

УДК 582.287.1 + 582.285.2:065

© В. Ф. Мальшева

**ГЕТЕРОБАЗИДИОМИЦЕТЫ, ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ
БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ И ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ**MALYSHEVA V. F. HETEROBASIDIOMYCETES, ITS POSITION IN THE SYSTEM
OF BASIDIOMYCETES AND THE PROBLEMS OF TAXONOMY

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; Змитрович, 2001). Названия «гетеробазидиомицеты», или «дрожалковые грибы», появившиеся в период господства световой микроскопии и описательной морфологии, уже не соответствуют каким-либо монолитным в таксономическом и филогенетическом отношении группам. Нестабильность систематики гетеробазидиомицетов в последние десятилетия обусловлена стремительным накоплением ультраструктурных и молекулярных данных. Целью настоящей работы является ретроспективный обзор систематики гетеробазидиомицетов, рассмотрение вопроса о внешних границах группы, анализ последних систем гетеробазидиальных грибов и выявление наиболее стабильного и пригодного для текущего использования варианта системы этих организмов.

Очерк истории систематики гетеробазидиомицетов

Исследования гетеробазидиальных грибов тесно связаны с исследованием гименомицетов. В качестве четко очерченной группы гименомицетов дрожалковые грибы появляются в трудах Грэя (Gray, 1821) и Фриза (Fries, 1821, 1825, 1849, 1874). В работе Грэя особое внимание уделялось общему облику плодовых тел и на основании данного признака этот автор выделил ряд семейств, среди которых семейство *Sarcothecae* включало дрожалковый род *Tremella*.

Фриз для составления своей системы считал ведущим признаком особенности гимения. Дрожалковые грибы располагались у данного автора в классе *Hymenomycetes* в пределах «порядка» *Tremellinei* (Fries, 1821)¹ и включали роды *Agyrium*, *Dacrymyces*, *Tremella* и *Hygromytra*. В дальнейших своих работах Фриз (Fries, 1822, 1849, 1874) описывает новые роды дрожалковых грибов (*Naematelia*, *Femsjonina*) и расширяет объем «порядка» *Tremellinei*, добавляя роды *Exidia*, *Hirneola*, *Femsjonina*, *Naematelia* и *Guerpinia*.

Гетеробазидиальные грибы как отдельную группу впервые выделил Патуйяр (Patoillard, 1884), представив ее под названием '*Hétéromycètes*' и включив туда «...обычно желатинозные грибы (реже хрящевой или кожистой консистенции), с многоклеточной базидией, чаще всего согнутыми спорами, прорастающими промицелием,

¹ По рангу соответствует семейству в современном понимании.

образующим вторичные споры...». Позднее Патуйяр (Patonillard, 1887) изменил название группы на '*Hétérobasidiés*', которое в 1900 г. было латинизировано (*Heterobasidiaceae*). Кроме того, автор делал акцент на абсолютности такой характеристики гетеробазидиальных грибов, как образование промицелием вторичных спор, отмечая важное, но не решающее, значение такого признака, как септация базидий. [Первые хорошие описания и иллюстрации вторичных базидиоспор были сделаны Тюляном (Tulasne, 1853, 1854) для видов *Tremellaceae* и некоторых видов *Uredinales*. Позднее Брефельд (Brefeld, 1888) описал и зарисовал «повторяющиеся базидиоспоры» многих видов гетеробазидиальных грибов]. Патуйяр признавал 4 таксона в ранге семейств: *Auriculariaceae*, *Tremellaceae*, *Tulasnellaceae* и *Caloceraceae*, однако семейство *Auriculariaceae* в понимании данного автора было неоднородно и содержало чуждые группы.

Наряду с системой Патуйяра существовала классификационная схема, предложенная Брефельдом (Brefeld, 1888). Его '*Protobasidiomycetes*' по большей части совпадали с *Heterobasidiaceae* Патуйяра. Существенное отличие заключалось в том, что *Protobasidiomycetes* ограничивались исключительно грибами, имеющими фрагмобазидию. Таким образом, автор не учитывал *Dacrymycetales* и *Tulasnellales*. Кроме того, Брефельд в отличие от Патуйяра исключал представителей *Ustilaginales*, для которых предложил специальную группу — '*Hemibasidii*'.

