подгруппы *Exogastrineae* из агарикальных (R. Heim, 1971. The interrelationships between the Agaricales and Gasteromycetes),

-Зингер считал агарикальные грибы производными от гастеромицетов (R. Singer, 1975. The Agaricales in modern taxonomy).

Аргументы ЗА и ПРОТИВ

R. Singer

- Покрывало:
- рудимент перидия гастеромицетов, не несущий в настоящее время функциональной нагрузки

R. Heim

- играет крайне важную роль в защите развивающегося гименофора от повреждения и от высыхания. Могло возникать неоднократно и независимо у представителей разных таксонов.

онтогенетические исследования подтверждают правоту Эйма и последователей

- невозможно использовать признаки покровных структур базидиомицетов для филогенетических построений (Reijnders, 1977)
- «*наименьшее значение в таксономическом плане имеют признаки развития и строения покровных структур, подверженных в значительной степени параллельной изменчивости во многих близкородственных и филогенетически отдаленных группах*» (Горовой, 1990)

Аргументы ЗА и ПРОТИВ

R. Singer

высокое таксономическое разнообразие агариковых грибов

- -подтверждает их филогенетическую молодость по отношению к относительно малочисленным гастеральным и секотиоидным (а также кантареллоидным): Kreisel, 1969

R. Heim

- -малочисленные гастеральные таксоны могли неоднократно отделяться от разных таксонов агарикальных грибов, приспосабливаясь к специфическим условиям (явление редукции)

Аргументы ЗА и ПРОТИВ

R. Singer

Гастеромицетация

- - атавизм, доказывающий происхождение агарикальных от гастеромицетов.

R. Heim

- - образование замкнутых базидиом *Panus tigrinus* (*Lentodium squamulosum*) вызывается мутацией рецессивного аллеля в одном локусе, что имеет значительные морфологические последствия (Hibbett et al., 1994).

онтогенетические доказательства происхождения гастеромицетов от агарикальных грибов (Reijnders, 1977):

– образование колумеллы (рудимента ножки) у подземных грибов говорит об их вторично упрощенном строении, т.к. при образовании подземных базидиом не несущая функциональной нагрузки ножка не могла возникнуть;

– невозможно возникновение базидии в ангиокарпных базидиомах;

– при условии первичности гастеромицетов баллистоспория должна была возникать неоднократно, что очень маловероятно для такого сложного механизма.

Вероятная схема возникновения гастероидных таксонов была представлена в работе «The secotioid syndrome» (Thiers, 1984).

Среди различных агарикоидных таксонов, адаптирующихся к засушливым местообитаниям, в разное время шел отбор форм с защищенным от высыхания гимением. Наиболее эффективной являлась фиксация на одной из ювенильных стадий развития плодового тела. Вместе с этим, за «экономической» ненадобностью, утрачивалась баллистоспория.

Harry D. Thiers

Примером таксонов на начальной стадии «гастеромицетации» могут служить т.н. секотиоидные базидиомицеты.

У ряда представителей *Agaricaceae,* помещаемых ранее в *Podaxales, Tulostomatales* и населяющих открытые местообитания (степи, пустыни) сохранилась истинная ножка, имеющая важное значение для поднятия спороносной части и распространения спор ветром. Утеря баллистоспории в ряде случаев вела к редукции ножки до

т. н. колумеллы, наблюдаемой у большинства гастеромицетов.

Гимений постепенно редуцировался до системы не связанных друг с другом полостей (лакун).

НО представители *Phallales*, *Nidulariales* мезофильны и объяснить происхождение этих таксонов адаптацией к ксерофильным условиям довольно сложно.

- Накопление фактов (морфологических, включая изучение онтогенеза и электронную микроскопию, а также биохимических) позволили поставить под сомнение самостоятельность и целостность самих макротаксонов базидиомицетов (*Agaricales*, *Aphyllophorales*, *Gasteromycetes*).

-«…*разделяющие линии между… тремя группами* (афиллофоровые, агариковые и гастеромицеты – прим. авт.), *которые не являются естественными таксонами, а имеют только практическое значение, очень неопределенные*…» (Reijnders, 1977);

-онтогенетический анализ 78 родов шляпочных грибов по 96 признакам выявил «*5 независимых случаев развития пластинчатых и 2 трубчатых гименофоров… Агарикоидный тип плодовых тел независимо возник как минимум в 3 группах из изученных родов. …ни одна из известных филогенетических схем не подтверждается с позиций проведенного анализа*» (Горовой, 2002).

Спор о взаимоотношениях макротаксонов как цельных единиц оказался в общем бесперспективен. «Хорошие времена» для систематиков закончились. Решающую роль в смене взглядов на систему грибов, малой частью которой являлись и гастеромицеты, сыграло внедрение молекулярно-генетических методов (геносистематики).

Одной из первых работ, в которой была предпринята попытка ревизии системы *Homobasidiomycetes* с помощью методов геносистематики, является статья Д. Хиббета и соавт. (Hibbett et al., 1997). В работе использованы данные секвенирования гена малой рибосомальной субъединицы 81 вида.

