

Раздел 1

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА

АДАПТАЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ АФИЛЛОФОРОИДНЫХ ГРИБОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЭВОЛЮЦИОННОГО УРОВНЯ ТАКСОНА

Бондарцева М. А.

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2*

Подходы в изучении происхождения и классификации грибов на разных этапах определялись уровнем технической оснащённости и господствующими филогенетическими концепциями. Основой первых классификаций была физиономичность плодовых тел, которые воспринимались как «гриб» в целом. Таксоны в системе Фриза (Fries, 1821, 1828, 1874) выделялись по форме плодового тела, гименофора, окраске и консистенции трамы. Развитие микроскопической (и электронномикроскопической) техники, использование биологических методов значительно расширило круг таксономических характеристик. Систематика осталась в основном морфологической, но ведущее значение приобрели микроскопические признаки (параметры спор, базидий и стерильных элементов гимения, типов гифальных систем, для макротаксонов — тип миецелиальных септ). Ставшие популярными в последние годы методы молекулярной биологии, в частности, секвенирования, порой подтверждают таксономические выводы морфологов, но иногда приходят с ними в противоречие, которое не всегда получает однозначное объяснение. Таким образом, расширение арсенала используемых методов значительно продвинуло общий уровень знаний о строении грибов, но пока не решило основного вопроса систематики — нахождения надежных критериев при выделении таксонов разного ранга. Особенно это касается макротаксонов, начиная от уровня семейств и выше, поскольку картина повышения эволюционного уровня часто затемняется наличием явлений параллелизма развития и конвергенции. В систематике снова стала актуальной

проблема значения физиономических признаков (макро- и микроскопических) — в какой мере они могут служить показателями филогенетического родства таксонов. Оценка особенностей строения грибов с позиций адаптационных функций помогает найти ответ на вопрос о родственном или конвергентном характере сходства. Некоторые макро- и большая часть микроскопических признаков базидиом (параметры спор, базидий и др.) инертны по отношению к качеству субстрата и изменяющейся среде, поэтому их можно рассматривать, как показатели филогенетического родства. Форма плодового тела, форма гименофора, консистенция ткани и др. вырабатывались как адаптационные свойства, способствующие наилучшему выживанию и расселению гриба в конкретных условиях обитания. Именно эта группа признаков служит материалом для конвергенции таксонов, не связанных непосредственным родством, что подтверждается различиями в строении их экологически инертных структур. Однако выработка адаптивных черт происходит на материале определенной наследственности, поэтому для каждого таксона (от вида и выше) существуют исторически обусловленные пределы пластичности организмов, которые Друде (Drude, 1887, 1928) назвал «модусом приспособляемости». Поэтому в природных экосистемах сосуществуют рядом столь различные жизненные формы. Сравнительный анализ экологически инертных и адаптационных макро- и микроморфологических признаков позволяет наметить основные линии эволюции грибов, которые могут быть материалом для подтверждения молекулярными методами.

ТЕНДЕНЦИИ КЛАССИФИКАЦИИ КОНИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ

Андреанова Т. В.

*Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
Украина, 01601, Киев, Терещенковская, д. 2*

Традиционно большая группа конидиальных грибов (Deuteromycotina, Deuteromycetes, Fungi Imperfecti, аскесуальные, митоспоровые грибы) объединяет организмы, распространяющиеся пропадаулами, сформировавшимися из клеток, в которых не происходил

мейоз. В последнем, 9-ом издании «Dictionary of the Fungi» (Kirk et al., 2001) эта группа получила официальное название «анаморфные грибы», основанное на терминологии морф и напоминающее, что конидиальные грибы различают, в первую очередь, по мор-

фологическим, и лишь затем по морфогенетическим признакам, а также подчеркивающее, что многие из них являются плеоморфными организмами (Hennebert, 1987; Seifert, Samuels, 2000). В последние годы конидиальные грибы не признаются реальной обособленной таксономической единицей и не имеют места в природной филогенетической классификации. Развивается тенденция к сближению формальной группы анаморфных грибов с их мейотическими стадиями — телеоморфами, или возможными близкородственными аскомицетами и базидиомицетами, что проявляется в попытках разместить анаморфы в системе телеоморф (Hawksworth et al., 1995). Сложности интеграции связаны с тем, что среди конидиальных грибов есть морфы, являющиеся частью жизненного цикла имеющих мейоз голоморф, а также морфы, которые представляют собой независимые клональные (митотические) популяции, которые дивергировали от мейотических грибов. Использование данных молекулярно-филогенетических исследований позволило установить достаточное число связей между анаморфами и телеоморфами, связав их в единое целое, и позволило подавать, руководствуясь новым Кодексом ботанической номенклатуры (Greuter et al., 2000), под

латинским биномиальным названием телеоморфы весь плеоморфный организм. Однако, молекулярно-генетические исследования ряда родов и отдельных видов (*Colletotrichum*, *Fusarium*, *Gloeosporium*, гифомицетные анаморфы аскомицетного рода *Mycosphaerella* и др.) свидетельствуют о сложности введения морфологически близких анаморф в филогенетическую систему телеоморф (Sutoon, 1992; Rossmann et al., 1999; Seifert, Samuels, 2000; Crous et al., 2001). Известно, что одна пятая всех описанных грибов являются клональными популяциями (Jacobson, Fisher, 1999). Большое число названий и морф, которыми должны оперировать исследователи, обуславливают принятие в последнем издании «Dictionary of the Fungi» традиционных морфологических групп анаморфных грибов: *Hyphomycetes*, *Agonomycetes*, *Coelomycetes* (Kirk et al., 2001). Накопление данных о филогенетических связях независимо эволюционировавших анаморф, которые утратили связи с телеоморфами, обуславливает разработку классификационной системы для этой группы грибов, учитывающей не только плеоморфизм строения конидиом и конидий, типы формирования конидий из конидиогенных клеток, но и отдаленные связи с достаточно отдаленными телеоморфами.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ ПИРЕНОМИЦЕТОВ

Черепанова Н. П.

Санкт-Петербургский Государственный Университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9

В таксономии пиреномицетов большое внимание уделяется внешнему и внутреннему строению перитециев, отличающихся большим разнообразием.

Усложнения в организации перитециев проявляются в различных таксономических группах, находящихся на разных уровнях эволюционного развития. Анализ строения перитециев позволил наметить пути их постепенного развития и высказать предположения об их возможных эволюционных связях.

Исходным типом можно считать перитеции одиночные, поверхностно расположенные, с гладкой многослойной оболочкой. Усложнение организации одиночных перитециев может идти в разных направлениях. Одно из них связано с изменением их формы в результате удлинения выводного канала, длина которого может быть различной, вплоть до превышающей диаметр самого перитеция. (*Ceratocystis*, *Ceratosphaeria*, *Melanospora* и др.). Другое направление связано с возникновением на поверхности перитециев различного рода структур — придатков, щетинок, волосков, представляющих собой выросты клеток наружных слоев перидия (*Herpotrichia*, *Lasio-sphaeria*, *Delitschia* и др.) Наибольшей дифференциации достигают придатки у видов сем. *Chaetomiaceae* (*Ascotricha*, *Lophotrichus*, *Chaetomium*).