Важнейшую роль в формировании филогенетического подхода при изучении гетеробазидиомицетов сыграла работа Мёллера (Möller, 1895), являющаяся революционной для того времени и отличающаяся от иерархических систем филогенетической направленностью. Этот исследователь впервые отметил принципиальные отличия дрожалковых грибов от остальных гименомицетов, применяя к первым термин «протобазидиомицеты». Протобазидиомицеты Мёллера включали также ржавчинники. Дрожалковые грибы в этой системе входили в состав 6 семейств, основными из которых были *Auriculariaceae* ('*Auriculariaceen*') с родами *Stypinella*, *Platygløea*, *Auricularia* и др., *Tremellaceae* ('*Tremellaceen*') с родами *Stypella*, *Heterochaete*, *Exidiopsis*, *Exidia*, *Tremella*, *Craterocolla*, *Protomerulius*, *Protohydnum*, *Tremellodon* и *Hyaloriaceae* ('*Hyaloriaceen*') с родом *Hyaloria*.

Обширный таксономический материал по гетеробазидиальным грибам представлен в работе Бурдо и Гальзена (Bourdot, Galzin, 1927), где гетеробазидиомицеты распределены по 5 семействам [*Auriculariaceae* ('*Auriculariacées*'), *Tremellaceae* ('*Tremellacées*'), *Tulasnellaceae* ('*Tulasnellacées*'), *Caloceraceae* ('*Calocéracées*') и *Exobasidiaceae* ('*Exobasidiacées*')] и являются достаточно гомогенными группами.

В середине XX в. систематика гетеробазидиальных грибов интенсивно развивается благодаря работам Мартина и Донка. Донк (Donk, 1931) был первым исследователем, признавшим цератобазидиевые грибы как отдельную таксономическую единицу, рассматривая ее представителей в пределах *Heterobasidiomycetes* (семейство *Tulasnellaceae*).²

Мартин (Martin, 1945) вслед за Патуйяром делит базидиомицеты на 2 класса: *Homobasidiomycetes* и *Heterobasidiomycetes*. Основное значение в систематике гетеробазидиальных грибов Мартин придавал строению базидий и способу прорастания базидиоспор. В класс *Heterobasidiomycetes* он поместил порядок *Tremellales* с семействами *Tulasnellaceae*, *Sirobasidiaceae*, *Tremellaceae*, *Dacrymycetaceae*, *Phleogenaceae*, *Hyaloriaceae* и *Auriculariaceae*, к которым в 1948 г. присоединил также *Ceratobasidiaceae*.

² Характерными признаками рода *Ceratobasidium*, описанного Роджерсом (Rogers, 1935), были споры, прорастающие вторичными спорами (этот важный в систематике гетеробазидиомицетов феномен получил название «повторяющиеся базидиоспоры»), и большие стеригмы, свойственные его представителям. Роджерс считал этот род самым примитивным из голобазидиомицетов и отмечал его близость к роду *Botryobasidium*. Подобный взгляд на положение этого рода имеет в дальнейшем и Э. Пармасто (1968), который считает все подсемейство *Ceratobasidioideae* семейства *Corticaceae* исходным для гетеробазидиальных грибов. Мартином (Martin, 1948) для этого рода было описано отдельное семейство *Ceratobasidiaceae*.

Интенсивное изучение структуры базидий усложнило однозначную интерпретацию базидиальных структур в работах Донка (Donk, 1958, 1966, 1974). Данный автор провел колоссальную работу по номенклатуре и таксономии гетеробазидиальных грибов на родовом и видовом уровне и обобщил информацию по прорастанию спор, структурам базидий и строению септ, изученных с помощью электронного микроскопа. На основании проведенных исследований Донк отметил гетерогенность класса *Heterobasidiomycetes*. Так, признавая, что род *Botryobasidium* включает два элемента — гетеробазидиальный и гомобазидиальный, Донк (Donk, 1956) поместил представителей этого рода, имеющих повторяющиеся базидиоспоры и большие стеригмы, в 2 новых рода — *Thanatephorus* и *Uthatabasidium*. Эти роды наряду с другими представителями вошли в семейство *Ceratobasidiaceae*. К гетеробазидиомицетам в своих последних работах Донк относил порядки *Uredinales*, *Septobasidiales* и *Auriculariales*, но исключал порядок *Dacrymycetales*.