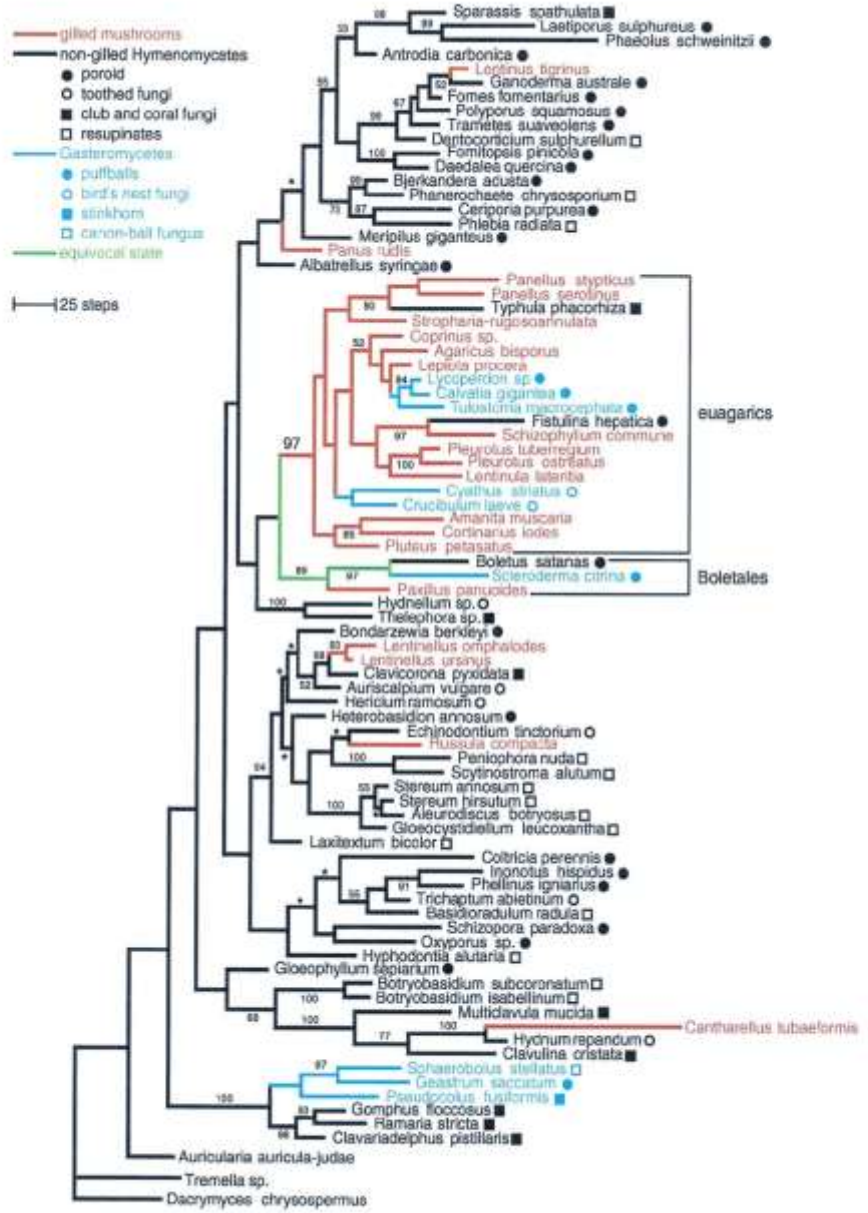


FIG. 1. Phylogeny of homobasidiomycetes inferred from nuc-ssu-rDNA and mt-ssu-rDNA sequences. One of 52 equally parsimonious trees. Branches with asterisks collapse in the strict consensus tree. Numbers by nodes are bootstrap frequencies (values <50% not shown). Branch colors represent morphological character state optimizations. Symbols by taxon names indicate specific fruiting body types of Gasteromycetes and nongilled Hymenomycetes.

В построенном филогенетическом древе показано родство *Scleroderma citrinum* и *Boletus satanas*; в одну группу попали *Sphaerobolus stellatus, Geastrum saccatum* и *Pseudocolus fusiformis*;

виды *Cyathus striatus* и *Crucibulum laeve*, *Tulostoma macrocephala*, *Calvatia gigantea* и *Lycoperdon* sp. соседствуют с агарикальными в общей группе «euagarics». На основании этого авторы предположили родственность данных групп, в которых шла дивергенция морфологических признаков.