Скученные перитеции часто бывают объединены субкулюмом, который можно рассматривать как первый шаг на пути формирования стромы (*Chaetosphaeria*, *Lasio-sphaeria* и др.). Далее такой субкулюм уплотняется, становится плотной тканью, превращаясь в даль-

нейшем в строму. В простейшем случае в образовавшейся строме перитеции вначале погружены в нее лишь основанием. Позднее, у большинства строматических пиреномицетов перитеции оказываются полностью погруженными в ткань стромы, выступая на поверхность только устьищем. Однако, развитие самой стромы в разных группах грибов происходит по-разному. У одних форм стромы выносятся на поверхность ткани растения-хозяина (*Epichloe*), у других поверхностная строма имеет тенденцию приподниматься над субстратом и даже ветвиться, приобретая деревянистую консистенцию (*Daldinia*, *Hypoxylon*, *Hypocrea*, *Xylaria* и др.). Этот тип стромы может быть назван ксилариоидным, в ее образовании участвуют только гифы гриба. Такая же тенденция наблюдается у *Claviceps*, *Cordiceps*, однако здесь это достигается формированием дополнительной структуры в виде стерильной ножки (клявицепитоидный тип стромы).

Другое направление связано с развитием погруженной в субстрат самой стромы. У грибов, развивающихся на травянистых растениях, строма погружена в субстрат и сохраняется под покровами эпидермиса, сливаясь с ним (филахороидная строма — *Phyllachora*). У строматических пиреномицетов, связанных с древесным растением, различают два типа стромы — вальсоидную (в ее образовании участвует не только гриб, но и поврежденные ткани растения-хозяина — *Valsa*, *Eutypella* и др.) и диатрипоидную (*Diaporthe* и др.). Рассмотрены предполагаемые взаимосвязи в строении перитециев этой группы грибов.

К ВОПРОСУ ОБ ОМОНИМИИ МИКОЛОГИЧЕСКИХ, ЗООЛОГИЧЕСКИХ И БОТАНИЧЕСКИХ ТАКСОНОВ

Дунаев Е. А., Барсукова Т. Н.

Зоологический музей МГУ
103009, Москва, ул. Б. Никитская, д. 6
Биологический факультет МГУ
119899, Москва, Ленинские горы, МГУ

В последние годы активно дискутируется вопрос о разработке единого для ботаников, бактериологов и зоологов свода правил по образованию и употреблению таксонов живых организмов, что способствовало бы восстановлению биологических традиций, утраченных еще в XIX в. (микологи, как известно, работают по ботаническому кодексу номенклатуры). К этому подталкивает, в том числе, и развитие современных технологий, приведшее к существованию множества разного рода виртуальных баз данных со списками пригодных названий растений, грибов и животных (в частности, «Species 2000»). Несмотря на явную невозможность достижения в настоящее время терминологического и номенклатурного единообразия по всем царствам природы, начало биологической унификации таксонов положено в форме составления зоологами «Биокода», отвергнутого, правда, систематиками растений на XVI Международном ботаническом конгрессе в 1999 г. Тем не менее, тенденции развития современной биологической науки определяются рациональной классификацией, основной функцией которой является извлечение продуктивной информации удобными способами. Именно этим продиктовано как создание регистра новых названий таксонов бактериологами, так и пока небесспорные шаги по составлению и принятию по частям списков названий животных в четвертом изда-

нии Кодекса зоологической номенклатуры (2000). Научная общественность, таким образом, предпринимает заметные усилия для достижения большей номенклатурной стабильности.

Определенную роль (как минимум, историческую) в этом может сыграть не регламентируемая в настоящее время номенклатурными законами процедура изыскания и обнародования омонимов таксонов, относящихся к разным царствам. Ниже приводится пять пар омонимичных названий, выявленных в процессе работы с монографическими сводками по разным группам грибов, растений и животных.

1. Грибовик (жук-стафилин) *Oxyporus* Fabricius, 1775
I афиллофоровый базидиомицет *Oxyporus* (H. Bourdot et A. Galzin, 1925) M. A. Donk, 1933.

2. Щелелистник *Schizophyllum* E. M. Fries, 1815 (из группы трутовых грибов) I подрод печеночных мхов *Schizophyllum* K. Mull., 1912.

3. Чесночница (земноводное) *Scutigera* Theobald, 1868 афиллофоровый базидиомицет *Scutigera* Murrill, 1903.

4. Насекомое-богомол *Empusa* J. C. W. Illiger, 1798 энтомофторовый зигомицет *Empusa* F. J. Cohn, 1855 (= *Entomophthora* J. B. G. W. Fresenius).

5. Афиллофоровый базидиомицет *Gloeophyllum* P. Karsten, 1882 зеленая водоросль *Gloeophyllum* Korshchikov, 1953.

ВИДЫ РОДА *ALTERNARIA* NEES В РОССИИ

Ганнибал Ф. Б.

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7-9

Alternaria Nees — широко распространённый и морфологически разнообразный род грибов семейства Dematiaceae. Многие его представители являются патогенами сельскохозяйственных культур. Несмотря на уже длительную историю изучения рода, до настоящего времени сохраняются различные взгляды на его границы и объем. Ранее систематически близкие виды были разделены между родами *Alternaria* и *Macrosporium* Fries. В 1969 г. название *Macrosporium* было упразднено, а название рода *Alternaria* принято как основное (Лёвкина, 1984).

В последние годы род *Alternaria* подвергся основательной ревизии. К настоящему времени описано более сотни видов *Alternaria*, хотя далеко не все диагнозы признаны и цитируются (Rotem, 1994).

О видах *Alternaria*, встречающихся на территории бывшего СССР некоторое представление можно получить из определителя Н. М. Пидопличко (1977), однако в этой работе места обнаружения указаны при-

близительно и не для всех видов.

Наиболее полный список видов рода *Alternaria* составлен Л. Н. Егоровой для Дальнего Востока РФ. Всего в этом регионе зарегистрировано 43 вида рода. Кроме того, еще 7 видов считаются недостаточно исследованными и нуждающимися в дальнейшем изучении. Здесь виды рода *Alternaria* паразитируют на сосудистых растениях 72 видов, относимых к 47 родам и 20 семействам. Наиболее поражаются альтернариозами представители семейств Asteraceae, Brassicaceae, Solanaceae (Егорова, 1999). Однако виды, обозначенные в работе как *A. citri* Ellis et N. Pierce, *A. mali* Roberts, *A. longipes* (Ellis et Everh.) Mason сейчас принято считать специализированными формами единого вида *A. alternata* (Fries) Kiessler (Rotem, 1994).

В гербарии ВНИИ защиты растений хранятся образцы ещё трёх видов, не указанных для микофлоры Дальнего Востока. Сейчас проводится уточнение их видовой принадлежности.