Следует также упомянуть о некоторых системах, вносящих свои коррективы в понимание группы гетеробазидиомицетов. Гетеробазидиальные грибы в работе Тэлбота (Talbot, 1968) группировались в 3 класса: *Teliomycetes* (с порядками *Uredinales* и *Ustilaginales*), *Phragmobasidiomycetes* (*Tremellales*, *Auriculariales*) и *Holobasidiomycetes* (*Dacrymycetales*, *Tulasnellales*). Лоуй (Lowy, 1968) в противоположность Тэлботу предложил 2 подкласса: *Heterobasidiomycetidae*, содержащий порядки *Eutremellales* (= *Auriculariales*), *Septobasidiales*, *Uredinales*, *Ustilaginales*, и *Metabasidiomycetidae*, включающий семейства *Dacrymycetaceae*, *Tulasnellaceae*, *Ceratobasidiaceae*.

Семейство *Ceratobasidiaceae*, имеющее неустойчивое систематическое положение, было возведено до уровня порядка Юлихом (Jülich, 1981). Согласно взглядам данного автора, виды с туласнеллоидными базидиями, которые размещались непостоянно в нескольких порядках в пределах *Holo-* и *Heterobasidiomycetes*, являются независимой группой с типичной только для них уникальной туласнеллоидной базидией и также со специфической ультраструктурой септальной поры (Andersen, 1996).

Конец XX в. характеризуется изучением ультраструктурных особенностей гиф и особенно септальных пор. Становится очевидным, что существуют по крайней мере 2 или 3 крупные естественные группы базидиомицетов, границы которых не совпадают с традиционно выделяемыми *Homo-* или *Heterobasidiomycetes* (Bandoni, 1984; Boehm, McLaughlin, 1989). Уже не обсуждается гетерогенность группы *Heterobasidiomycetes* в понимании Донка (Swann, Taylor, 1993; Gargas et al., 1995; Begerow et al., 1997).

В этот период накопления и анализа новых данных возникают и новые классификационные системы базидиомицетов, гетеробазидиальных грибов в частности. Под влиянием новых методов исследования в систематике группы существенно сместились акценты: решающее значение при разграничении и выделении естественных таксонов стали иметь микроморфологические и ультраструктурные особенности. В этом отношении следует отметить прежде всего систему Уэллса, где на основании данных цитологии производится разделение гетеробазидиальных грибов на 2 большие группы: 1) грибы, имеющие простые (без долипор и парентосом) септы и дисковидные полярные тела веретена (ПТВ) — *Ustomycetes* (*Exobasidiales*) и *Teliomycetes*; 2) грибы, имеющие долипоровые септы и биглобулярные ПТВ, — собственно *Heterobasidiomycetes* (Wells, 1994). Далее приводится краткий конспект этой системы.

Отдел *BASIDIOMYCOTA*

I. *Teliomycotina* (*Platyglaoeales*, *Atractiellales*, *Uredinales*, *Septobasidiales*, *Exobasidiales*...) — характерны простые поры и дисковидные ПТВ, аурикулярноидные фрагмобазидии или голобазидии, базидиоспоры способны образовывать вторичные споры;

II. *Basidiomycotina* — сложные септальные поры, биглобулярные ПТВ:

1. *Heterobasidiomycetes*

a. *Heterobasidiomycetidae* (*Ceratobasidiales*, *Tulasnellales*, *Dacrymycetales*, *Auriculariales*)

b. *Tremellomycetidae* (*Tremellales*)

2. *Homobasidiomycetes*

Еще одна плоскость, в которой стремительно развивается исследование филогенетических отношений различных групп грибов, задана сравнительным изучением нуклеотидных последовательностей различных генов рДНК.

Результаты молекулярного филогенетического анализа были обобщены в работе Вейса и соавторов (Weiss et al., 2004), где была предложена филогенетическая система гетеробазидиальных грибов, основанная на анализе последовательности нуклеотидов в генах большой субъединицы ядерной рДНК (nucLSU — 25—28 rDNA). Все гетеробазидиальные грибы по анализируемым последовательностям распределились между 3 классами: *Urediniomycetes*, *Ustilaginomycetes* и *Hymenomycetes*.