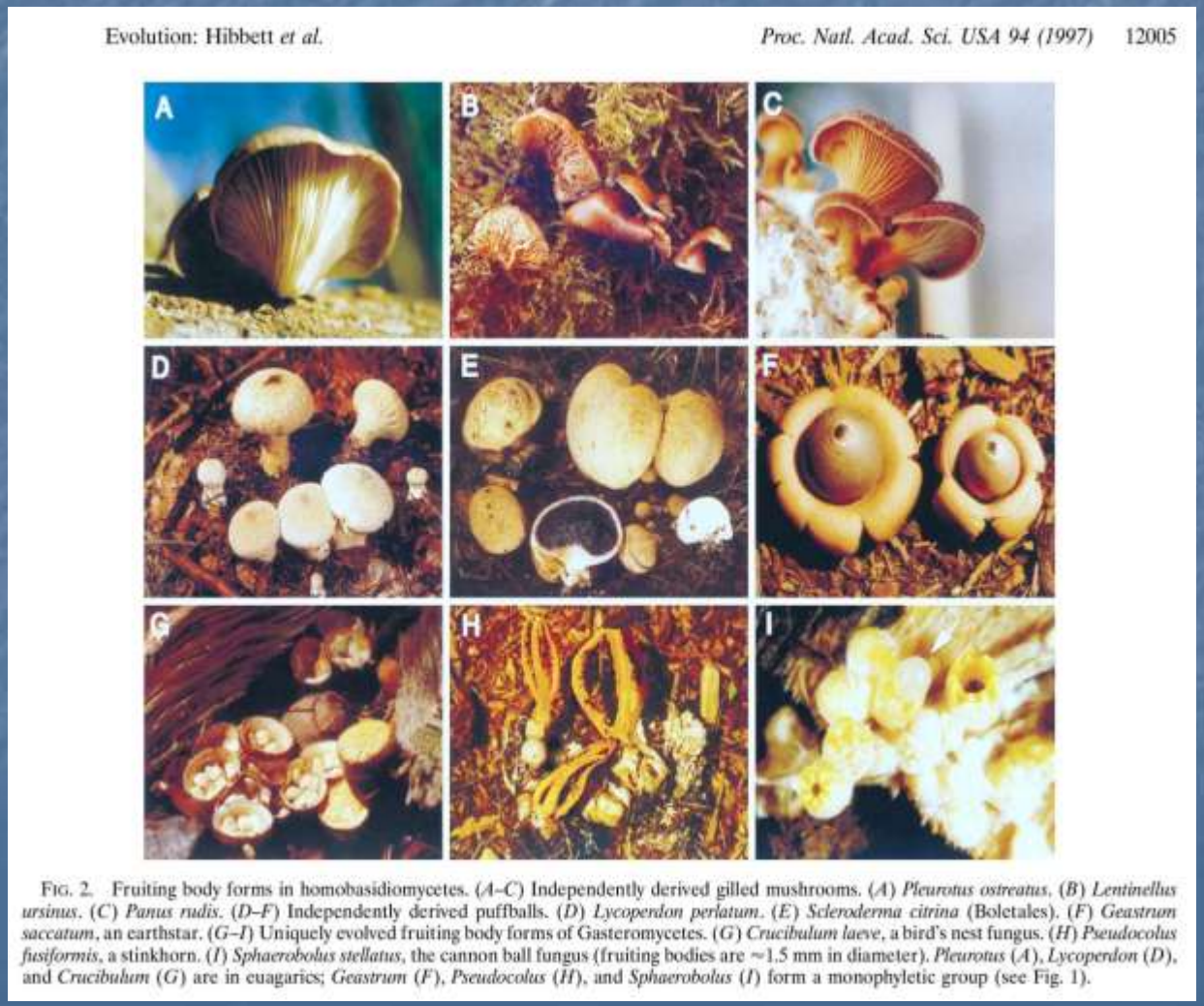


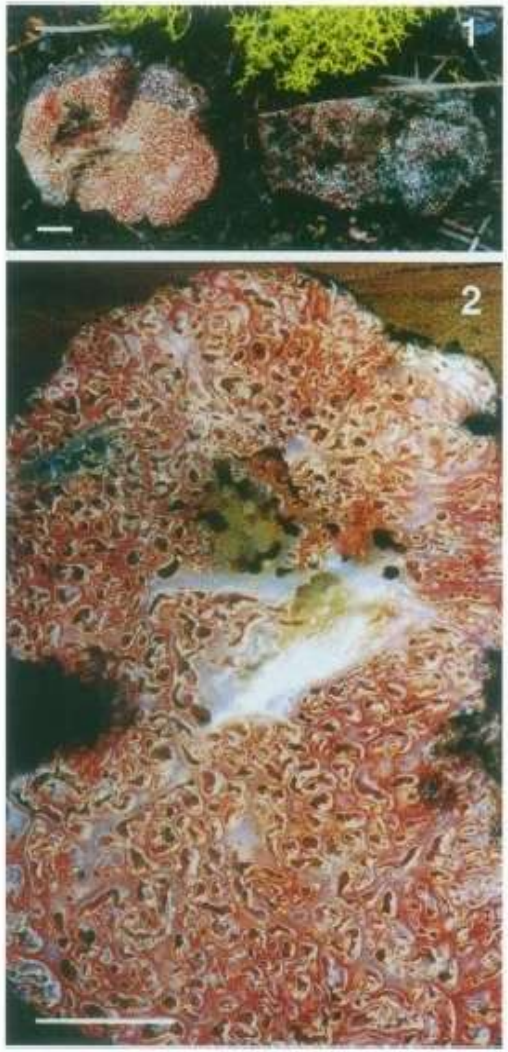
FIG. 2. Fruiting body forms in homobasidiomycetes. (*A–C*) Independently derived gilled mushrooms. (*A*) *Pleurotus ostreatus*. (*B*) *Lentinellus ursinus*. (*C*) *Panus rudis*. (*D–F*) Independently derived puffballs. (*D*) *Lycoperdon perlatum*. (*E*) *Scleroderma citrina* (Boletales). (*F*) *Geastrum saccatum*, an earthstar. (*G–I*) Uniquely evolved fruiting body forms of Gasteromycetes. (*G*) *Crucibulum laeve*, a bird's nest fungus. (*H*) *Pseudocolus fusiformis*, a stinkhorn. (*I*) *Sphaerobolus stellatus*, the cannon ball fungus (fruiting bodies are ~1.5 mm in diameter). *Pleurotus* (*A*), *Lycoperdon* (*D*), and *Crucibulum* (*G*) are in euagarics; *Geastrum* (*F*), *Pseudocolus* (*H*), and *Sphaerobolus* (*I*) form a monophyletic group (see Fig. 1).