В некоторых новых работах микологов отмечают находки на территории РФ отдельных видов *Alternaria*, не указанных в вышеперечисленных источниках. Так, например, в списке видов грибов Российской Арктики (1999) приводится *A. saponariae* (Peck) Neerg.

Предварительный анализ существующих литературных и некоторых гербарных материалов, в том числе из крупнейших коллекций ВИЗР и БИН РАН, позволяют говорить приблизительно о 50 видах рода *Alternaria* в составе микофлоры страны.

Литература

1. Грибы Российской Арктики. / И. В. Каратыгин и др. — СПб.: Издательство СПбГХФА, 1999. — 212 с.
2. Егорова Л. Н. Род *Alternaria* и близкие к нему гифомицеты с Дальнего Востока России. // Микология и фитопатология. Т. 33, вып. 1, 1999. — С. 13-18.
3. Лёвкина Л. М. Таксономия рода *Alternaria*. // Микология и фитопатология. Т. 18, вып. 1, 1984. — С. 80-86.
4. Пидопличко Н. М. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель. Т. 2. — Киев: Наукова Думка, 1977. — 300 с.
5. Rotem J. The genus *Alternaria*. Biology, epidemiology and pathogenicity. Minesota: APS Press, 1994. — 326 p.

ОСНОВНЫЕ МОДУСЫ ЭВОЛЮЦИИ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ: ДИВЕРГЕНЦИЯ, ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ И КОНВЕРГЕНЦИЯ

Горовой Л. Ф.

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины
Украина, 03143, Киев, ул. Заболотного, д. 148

При анализе филогенетических отношений отдельных групп шляпочных грибов и при разработке таксономических схем используются в основном признаки плодовых тел. Такие построения базируются на сходстве признаков. Важным моментом в такой работе является определение природы сходства признаков — обусловлено ли сходство близким родством или же возникло в результате конвергенции и параллелизмов в развитии. Эти модусы эволюции плодовых тел высших базидиомицетов изучены слабо.

Работа была посвящена изучению этих процессов у шляпочных грибов. Был проведен филогенетический анализ 96 признаков у представителей 78 родов грибов из разных систематических групп. Основным методом определения природы сходства отдельных признаков было изучение морфогенеза плодовых тел от зачаточных стадий до спороносных карпофоров.

В результате удалось показать, что у шляпочных грибов явления конвергенции и параллелизмов в развитии могут затрагивать все группы признаков плодовых тел. В частности, было установлено 5 независимых случаев развития пластинчатых и 2 трубчатых гименофоров. Левгимениальный тип гименофора возник независимо в 2 группах пластинчатых грибов. Агарико-

идный тип плодовых тел независимо возник как минимум в 3 группах из изученных родов.

Параллелизмы в развитии охватывают весь комплекс морфогенетических признаков. Основными тенденциями в эволюционном процессе разных групп шляпочных грибов были переход от диффузного типа развития плодовых тел к концентрированному, от экзогенной закладки гименофора к эндогенной, от образования складок гименофора за счет давления в гимениальном слое до образования специализированного матричного слоя.

Для изученной группы шляпочных грибов характерна мозаичность в развитии отдельных признаков, что говорит о значительной степени независимости эволюции отдельных структурных комплексов плодовых тел.

Полученные материалы позволяют по-новому посмотреть на филогенетические связи между отдельными группами шляпочных грибов. Ни одна из известных филогенетических схем не подтверждается с позиций проведенного морфогенетического анализа признаков. Опыт проведенной работы позволяет говорить о большом значении такого анализа для изучения эволюции шляпочных грибов и построения филогенетической системы.

РОД *RAMARIA* НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

Говорова О. К.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, пр. столетия Владивостоку, д. 159

Род *Ramaria* на Дальнем Востоке представлен значительным видовым разнообразием, не отмеченным ни в одном из регионов России. В результате обработки гербария, собранного в Магаданской, Камчатской, Сахалинской, Амурской областях, Хабаровском и Приморском краях, нам удалось выявить 60 видов, из которых 39 являются новыми для России.

За основу в нашей работе было принято деление на подроды, разработанное Э. Корнером (Corner, 1970) и дополненное другими исследователями (Marr,

Stuntz, 1973). Оценка видовых характеристик построена на работах Р. Петерсена, который внес значительный вклад в развитие систематики рода. Он осуществил полные ревизии подродов *Lentoramaria* и *Echinoramaria* (Petersen, 1975, 1981) и частично — подродов *Ramaria* и *Laeticolora* (Petersen, 1983, 1986, 1989 и др.).

Большая часть дальневосточных видов подрода *Echinoramaria* обитает на подстилке под хвойными и только некоторые [*R. cokeri* R. H. Petersen, *R. decurrens* (Pers.) R. H. Petersen, *R. americana* (Corner) R. H. Petersen] — на по-

чве или подстилке под листовыми породами. Одним из важных диагностических признаков подрода являются характер расположения гимения (амфигенный, унилатеральный) и изменение цвета базидиом в процессе сбора. Например, все плодовое тело или только ножка могут становиться коричневыми (*R. cokeri*) или сине-зелеными [*R. abietina* (Pers.: Fr.) Quel., *R. glaucaromatica* R. H. Petersen]. Из 12 видов подрода — 9 зарегистрировано в России впервые. Наиболее редкий из них — *R. americana*, обнаруженный нами дважды в заповеднике «Кедровая Падь». По данным микологов (Coker, 1923; Petersen, 1981) имеется только несколько образцов, собранных в 1915-1919 гг. в США (Нью-Йорк).

Субстратом для видов подрода *Lentoramaria* служит древесина и очень редко — подстилка и почва [*R. suecica* (Fr.: Fr.) Donk, *R. gracilis* (Pers.: Fr.) Quel.]. Два таксона [*R. stricta* (Pers.: Fr.) Quel., *R. apiculata* (Fr.: Fr.) Donk] наиболее часто встречаются во всех лесных массивах региона, более редкий гриб *R. rubella* — указывается нами впервые для России. Определение видов подрода в основном базируется на строении ризоморф (мономитические, димитические) и изменении их цвета в растворе КОН. Большое внешнее сходство с

видами подрода имеют *Lentaria pinicola* (Burt) R. H. Petersen и *L. soluta* (P. Karst.) Pilat, но микроскопически они хорошо отличаются гладкой оболочкой спор.

Грибы подродов *Ramaria* и *Laeticolora* (43 вида) — предпочитают широколиственные и хвойно-широколиственные леса неморального пояса, но особенно богаты ими приморские дубняки, где они растут на почве и часто образуют микоризу. Отличаются от представителей других подродов яркими и разнообразно окрашенными базидиомами. Как макро- (цвет всех частей плодового тела, форма ножки и вершин, наличие ответвлений у основания, способность изменять цвет в процессе сбора, констинтенция мякоти), так и микроскопические (строение экзоспория, размеры спор, наличие пряжек на базидиях и гифах) признаки играют огромную роль при диагностике. Значительно облегчают определение подробные описания и фотографирование свежего материала, что и было нами проведено для каждого объекта. 29 видов приводятся впервые для России. Все таксоны редкие, часто имеют только одно местонахождение. *Ramaria pulcherrima*, описанная Л. Н. Васильевой (1950) по сборам из Приморского края, оказался синонимом *Ramaria coralcolor* Coker.