В последующие годы число работ, посвященных молекулярной систематике грибов, росло лавинообразно (Hibbett and Binder, 2002; Moncalvo et al., 2003; Hibbett et al., 2007, и др.). В них с применением дополнительных участков генома в общем были подтверждены выводы о генетическом родстве таксонов, зачастую морфологически очень отличных друг от друга. Помимо изменений в макросистеме базидиомицетов, было сделано немало уточнений на видовом и родовом уровнях.

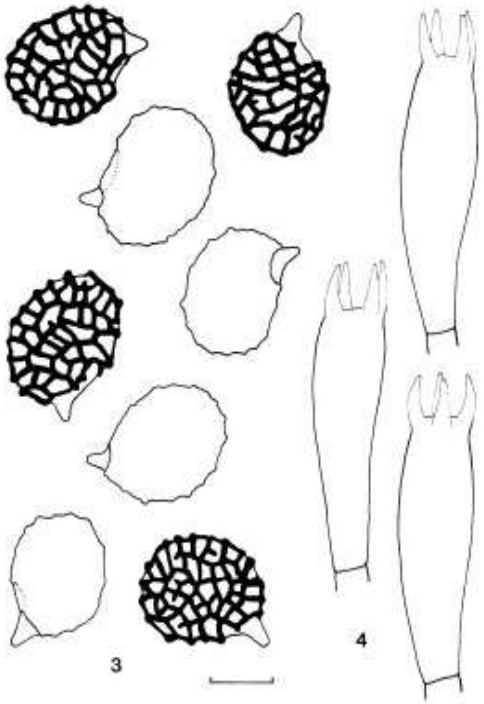
Отрицание значимости морфологических признаков приводило к достаточно неожиданным на наш взгляд заключениям.

Один из примеров публикаций, наглядно иллюстрирующих «молекулярный» подход в таксономии в чистом его виде:

Описание *Lactarius rubriviridis* с подземными гемиангиокарпными базидиомами (Desjardin, 2003).



FIGS. 1–2. Basidiomes of *Lactarius rubriviridis* (DED 7312, HOLOTYPE). Note the green stains on the outer surface of the basidiome on the right in FIG. 1. Note the red latex and green stains on the hymenophoral tissues in FIG. 2. Scale bars = 10 mm.



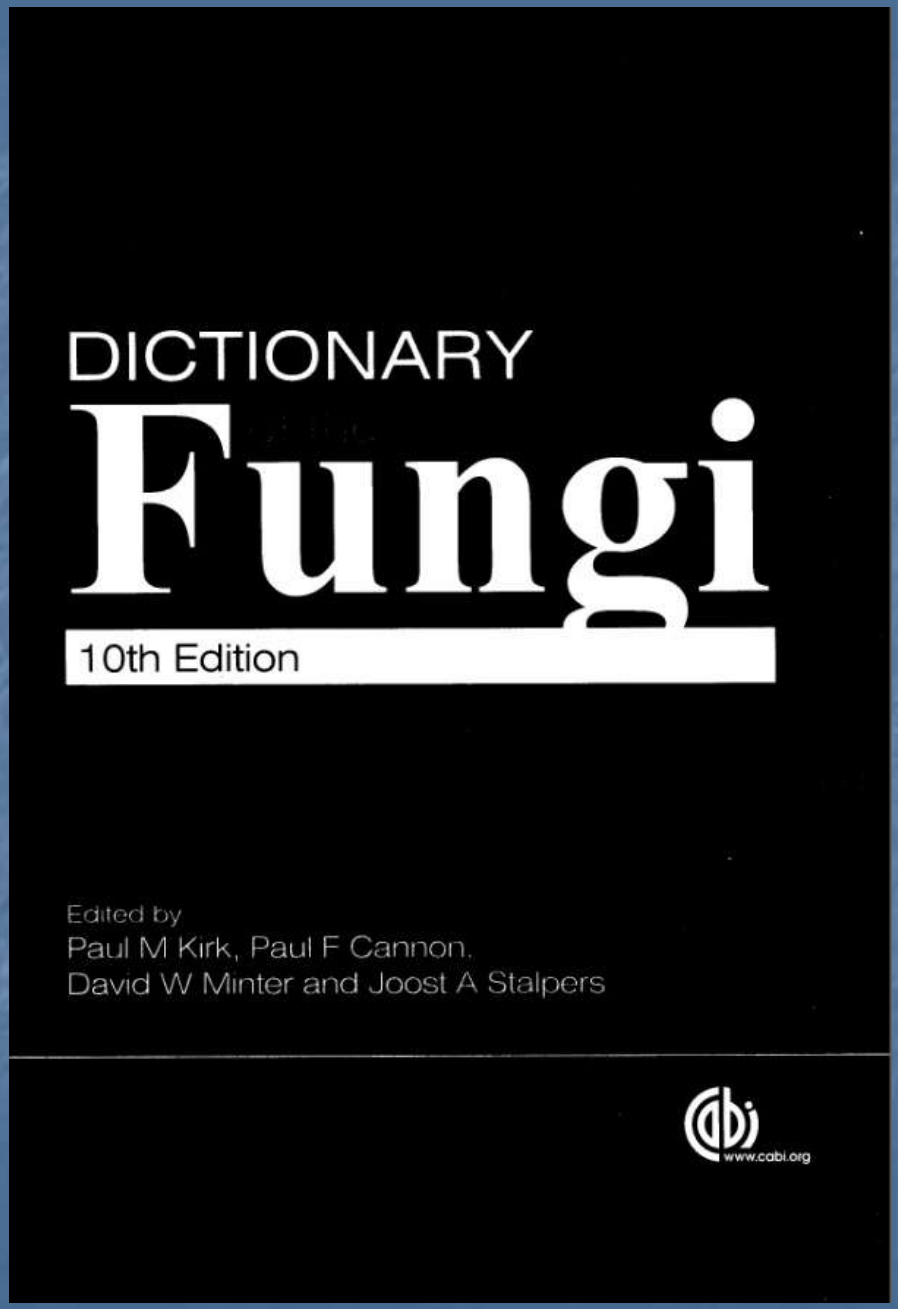
FIGS. 3–4. Micromorphological features of *Lactarius rubriviridis* (DED 7312, HOLOTYPE). 3. Basidiospores. 4. Basidia. Scale bars: 3 = 5 µm; 4 = 10 µm.

pered apex, projecting slightly beyond the basidia, hyaline or with orange globular contents. *Subhymenium* only slightly differentiated, of short-celled hyphae. *Hymenophoral trama* of densely compact, agglutinated hyphae, 3–10 µm diam, cylindrical to subcellular, hyaline in H_2O and KOH, red (dextrinoid) in Melzer's reagent; lactiferous hyphae abundant, contorted to strangulate, 3–5 (–10) mm diam, refractive, yellowish orange to tawny in KOH. *Columella* tissues similar to the hymenophoral trama. *Sphaerocysts* absent in all tissues. *Peridium* absent. *Clamp connections* absent.

Habit, habitat and distribution. Solitary to scattered, hypogeous, buried under needle duff of co-

Важным итогом исследований геносистематиков стала публикация 9-го, а вскоре и 10-го изданий Словаря грибов Айнсворта и Бисби (Kirk et al., 2001; Kirk et al., 2008).

Система грибов в этих изданиях претерпела революционные изменения, при этом «традиционным» морфологическим признакам, применявшимся ранее в систематике, придавалась ничтожно малая роль (особенно это заметно в 9-м издании Словаря).



Именно это вызвало большую волну критики в сторону «однобокой», строящейся на молекулярно-генетических данных, системы.

Здесь уместно привести высказывание А. Антонова (2006): «…*любое построенное дерево является лишь филогенетической гипотезой, с некоторой долей вероятности описывающей сходство первичных структур сопоставляемых семантид, но никак не видов организмов*».

Безусловно, идеальным выходом явилось бы создание некой консенсусной системы, учитывающей как данные генетики, так и морфологии.

В некоторых случаях получается найти морфологические признаки, коррелирующие с результатами секвенирования маркерных участков ДНК. Однако на макро-уровне создание такой системы маловероятно.

По всей видимости, 2 параллельные системы грибов будут существовать неопределенно долгое время.

1. «Молекулярно-генетическая» система, вероятно, более точно отражает естественные связи таксонов;

2. «Морфологическая» система имеет право на существование хотя бы по причине своей понятности и доступности. В практическом плане, в частности при определении того или иного образца, в большинстве случаев безусловно выигрывает морфологический подход.

«Поскольку в современных системах растений все более учитывается эволюционная история систематизируемых таксонов, которая по-разному освещается исследователями фенотипов и генотипов растений, речь может идти о параллельном существовании фено- (от «фенотип») и геносистематики (от «генотип») в рамках систематики sensu lato» (Антонов, 2002).

Какая же судьба постигла в настоящее время

Гастеромицеты

как таксономическую единицу?

Исчезли они подобно мамонтам или сохраняются сейчас в каком-либо виде?

Наиболее крупным таксономическим «наследником» гастеромицетов в современной системе базидиомицетов является подкласс *Phallomycetidae* (Hosaka et al., 2006).

Включает 3 порядка гастеромицетов: *Geastrales, Hysterangiales, Phallales*. Еще один порядок, *Gomphales*, содержит как гастероидные (*Gautieria*), так и не-гастероидные (*Gomphus, Ramaria, Clavariodelphus, Lentaria* и т.д.) рода.

Mycologia, 98(6), 2006, pp. 949–959.
© 2006 by The Mycological Society of America, Lawrence, KS 66044-8897

Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders

Kentaro Hosaka[1]
Department of Botany, The Field Museum, 1400 S. Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605-2496

Scott T. Bates
School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, Arizona 85287-4501

Ross E. Beever
Landcare Research, Private Bag 92170, Auckland, New Zealand

Michael A. Castellano
United States Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Forestry Sciences Laboratory, Corvallis, Oregon 97331

Wesley Colgan III
ADInstruments, 2205 Executive Circle, Colorado Springs, Colorado 80906

Laura S. Domínguez
Eduardo R. Nouhra
Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000, Córdoba, Argentina

József Geml
Institute of Arctic Biology, 311 Irving I Building, 902 N. Koyukuk Drive, University of Alaska at Fairbanks, Fairbanks, Alaska 99775-7000

Admir J. Giachini
SBW do Brasil Agrifloriculture Ltda., Rodovia SP 107, Km 32, Holambra, SP 13825-000, Brazil

S. Ray Kennney
National Institutes of Health, 9000 Rockville Pike, Bethesda, Maryland 20892

Nicholas B. Simpson
Ackert Hall 421, Division of Biology, Kansas State University, Manhattan, Kansas 66506

Joseph W. Spatafora
Department of Botany & Plant Pathology, Oregon State University, Corvallis, Oregon 97331

James M. Trappe
Department of Forest Science, Oregon State University, Corvallis, Oregon 97331