ВИДЫ ПОРЯДКОВ TAPHRINALES И EXOBASIDIALES РОССИИ

Каратыгин И. В.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Произведена монографическая обработка тафринных и экзобазидиевых грибов России, представляющих собою компактные и таксономически четко очерченные группы. Виды этих групп, паразитирующие на высших растениях, являются обязательным компонентом микобиоты любого региона страны. Среди представителей обоих порядков имеются виды, имеющие важное практическое значение в качестве возбудителей заболеваний плодовых и лесных пород.

Несмотря на то, что Taphrinales принадлежит к аскомицетной, а Exobasidiales — к базидиомицетной линии эволюции, между ними имеется немало общего. Их объединяет, помимо паразитического образа жизни, дикариотическое состояние паразитического мицелия, наличие дрожжевидных анаморф, а также большое сходство в симптомах поражения растений. Обе группы сближает то обстоятельство, что тафриновые и экзобазидиевые располагаются в основаниях филогенетических ветвей соответственно аскомицетов и базидиомицетов.

К настоящему времени в России известно 40 видов грибов порядка Taphrinales и 27 видов порядка Exobasidiales. При дальнейших флористических и таксономических исследованиях можно ожидать возрастания числа видов тафриновых грибов до 50 и экзобазидиевых до 35 видов.

Составлены оригинальные диагнозы и ключи для определения видов, основанные как на макро- так и микропризнаках. Значительно расширены представления об их географическом распространении.

Впервые для микобиоты России отмечаются *Exobasidium angustisporum* Linder, *Exobasidium cassiopes* Peck, *Exobasidium aequale* Sacc., *Exobasidium expansum* Nannf., *Exobasidium hypogenum* Nannf., *Exobasidium karstenii* Sacc. et Trotter.

Материалами для исследования видов экзобазидиевых и тафриновых грибов послужили прежде всего исследования образцов из важнейших гербариев страны (LE, VLA, LECB), а также собственные сборы из различных мест России.

ФИЛОГЕНИЯ СЕМ. HYGROPHORACEAE (BASIDIOMYCETES) НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ

Коваленко А.Е.

Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2

Семейство *Hygrophoraceae* включает около 500 видов, из них 102 найдено в России. По ряду морфологических признаков (длинные базидии, как правило,

в 5-7 раз превышающие длину спор, довольно крупные гиалиновые споры, и др.) гиgroфоровые грибы обычно считаются примитивной группой и помещаются в

основании системы агарикоидных базидиомицетов. Ряд других признаков, в том числе экологических (симбиотрофность, а также ценофильность многих видов) указывает на долгую эволюционную историю таксона.

С целью реконструкции филогенеза гигрофоровых грибов (которая важна и для понимания филогенеза агарикоидных базидиомицетов в целом) впервые была предпринята попытка провести комплексный филогенетический анализ на основе как традиционно используемых в систематике признаков (морфологических и некоторых экологических), так и с привлечением молекулярных данных. Материалом для анализа послужили, в основном, собственные данные, полученные при исследовании представителей сем. *Hygrophoraceae*, обитающих на территории России и сопредельных государств (и коллекций из ряда других стран), а также литературные данные и некоторые последовательности, депонированные в GenBank.

Филогенетический анализ проводился отдельно по морфологическим (включая экологические) признакам и по последовательностям LSU, SSU и ITS областей рДНК (по каждой области отдельно), выделенных из гербарных образцов, хранящихся в LE, некоторых гербариях США и Европы, а также из свежих плодовых тел. Для редактирования и выравнивания последовательностей использовались программы Sequencher, Chromas, BioEdit, ClustalX, а для анализа

на основе парсимонии — пакеты Phyliр и RAUP. Для анализа были взяты одни и те же образцы представителей всех основных родов гигрофоровых грибов. В качестве внешней группы брались представители рода *Cantharellus* и ряда трихоломовых грибов.

Филогенетические деревья, полученные отдельно для каждой группы признаков, оказались весьма сходными. Даже анализ самой консервативной из исследуемых областей рДНК — SSU показал хорошее расхождение изученных видов на несколько групп. В то же время, последовательности ITS области столь сильно различаются между собой, что их наиболее целесообразно использовать для анализа видов внутри каждого рода. Выводы, полученные на основе анализа традиционных признаков и молекулярных данных, в основном совпадают.

Результаты анализа показали, что гигрофоровые грибы представляют собой монофилетическую группу, которой в многопорядковой системе агарикоидных базидиомицетов целесообразно придавать ранг порядка. Порядок содержит одно семейство, внутри которого выделяется несколько самостоятельных родов: *Humidicutis*, *Cuphophyllus*, *Neohygrocybe*, *Camarophylloopsis*, *Neohygrophorus*, *Pseudohygrocybe*, *Gliophorus*, *Hygrocybe*, *Hygrophorus*. Получены данные об их сходстве и о возможных родственных связях между собой и с другими агарикоидными базидиомицетами.

МУСОМУХИНА — НОВОЕ ЦАРСТВО ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Кузнецов Е. А.

МГУ имени М. В. Ломоносова, Кафедра гидробиологии,
Биологический факультет
119899 Москва, Воробьевы горы, МГУ

Лабиринтулы (ЛБ) и траустохитрии (ТР) известны давно, но до сих пор являются одной из самых загадочных таксономических групп низших организмов. ЛБ впервые описаны как паразиты водорослей Черного моря (Cienkowski, 1867) и отнесены к слизевикам. В дальнейшем были описаны 6 родов и свыше 30 видов этих организмов, но сейчас признается существование единственного рода *Labyrinthula* с 30 видами (Porter, 1990). ЛБ являются паразитами или сапротрофами на морских макрофитах, обнаруживаются на растительных остатках в соленой почве, в корневой системе некоторых наземных растений, немногие встречаются в пресных водоемах. В культурах ЛБ хорошо развиваются как сапротрофы или фаготрофы, питаются бактериями, дрожжевидными и мицелиальными грибами. Первый ТР (*Thraustochytrium proliferum*) обнаружен на водорослях Атлантического побережья США и отнесен к сапролегниевым грибам (Spragow, 1936). Всего описано 8 родов и 32 вида ТР, обитают они только в морских и соленых водоемах, где являются самыми массовыми среди грибов и грибоподобных организмов. Все они космополитные сапротрофы, встречаются на различных органических субстратах, иногда обнаруживаются на морских беспозвоночных и рыбах, но являются ли они паразитами или комменсалами — неизвестно. Общим для этих двух, на первый взгляд различных групп, является наличие в клеточной оболочке уни-