Abstract: Molecular phylogenetic analyses for the gomphoid-phalloid fungi were conducted based on the five gene dataset with extensive taxon sampling. The monophyly of the gomphoid-phalloid clade was strongly supported, and four well supported major subclades were recognized. Three of the four subclades were represented entirely by gastroid taxa, and only Gomphales contained both gastroid and non-gastroid taxa. While the gastroid morphology is derived from epigeous, nongastroid taxa in Gomphales, the topology of Phallales indicated that truffle-like form is an ancestral morphology of the stinkhorn fruiting bodies. Although basidiospore maturation occurs within the enclosed fruiting bodies of the stinkhorn, the elevation of the mature spore-producing tissue represents an independent origin of the stipe among Basidiomycota. Comparisons are made between previous and new classification schemes, which are based on the results of phylogenetic analyses. Based on the results of these analyses, a new subclass Phallomycetidae, and two new orders, Hysterangiales and Geastrales, are proposed.

Key words: *atp6*, *EF-1α*, homobasidiomycetes, rDNA, *RPB2*, systematics

INTRODUCTION

The gomphoid-phalloid clade comprises a group of fungi that exhibits a considerable breadth of both morphological and ecological diversity. The fruiting body morphology includes earthstars (Fig. 1u), stinkhorns (Figs. 1f–i), cannonball fungi (Fig. 1w), coral fungi (Fig. 1m), club fungi, gilled mushrooms, tooth fungi, resupinate fungi (Fig. 1p) and false truffles (Figs. 1a–c, j, k, o, v). Both ectomycorrhizal and saprobic taxa are represented. Because of its diversity traditional morphology-based taxonomy has classified the fungi of the gomphoid-phalloid clade into several distantly related orders, including Lycoperdales, Phallales, Nidulariales and Gomphales (Zeller 1949, Jülich 1981).

Review of previous classifications.—The traditional classifications (e.g. Zeller 1949, Donk 1964) differ dramatically with the new classification scheme proposed herein (Supplementary Fig. 1). Many members of the gomphoid-phalloid clade can be broadly classified as gastroid fungi (e.g. *Hysterangium*, *Geastrum* and *Phallus*). Gastroid fungi traditionally were assigned to Gasteromycetes, which are now known to be an artificial assemblage (Hibbett et al 1997). The spores of these fungi develop and mature within an

Accepted for publication 6 September 2006.
[1] Corresponding author. E-mail: khosaka@fieldmuseum.org

Нужно заметить, что вновь описанные в приводимой статье порядки *Geastrales* и *Hysterangiales* предлагались задолго до возникновения молекулярной систематики (Kreisel, 1969; Zeller, 1949), хоть и в несколько ином объеме.

Помимо выводов, важных для систематики, в статье подтверждается предположение о независимом происхождении фаллоидно-клатроидной формы плодового тела от гипогейных предков.

FIG. 1. Macro- and microscopic characters of the gomphoid-phalloid fungi. a–e. Hysterangiales clade. a. *Hysterangium*

Судьба остальных «порядков» Гастеромицетов гораздо более скромна.

- Большинство «растворилось» в огромном полиморфном семействе *Agaricaceae*:
- --Так произошло с частью *Lycoperdales* (*Lycoperdaceae, Mycenastraceae*), *Tulostomatales*, многими *Podaxales*.
- --Представители *Nidulariales* также включены в объем *Agaricaceae*, однако с достаточно низкой топологической поддержкой. Учитывая и крайне своеобразную морфологию нидуляриевых, вероятно восстановление упраздненного семейства *Nidulariaceae*.

- В ранге семейств порядков *Agaricales, Boletales, Russulales* сохранились *Phelloriniaceae, Hymenogastraceae, Rhizopogonaceae, Sclerodermataceae, Stephanosporaceae* и некоторые другие.

Подавляющее большинство гастероидных таксонов рассматриваются как молодые, произошедшие от шляпко-ножковых предков.

Для *Boletales*, однако, вероятна и противоположная схема.

Молекулярными методами показано, что гастероидные *Alpova* spp., *Melanogaster tuberiformis*, а также *Paragyrodon sphaerosporus* являются базальными таксонами в болетоидной кладе (Gribusha et al., 2001).

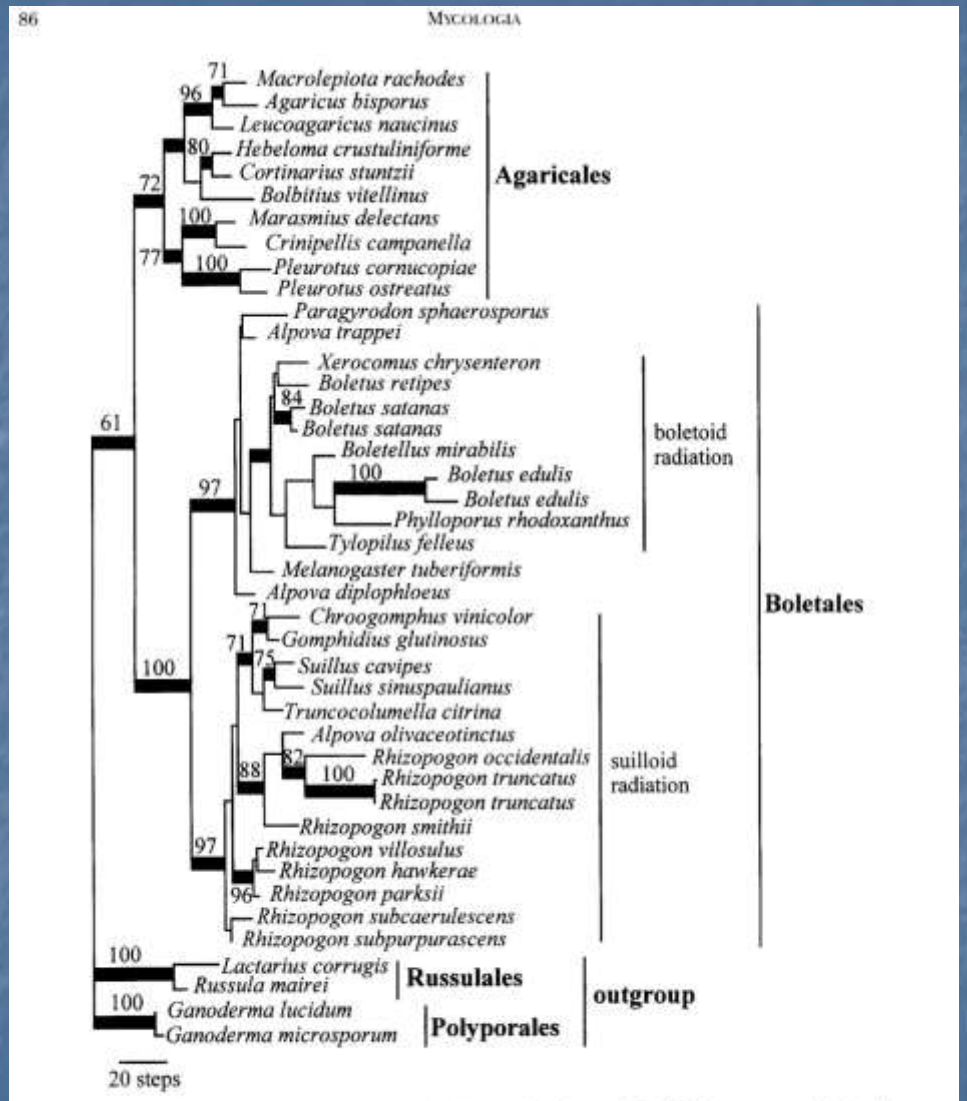


FIG. 2. One of 107 most parsimonious trees each of 866 steps based on nuc-LSU-rDNA sequence analysis (consistency index = 0.396, retention index = 0.684). The tree presented has the highest log likelihood value resulting from maximum likelihood analyses based on the Hasegawa-Kishino-Yano model. Bootstrap values above 60 are located at the appropriate internode. Branches that do not collapse in a strict consensus tree are indicated by thickened lines. Placement of species into boletoid and suilloid radiations follows Bruns et al (1998).

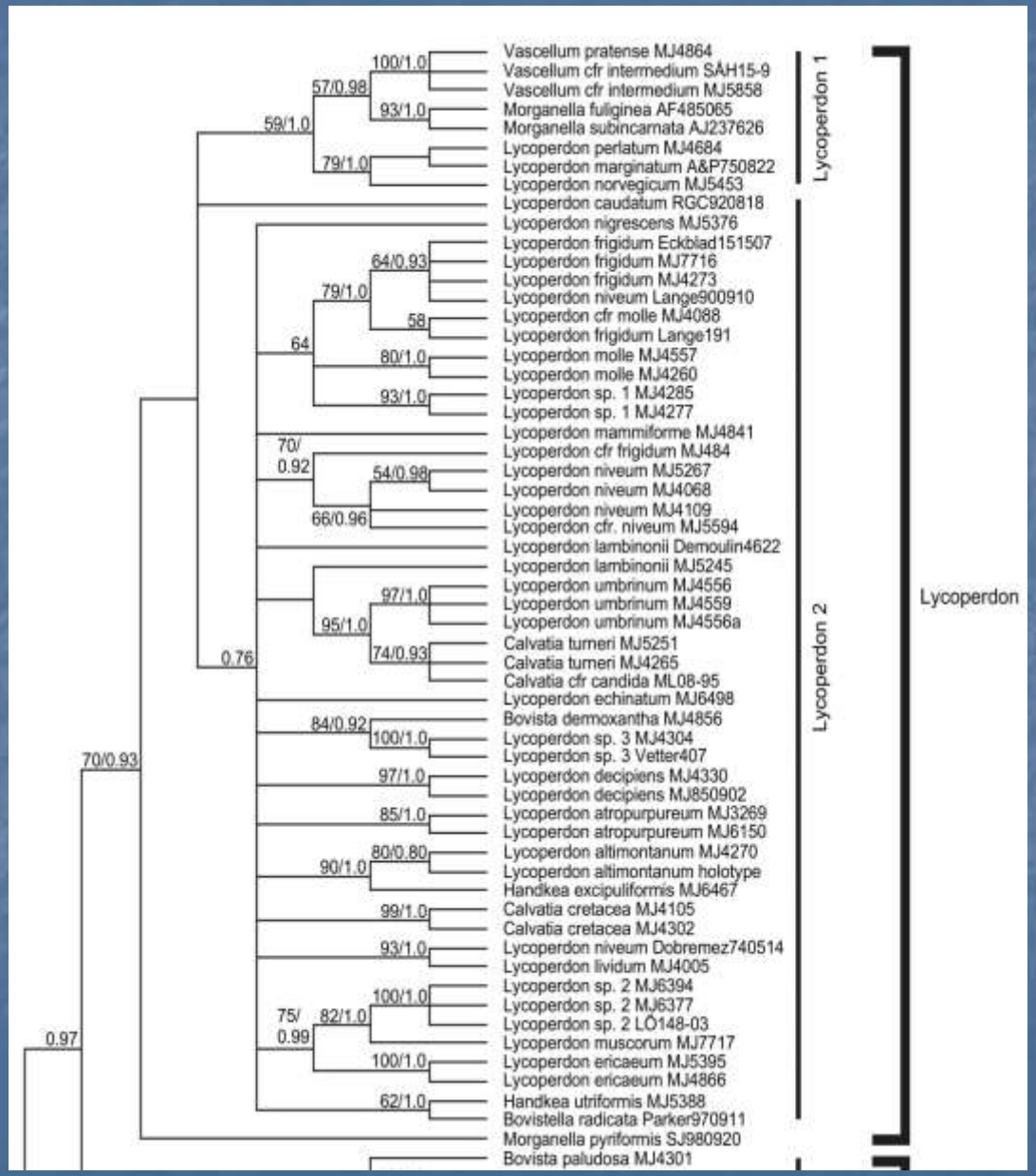
Изменения в понимании границ родов, вызванные молекулярно-генетическими исследованиями, можно показать на примере статьи, касающейся изучения филогенетических связей внутри бывшего *Lycoperdaceae* (Larsson and Jeppson, 2008).