кальных органелл — сагеногенетосом [СГ] (иначе называемых ботросомами), формирующих особую эктоплазмическую сеть (ЭС), которая состоит из гиалиновых нитей и трубочек (в т. ч. с расширениями). У траустохитрий СГ одна и ЭС ризоидоподобна, у ЛБ каждая клетка имеет 10–20 СГ, продуцирующих ветвящуюся и анастомозирующую ЭС. В сети скользящим движением активно перемещаются отдельные веретеновидные или овальные клетки, образуя своеобразную колонию, представляющую по существу многоклеточный организм весьма оригинальной организации (Громов, 1976). Общим является и строение двужгутиковых зооспор, но у некоторых видов ЛБ наблюдали стигму (Hollande, Enjument, 1955). Отличия между группами значительны по морфологии, жизненным циклам, экологии, методам выделения и культивирования. Гетерогенны и сами группы. Так у ТР клеточная стенка состоит преимущественно из белков, а так-же полисахаридов (у разных видов от 5 до 60% от сухого веса клеточной стенки, в среднем 30%). Полисахариды представлены у большинства видов в основном галактозой (до 90%), но у некоторых видов преобладает фукоза (до 80%), у других — рамноза (до 36%) или ксилоза (до 35%); значительно различаются виды ТР и по составу ДНК (Bahnweg, Jдckle, 1986). Исследования 5S рРНК у ТР показали, что они являются очень древней филогенетической группой возникшей еще до

грибов, Protozoa, бурых водорослей и зеленых растений (Hori et al., 1985). Результаты этих и других исследований показывают, что различия между ЛБ, ТР и другими эукариотными организмами удивительно велики. По мере нахождения новых особенностей ЛБ и ТР повышался их таксономический статус — от семейства до отдела. Помещали их по отдельности и вместе в разные царства: Plantae, Animalia, Fungi, Protozoa, Protista, Protoctista, Chromista, Stramenopila, но единства ученых в понимании места ЛБ и ТР в системе до сих пор нет. В последнее время в макросистематике наблюдается устойчивая тенденция — дробление традиционных царств, численность новых царств в неко-

торых системах доходит до 18 (Corliss, 1990). Мы предлагаем (Kuznetsov, in press) выделить организмы с СТ и ЭС в отдельное царство Мусомухина, название которого, с нашей точки зрения, наиболее точно определяет своеобразие и морфологическую двойственность отделов лабиринтуловых и траустохитриевых организмов. Повышение таксономического ранга ЛБ и ТР наверняка будет стимулировать интерес к изучению микомиксин в России, где до 1969 г. находки ЛБ сделаны лишь их первооткрывателем Л. Пенковским в 1865 г. и египтянином А. Алимом в 1961 г. Нами за 1969-95 гг. обнаружено 10 видов и форм ЛБ и почти все известные в мире виды ТР.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА *PICHLIA/HANSENULA ANOMALA*, БИОКОНТРОЛИРУЮЩИХ ДРОЖЖЕЙ АНТАГОНИСТОВ ПЛЕСНЕВЫХ ГРИБОВ

Наумов Г. И., Наумова Е. С., Штюерер И.

ГосНИИгенетика

113545, Москва, Г-Дорожный проезд, д. 1

Шведский университет сельскохозяйственных наук

Швеция, Упсала

В последние годы генофонд дрожжей, используемых в прикладных разработках, постоянно расширяется. Начинают использовать и нетрадиционные несакхаромицетные дрожжи, способные синтезировать разнообразные физиологически активные биопрепараты. Дрожжи *Pichia anomala* (синоним *Hansenula anomala*), обладающие биоконтролирующими свойствами, являются антагонистами грибов, вызывающих порчу пищевых и кормовых продуктов (Pettersson et al., 1999). Эти дрожжи продуцируют киллерные токсины (микоцины) широкого спектра действия (Rosini, 1983, 1985; Вустин и др., 1989; Walker et al., 1995). Однако генетически эти дрожжи практически не исследованы.

Проведено молекулярно-генетическое изучение дрожжей *P. anomala*. Скрининг коллекционных штаммов показал, что эти дрожжи являются довольно трудным объектом для генетических исследований. Штаммы имели низкую фертильность, плохо спорулировали и проявляли слабую активность типов спаривания. Большинство проанализированных гибридов оказались полиплоидными, вероятно тетраплоидными, о чем свидетельствовало расщепление контрольных

ауксотрофных маркеров. Тем не менее, некоторые микоспорные культуры изученных штаммов образовывали диплоидные гибриды с нормальными мейотическим расщеплением контрольных ауксотрофных маркеров. Как правило, изоляты *P. anomala* были гомоталлическими с задержанной самодиплоидизацией. Выявлены редкие стабильные гетероталлические штаммы *P. anomala*. Молекулярный анализ генома дрожжей *P. anomala* выявил большую гетерогенность указанных дрожжей по числу хромосом (от 9 до 12) и их размерам. Обнаруженный полиморфизм кариотипов не связан с происхождением штаммов (источником и местом выделения). Подобраны неспецифичные праймеры, позволяющие дифференцировать изученные дрожжи на видовом и штаммовом уровнях. Рекомендовано использовать праймер M13 для идентификации штаммов вида *P. anomala*. Способность неспецифичных праймеров генотипировать отдельные изоляты перспективна в плане дальнейших исследований по обнаружению специфических молекулярных маркеров для проведения мониторинга биоконтролирующих дрожжей *P. anomala*.

ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА *CLADOSPORIUM FULVUM* СКЕ. В РЕСПУБЛИКЕ БЕЛАРУСЬ И УСЛОВИЯ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ

Поликсенова В. Д.

Белорусский государственный университет, биологический факультет

220050, Минск, пр. Ф. Скорины, д. 4

Возбудитель кладоспориоза (бурой пятнистости листьев) томатов относится к генетически лабильным грибам, в популяции которых образуются и накапливаются физиологические расы, различающиеся по вирулентности. Взаимоотношения патогена и хозяина соответствуют теории Флог «ген-на-ген». Процесс возникновения новых рас случаен, а накопление их в

популяции происходит, согласно Ван-дер Планку, при наличии отбирающего фактора — совместимого генотипа растения-хозяина с комплементарными генами устойчивости. При этом существует мнение, что вирулентность в популяции патогена не бывает избыточной.

Внутривидовая структура *C. fulvum* анализирова-

лась на основе реакции тест-сортов томата с определенными генами устойчивости. В 1972–76 гг. коллекция дифференциатов включала 10 сортов, полученных из МГУ (7 генотипов устойчивости). Впоследствии она была расширена до 16 сортов и линий (13 генотипов) за счет образцов, полученных из США, Голландии и Болгарии. С 2001 г. к идентификации рас привлечены изогенные линии с отдельными генами Cf1 — Cf6, Cf9, предоставленные нам генбанком CGN Wageningen (Нидерланды).

За почти тридцатилетний период систематического анализа популяций патогена в Беларуси зарегистрировано 22 расы *C. fulvum* с различной степенью вирулентности.