Подтверждена состоятельность рода *Bovista*, а также деление его на подроды *Globaria* и *Bovista*.

«Ядро» рода *Calvatia* с типовым видом *Calvatia craniiformis* сохранило свою независимость, хоть некоторые представители (*Calvatia turneri, Calvatia cretacea, Handkea excipuliformis*) оказались в различных частях филогенетического дерева. Такая картина подтверждает взгляды морфологов на род *Calvatia* как на искусственный таксон (Zeller and Smith, 1964; Calonge and Martin, 1990; Kreisel, 1989, 1992; Lange, 1993).

Наиболее дискуссионные результаты получены по роду *Lycoperdon*

Основная проблема: в суб-кладу с типовым *Lycoperdon perlatum* попадает всего лишь 2 вида: *L. norvegicum* и *L. marginatum*. При этом данная суб-клада топологически ближе к представителям родов *Vascellum* и *Morganella*, нежели к большинству видов *Lycoperdon*.



Возможные решения проблемы:

1) сохранить рода *Vascellum, Morganella* и принять *Lycoperdon* s.str. с тремя видами. Остальные представители *Lycoperdon* в таком случае необходимо будет поместить в другой род/рода

Это предполагает создание большого числа новых названий, что крайне нежелательно.

2) объединить все виды *Lycoperdon*, попавшие в разные клады, в достаточно полиморфный *Lycoperdon* s.l.

минимизирует «информационный шум» от создания новых комбинаций (большинство таксонов просто вернулись к базионимам), однако упраздняет рода *Vascellum, Morganella*, *Bovistella,* хорошо обособленные морфологически и образующие отдельные суб-клады.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время очевидно, что такие признаки, как статизмоспория и ангиокарпия независимо возникали в различных эволюционных линиях базидиомицетов и не являются основанием для объединения гастероидных базидиомицетов в естественную группу

AGARICALES	**BOLETALES**	**RUSSULALES** ……
Lycoperdon	Scleroderma	Stephanospora
Cyathus	Gastrosporium	Macowanites
Tulostoma	Octaviania	

В то же время термин «гастеромицеты» («гастероидные базидиомицеты») имеет право на существование наряду с «агарикоидными» и «афиллофоровыми» грибами.

Это понятие существует уже не в плоскости систематики, а как жизненная форма, или биоморфа. Сохранение деления макромицетов на биоморфы оправдано хотя бы практическими соображениями. Идентификация макромицетов ведется по морфологическим признакам плодовых тел, соответственно определительные ключи необходимо строить на основании морфологии, а не на молекулярных данных.

Жизненная форма в значительной мере коррелирует и с экологией («афиллофоровые» в подавляющем большинстве — ксилосапротрофы и паразиты растений, «агарикоидные» и «гастеромицеты» — сапротрофы и микоризообразователи), что также оправдывает сохраняющееся разделение микологов на афиллофорологов, агарикологов, гастеромицетологов.

термин «гастеромицеты» коренным образом изменил свое значение

Макро**таксон** *Gasteromycetes* (*Gasteromicetiidae*) преобразился в **экобиоморфу**.

Эта экобиоморфа распространена преимущественно в аридных травяных (*Tulostomataceae, Lycoperdaceae, Geastraceae*), лесных средиземноморского типа (Hypogaei, *Sclerodermataceae, Geastraceae*) и тропических (Hypogaei, *Nidulariaceae, Sclerodermataceae, Phallaceae*) экосистемах.

Лесные таксоны с гипогейными плодовыми телами преимущественно являются микоризообразователями, подавляющее же большинство относится к различным вариантам сапротрофов (гумусовые, подстилочные, ксилосапротрофы).

Гастеромицетацию мы вслед за Тирсом (Thiers, 1984) объясняем необходимостью приспособления к ксерофильным условиям.

В эволюции *Phallales*, напротив, реализовалась возможность максимально быстрого развития плодового тела. Быстрый вынос глебы с уже зрелыми спорами и привлечение насекомых для распространения спор позволяет «втиснуть» процесс спороношения между частыми тропическими ливнями.

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!