В 1972 г., когда в теплицах республики выращивались только сорта без генов устойчивости, были выделены 3 простых расы — 0,1,3. В 1973 г. на новых сортах с геном Cf2 к концу вегетации появилась раса 2, а уже в 1974 г. зарегистрирована сложная раса 2. 3. 4. Вплоть до 1984 г. ген авирулентности 2 отсутствовал в популя-

ции патогена. В 1982 г. на гибриде Revertmun отмечена вспышка расы 1. 3. 4, а с 1985 г. она стала доминировать в популяции возбудителя кладоспориоза. При этом часть изолятов вызывала очень слабые симптомы поражения генотипа Cf2. С 1988 г. популяция *C. fulvum* содержит только сложные расы. С 1996 г. и по настоящее время сложные расы патогена вновь начинают включать ген вирулентности 2 (1. 2. 4, 2. 4); ген вирулентности 3 встречается реже. В 1984 г. и 2001 г. у 6 изолятов отмечено незначительное поражение генотипа Cf9 сложными расами 1. 2. 3. 4. 5. 9 и 2. 3. 4. 9. Возможно, эта реакция связана со «слабостью» гена Cf9. В 1997 г. и 2001 г. отмечены единичные реакции растений с геном Cf5. В 2001 г. на голландских изогенных линиях нами впервые идентифицирована раса 2. 3. 4. 6 и раса, поражающая растения с фактором устойчивости esp2 (л. 15808). Обе выделены из генотипов cf0. В целом с 1972 г. в Беларуси наблюдается усложнение расового состава *C. fulvum*. Лишь отчасти это связано с изменением или усложнением генотипа устойчивости растений.

КОПРОТРОФНЫЕ АСКОМИЦЕТЫ РОССИИ

Прохоров В. П., Армения Н. Л.

МГУ имени М. В. Ломоносова, биол. факультет, кафедра микологии и альгологии
119899, Москва, Воробьевы горы, МГУ

Помет животных представляет богатый питательными веществами субстрат для многих микроорганизмов и является энергетической основой сообществ грибов, миксомицетов, бактерий, простейших, беспозвоночных, комплекс которых образует копротрофную экосистему. Это первые сведения о копротрофных аскомицетах и локулоаскомицетах России, тогда как в странах Европы их изучение проводится уже около 200 лет. В нашей стране детально исследованы первым автором лишь копротрофные дискомицеты, насчитывающие 103 вида и принадлежащие к 15 родам.

Большинство видов дискомицетов и перитециодных аскомицетов являются облигатными эндокопротрофами, для которых помет животных является единственным для развития субстратом.

Исследования копротрофных аскомицетов и локулоаскомицетов были начаты в 1999 г. и к настоящему времени изучены образцы помета 41 видов животных (жвачные, грызуны, зайцеобразные, свиньи, мозоленогие, собачьи, куриные), собранных на территории от Кольского полуострова до Черноморского побережья Кавказа, а также в некоторых сопредельных странах.

Впервые для микофлоры России было обнаружено 68 видов, относящихся к 16 родам *Podospora* — 23, *Sporormiella* — 11, *Chaetomium* — 10, *Sordaria* — 7, *Coniochaeta* — 3. Роды *Arnium*, *Cercophora*, *Gelasinospora* представлены — 2 и *Zygopleurage*, *Sporormia*, *Strattonia*, *Fimitariella*, *Trichodelitschia*, *Hypocopa*, *Selinia*, *Kernia* — 1 видом каждый.

Разнообразие видов на изученных образцах помета животных было неравномерным. Наиболее богатыми в видовом отношении оказались образцы помета ко-

ровы — 112 образцов, на которых были найдены перитециодные аскомицеты, затем козы — 74, лошади — 59, лося — 24, верблюда — 12 и зайца 10. Здесь же было обнаружено наиболее обильное по численности образование плодовых тел аскомицетов. Наиболее частыми по встречаемости, распространению и количеству образующихся перитециев были виды рода *Podospora* (*P. pauciseta*, *P. aloides*, *P. curvula*, *P. anserina*, *P. fimiseda*), обнаруженные на помете 25 видов животных, *Sordaria* (*S. fimicola*, *S. humana*, *S. lappae*) — на 19 и *Sporormiella* (*S. intermedia*, *S. minima*) зарегистрированные на образцах помета 12 видов животных. Образование перитециев *Trichodelitschia bisporula* отмечено на образцах 6 видов животных и отличалось чрезвычайным обилием, особенно, на помете тетерева. Представители остальных родов были обнаружены на помете от 1 до 4 видов животных.

Копротрофные аскомицеты широко изучались во многих странах мира, однако нам удалось найти многие виды родов *Podospora*, *Sordaria*, *Sporormiella* и некоторые другие на помете новых видов животных, на которых они ранее не были зарегистрированы. Среди них 6 видов рода *Sordaria* впервые обнаружены на помете 18 животных и 11 видов *Sporormiella* впервые найдены на помете 7 видов животных.

Анализ территориального распространения исследованных копротрофных аскомицетов показывает, что развитие отдельных обнаруженных видов не зависит от географической широты. Их можно характеризовать как космополитическую группу грибов.

Исследования проведены при частичной финансовой поддержке фонда «Университеты России».

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ РОДА *JACZEWSKIELLA MURASHK*

Шкарупа А. Г.

Крестыанский государственный университет им. Кирилла и Мефодия
188260, Луга, Ленинградской обл., пр. Кирова, д. 73

Род *Jaczevskiella* с единственным видом *J. altajensis* был описан К. Е. Мурашкинским (1926). Саттон (Sutton, 1977) на основе сходства конидий отнес род *J.* к синонимам рода *Stigmina* Sacc. А. Г. Шкарупа (1992), изучив типовой материал, нашел, что сходства в строении конидий недостаточно для включения рода *J.* в синонимы рода *Stigmina*; более того, было установлено, что различия в форме и строении конидиом дают достаточно оснований для восстановления рода *J.*, который на материале из Северо-Восточной Якутии был дополнен новым видом — *J. arctica*.

В то же время положение этого чрезвычайно интересного в морфологическом отношении рода в системе несовершенных грибов оставалось не очень ясным. К. Е. Мурашкинский (1926) отнес род *J.* к порядку *Acervulales sensu Potebnia* (Потебня, 1908), который объединял грибы с поверхностными, подушковидными конидиомами типа спородохий и грибы, у которых субкутикулярные или субэпидермальные конидиомы в виде уплощенного гимениального ложа — ацервулы. В настоящее время (Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 1995) грибы со спородохиями включены в класс *Hymenomycetes*, а образующие конидиогенное ложе — в класс *Coelomycetes*. А. Г. Шкарупа (1992), изучая скудный типовой материал из пяти плодовых тел двух видов рода *J.*, по внешним признакам конидиомы отнес род *J.* к классу *Coelomycetes*, однако отметил морфологическую близость рода к лигнофильным видам рода *Stigmina* (*Hymenomycetes*).

К строматическим целомицетам род *J.* относит В. А. Мельник (1997).

Дополнительные исследования по роду *J.* стали возможны благодаря полевым изысканиям в Горном Алтае в 1993г., в результате которых нами был собран богатый гербарный материал по трем видам рода *J.*, в том числе по двум новым для науки. Исследование этого материала позволило уточнить систематическое положение рода *J.* Как мы полагаем, оно в значительной мере определяется строением, формой и положением конидиомы. В роде *J.* конидиома изначально поверхностная, чашевидная или бокаловидная с открытым конидиогенным слоем на внутренней стенке полости. Часто из-за сморщенности конидиомы конидиогенный слой может представляться закрытым, однако достаточно капли воды, чтобы конидиома раскрылась и обрела более или менее правильные, симметричные очертания. При намокании конидиомы образующие её рыхло сплетённые, параллельно ориентированные гифы (*textura porrecta*) приобретают студенистую консистенцию и при незначительном физическом давлении расплываются. Отмеченные особенности, отсутствующие у целомициальных грибов, что позволяет отнести его к классу *Hymenomycetes*. Ввиду того, что форма конидиомы в роде *J.* не может быть идентифицирована ни с синнемами, ни со спородохиями, её целесообразно выделить в особый тип — циата (от лат. *cyathus* — бокал).

АТЕЛИОИДНЫЕ (ATHELIALES, BASIDIOMYCOTA) МАКРОМИЦЕТЫ
НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Спирин В. А.

Нижегородский Государственный Университет
603000, Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23/1

Ателиоидные макромицеты составляют одну из наименее изученных групп так называемых «кортициевых грибов» (*Corticaceae s. l.*). Небольшое количество гербарных сборов по данной группе обусловлено недолгими сроками существования зачастую малозаметных базидиом, а также редкой «встречаемостью» большинства представителей данной группы.

В отдельный таксон ателиоидные макромицеты впервые были обособлены Э. Пармасто (Parmasto, 1968), который выделил в семействе *Corticaceae* подсемейство *Athelioideae* с 14 родами. В дальнейшем другими авторами уточнялись объемы и диагнозы отдельных родов (Jülich, 1969, 1972; Eriksson, Ryvarden, 1973, 1976; Eriksson, Hjortstam, Ryvarden, 1978, 1981; Hjortstam, 1980, 1981). В 1981 г. Юлих (Jülich, 1981) предложил новую систему базидиальных грибов и описал порядок *Atheliales*, в который включил 5 новых семейств: *Amylocorticaceae*, *Atheliaceae*, *Byssocorticaceae*, *Pilodermataceae*, *Tylosporaceae*. Здесь при-

нимается концепция порядка *Atheliales*, предложенная авторами сводки «*Nordic Macromycetes*» (Hansen, Knudsen, 1997), с включением в этот порядок родов *Amylocorticium* и *Phanerochaete*.

К настоящему моменту на территории Нижегородской области отмечено 50 видов ателиоидных макромицетов из 12 родов. К родам, насчитывающим наибольшее число видов, относятся *Phanerochaete* (13 видов), *Athelia* (10 видов), *Ceraceomyces* (7 видов), *Amylocorticium*, *Amylocorticium* и *Piloderma* (по 4 вида). По 2 вида включают роды *Byssocorticium* (2), *Fibulomyces* (2); по одному виду — в родах *Athelopsis*, *Confertobasidium*, *Leptosporomyces*, *Tylospora*. Девять видов и одна разновидность впервые отмечены на территории России: *Amylocorticium subillaqueatum* (Litsch.) Spirin & Zmitrovich, *Athelia subovata* Jülich & Hjortstam, *Athelopsis subinconspicua* (Litsch.) Jülich, *Byssocorticium coprophilum* (Wakef.) J. Erikss. & Ryv., *B. lutescens* J. Erikss. & Ryv., *Phanerochaete galactites* (Bourdot & Galzin) J. Erikss. &

Рyv., *Ph. martelliana* (Bres.) J. Erikss. & Рyv., *Ph. septocystidia* (Burt) J. Erikss. & Рyv., *Piloderma lanatum* (Jülich) J. Erikss. & Рyv. var. *lanatum* Jülich, *P. sphaerosporum* Jülich. Пять видов, ранее регистрировавшиеся за Уралом и в Европе, впервые найдены в Европейской части России. Это *Amylocorticium cremeoisabellinum* (Litsch.) Spirin & Zmitrovich, *A. molle* (Fr.: Fr.) Spirin & Zmitrovich, *Athelia cystidiolophora* Parmasto, *A. sibirica* (Jülich) J. Erikss. & Рyv., *Piloderma lanatum*.

Все виды были найдены нами на сильно гумифицированной валежной древесине лиственных и хвойных пород. Строго приуроченными к лиственным субстратам можно, с учетом литературных данных, счи-

тать лишь 5 видов: *Athelia fibulata* M. P. Christ., *A. sibirica*, *Phanerochaete jose-ferreirae* (D. A. Reid) D. A. Reid, *Ph. martelliana*, *Ph. raduloides* J. Erikss. & Рyv. Вид *Athelia arachnoidea* (Berk.) Jülich паразитирует на лишайниках и микроскопических водорослях, а представители родов *Byssocorticium*, *Piloderma* и *Tylospora* являются эктомикоризообразователями. На отмерших базидиомах других афиллофоровых грибов отмечено 4 вида: *Athelia decipiens* (Hoehn. & Litsch.) J. Erikss. и *Ceraceomyces borealis* (Romell) J. Erikss. & Рyv. — на *Fomitopsis pinicola*, *Phanerochaete deflectens* (P. Karst.) Hjortstam — на *Cystostereum murrayi*, *Ph. raduloides* — на *Fomes fomentarius*.

СИСТЕМАТИКА ГРИБОВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ

Васильева Л. Н.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, пр-т 100 лет Владивостоку, д. 159

В настоящее время распространяется мнение, что «молекулярные методы изменили практику таксономии грибов», причем основной «революционный эффект» оказали идеи «кладистической таксономии» (Seifert et al., 2000: 1). Действительно, новые методы открывают новые возможности получения информации о сходстве и различии молекул в грибных организмах, однако идейная — методологическая — сторона молекулярно-филогенетических анализов вызывает серьезные сомнения в том, что система грибов становится более естественной. Безусловно, многие привычные семейства и порядки, даже роды, были достаточно искусственными и требующими дальнейшего изучения, но заменяющие их пост-молекулярные «кластеры» иногда не просто хуже по перераспределенному, но равно гетерогенному составу: они хуже потому, что за ними часто остается последнее слово. Считается, что именно молекулярные данные нужны для надежной и естественной классификации (Dong et al., 1998: 151) и что основанный на секвенировании филогенетический анализ обеспечивает лучшее определение таксонов на всех уровнях классификации (White et al., 2000: 103). При этом иногда оспаривается сама необходимость многоуровневой (иерархической) классификации, которая якобы «заменяется» филогенетическим древом (Berbee, Taylor, 1994: 215), а «сила» молекулярных данных видится в «простом» распознавании монофилетических групп без определения их уровня (Hawksworth, Mouchacca, 1994:

6). Ранговые споры между дробителями и укрупнителями считаются «псевдофилософскими» (Seifert et al., 1995: S765), хотя именно разрешение этих споров (путем разработки арбитражной переоценки признаков) может приблизить нас к естественной классификации грибов. Молекулярные таксономисты утверждают, что сравнение генных последовательностей открыло новую эру в оценке филогенетических отношений (Eriksson, 1995: S784), и было даже противопоставление «морфологического» и «филогенетического» уровней признаков (Reynolds, 1994: 16). Отмечалось, что «красота молекулярных данных и кладистического анализа состоит в том, что подчеркиваются родственные отношения» (Berbee, Taylor, 1994: 222). На самом же деле, любой отличающий признак (морфологический или молекулярный) представляет собой филогенетическое отношение (отношение родства вдоль линии эволюции признака, который развивается в состоянии, если не обнаруживается в их одновременном появлении). Нельзя сказать, что молекулярные признаки являются лучшим индикатором филогенетического родства по сравнению с морфологическими, так как те и другие обнаруживают почти одинаковый уровень гомоплазии у грибов и нуждаются в правильном распределении по уровням. Филогенетические деревья, построенные на «соподчинении» ранговых отличий, не могут заменить иерархию, отражающую порядок возникновения отличий в эволюции биоты.

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА ЧЕРНЫХ ДРОЖЖЕВЫХ ГРИБОВ

Юрлова Н. А.

Государственная химико-фармацевтическая академия
197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, д. 14

Черные дрожжи или черные дрожжевые грибы (ЧДГ) представляют интерес в биотехнологии как продуценты биологически активных веществ: внеклеточных полисахаридов (аубазидан и пуллулан), фермен-

тов (ксиланаза, пектиназа, лакказа и др.), антибиотиков (ауреобазидины); в медицине как патогены и оппортунистические патогены; в экологии как биоиндикаторные организмы.

Вопросы систематики этих грибов достаточно сложны, хотя в последнее десятилетие достигнут значительный успех в таксономии и филогении ЧДГ. ЧДГ — таксономически сборная группа, характерной особенностью этих микромицетов является наличие одноклеточной стадии развития в виде дрожжеподобных клеток (бластоконидий), иногда меланизированных. Одной из причин трудности идентификации ЧДГ является слабая дифференциация конидиальных структур большинства видов и чрезвычайная вариабельность форм и размеров клеток. Но несмотря на это достигнут значительный прогресс в таксономии ЧДГ благодаря использованию методов смежных дисциплин: физиологии, биохимии, молекулярной биологии. Молекулярная филогения позволила более точно установить положение ЧДГ в царстве грибов (De Hoog, 1999; Yurlova & De Hoog, 1997, 1999; De Hoog et al., 2000). В настоящее время грибы, имеющие меланизированные почкующиеся клетки в их жизненном цикле развития, представлены в двух отделах: *Ascomycota*

и *Basidiomycota*. Базидиомицетовые черные дрожжи отнесены к роду *Moniliella*. Точное филогенетическое положение этой группы до сих пор не известно.

В отделе *Ascomycota* ЧДГ представлены в двух порядках: *Chaetothyriales* и *Dothideales*. К порядку *Chaetothyriales* относится семейство *Herpotrichiellaceae*, в которое включены роды ЧДГ: *Exophiala*, *Cladophialophora*, *Fonsecaea*, *Phialophora*, *Ramichloridium*, *Rhinochloidiella*. У анаморфного вида *Phialophora americana* обнаружена телеоморфа *Capronia semiimmersa*. Некоторые представители этих родов являются этиологическими агентами микозов (мицетомы, хромобластомикоза, феогифомикоза).

К порядку *Dothideales*, семейству *Dotioraceae* относятся хорошо известный в биотехнологии род *Aureobasidium*, а также *Hormonema*, *Hortaea*. Анаморфные роды *Aureobasidium* и *Hormonema* имеют телеоморфы: *Discosphaerina fulvida* и *Sydowia polyspora* соответственно. Некоторые представители этих родов — агенты оппортунистических микозов.

«CLAVARIA-ГИПОТЕЗА» КОРНЕРА И СОВРЕМЕННАЯ ФИЛЕМА ГИМЕНОМИЦЕТОВ

Змитрович И. В.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, д. 2

Корнер (Corner), один из крупнейших морфологов минувшего столетия, в своих работах 1930–70-х гг. неоднократно обращался к вопросу о происхождении и эволюции гименомицетов. Этому ученому принадлежит т. н. «*Clavaria*-гипотеза» происхождения базидиальных грибов, представляющая развитие высказанных в начале XX в. идей Черча (Church). Считая наиболее примитивной среди базидиомицетов группу клавариевых грибов, Корнер выводит из нее остальные гименомицеты двумя ветвями — через кантарелловые к агариковым, и через гомфовые — к болетовым. Мерулиоидные, стереоидные и кортициоидные грибы, согласно Корнеру, происходят полифилетически от различных кантареллоидных и гемиагарикоидных предковых форм, «наиболее экономично приспособившаяся к положительному геотропизму». Гастеромицеты (в том числе эндогастеромицеты) Корнер считал связанными происхождением с различными группами ангиокарпных *Agaricales*. Несмотря на серьезное сравнительно-морфологическое обоснование, среди современников Корнера «*Clavaria*-гипотеза» практически не нашла сторонников и долгие годы была объектом критики. Впервые, она не отвечала традиционным представлениям о прогрессе в эволюции базидиомицетов, а во-вторых, базировалась в основном на тропическом материале, недостаточно в то время освоенном большинством специалистов Старого и Нового Света.

В самое последнее время ситуация начинает меняться. В работе D. S. Hibbett и R. G. Thorn «Basidiomycota: Nomobasidiomycetes» (The Mycota. VII. Systematics and

evolution. Berlin, 2001. P. 121–168) был подведен итог молекулярным исследованиям агарикоидных, гастероидных и афиллофороидных грибов, активно проводившимся во второй половине 1990-х гг. Построенное авторами эволюционное древо гомобазидиомицетов укореняется в группе *Dacryomycetales*. В основании этого древа находятся длинные ветви, дающие кантареллоидный и гомфоидный кластеры. По мере удаления от основания надстраиваются телефороидный, болетоидный, гименохетоидный, руссулоидный, зуагарикоидный и полипородный кластеры, по которым распределяются различные кортициоидные и гастероидные таксоны, причем эндогастеромицеты оказываются среди зуагарикоидных грибов. Очевидно, что рассмотренное филогенетическое древо подтверждает филогенетические взгляды Корнера не только в общем виде, но и в ряде существенных деталей.

Современный период в развитии «*Clavaria*-гипотезы» — время «снятия» прежних трудностей и противоречий, но также период ее уточнения, детализации и более плюралистичной трактовки отдельных положений. Идет процесс разукрупнения гетерогенных групп; в порядке *Cantharellales* рассматриваются только стихобазидиальные формы. Допускается возможность вторичного регрессивного происхождения ряда клавариоидных грибов (*Mucronella*, *Typhula*, и др.) и постулируется предельная «легкость» (в морфогенетическом отношении) образования кортициоидной и гастероидной жизненных форм грибами различного происхождения и уровня организации.