Отдел *BASIDIOMYCOTA*

Класс *Urediniomycetes*

1. *Urediniomycetidae* (*Septobasidiales*, *Platyglloeales*, *Uredinales*)
'*Atractiellales* lineage'
2. *Microbotryomycetidae* (*Cryptomycocolacales*, *Heterogastridiales*, *Sporidiobolales*, *Leucosporidiales*, *Microbotryales*)
'*Classiculales* lineage'
3. *Agaricostilbomycetidae* ('*Mycogloea* group', *Agaricostilbales*)

Класс *Ustilaginomycetes*

Класс *Hymenomycetes*

1. *Tremellomycetidae* (*Cystofilobasidiales*, *Tremellales*)
2. *Hymenomycetidae* (*Sebacinales*, *Auriculariales*, *Dacrymycetales*, *Tulasnellales*, *Ceratobasidiales*)

Проведенный анализ прояснил филогенетические взаимоотношения между *Ustilaginomycetes*, *Urediniomycetes* и *Hymenomycetes*, подтвердив гипотезу (основанную ранее на ультраструктурных данных), что *Ustilaginomycetes* являются сестринской группой *Hymenomycetes*, а *Urediniomycetes* является базальной группой для всех гетеробазидиальных грибов (Swann, Taylor, 1993; Cavalier-Smith, 1998; Змитрович, 2001; Zmitrovich, 2003). Однако в отличие от других молекулярных данных, основанных на изучении последовательностей рДНК (Swann, Taylor, 1995; Bauer et al., 2003), в данной работе *Urediniomycetes* не выглядит как монофилетическая группа и авторам остается лишь надеяться, что прояснение всех сложных филогенетических взаимоотношений в базальной группе базидиомицетов станет возможным при использовании новых подходов в молекулярных исследованиях.

Анализируя предложенную систему на уровне порядков, следует отметить обособление на кладограмме порядка *Sebacinales*. По морфологическим характеристикам представители семейства *Sebacinaceae* обычно рассматривались в порядке *Auriculariales* (Bandoni, 1984), однако остальные *Auriculariales* имеют на гифах пряжки, тогда как виды семейства *Sebacinaceae* их лишены (Wells, Oberwinkler, 1982). Кроме того, последние данные молекулярных исследований показали участие представителей *Sebacinaceae* в образовании различных форм микоризных взаимоотношений с растениями: эктомикоризы (Glen et al., 2002; Selosse et al., 2002; Tedersoo et al., 2003; Urban et al., 2003), орхидной микоризы (McKendrick et al., 2002; Selosse et al., 2002; Taylor et al., 2003) и эрикоидной микоризы (Berch et al., 2002; Allen et al., 2003). Все эти результаты вместе с их обособленным положением на кладограмме стали достаточным основанием для выделения нового порядка.

Самые современные мультигенные исследования *Basidiomycota* (Matheny et al., 2007) показали действительную принадлежность семейств *Ceratobasidiaceae* и *Tulasnellaceae* к порядку *Cantharellales* (Hibbett, Binder, 2002; Binder et al., 2005; Larsson, 2007; Lawrey et al., 2007). Эти семейства включают представителей, характеризующихся повторяющимися спорами, что традиционно ассоциировало их с гетеробазидиальными грибами, хотя морфологическое сходство рода *Thanatephorus* с гомобазидиомицетом *Botryobasidium* отмечалось ранее неоднократно (Oberwinkler, 1972, и др.).

Нельзя не упомянуть и последней работы большого коллектива авторов, посвященной анализу мультигенного филогенетического древа грибов (Hibbett et al., 2007).

Отдел *Basidiomycota* в этой работе включает 3 подотдела: *Pucciniomycotina* (соответствует по объему классу *Urediniomycetes*), *Ustilaginomycotina* (*Ustilaginomyces* + *Exobasidiomycetes*) и *Agaricomycotina* (*Homobasidiomycetes* + *Heterobasidiomycetes caetera*). Подотдел *Agaricomycotina* включает классы *Tremellomycetes*, *Dacrymycetes* и *Agaricomycetes*, причём к последнему в виде аппендикса ('*incertae sedis*') присоединяются порядки *Auriculariales*, *Sebacinales* и *Cantharellales* (incl. *Tulasnellales*). Новизна данной работы заключается в типификации некоторых таксонов и повышении ранга ряда из них. Однако ничего нового в выяснение филогенетических взаимоотношений между крупными группами, за исключением некоторого обособления дакримицетовых грибов, эта работа не внесла.

Таким образом, реконструкция филогенеза гетеробазидиомицетов далека от завершения и корректируется по мере накопления новых как молекулярных, так и морфологических данных. И лишь разумная интерпретация совокупности всех признаков позволит пролить свет на систематическое положение и филогенетические взаимосвязи такого сложного комплекса, как гетеробазидиальные грибы.

Гетеробазидиомицеты и дискуссия об эволюции базидиомицетов

Наличие различных типов базидий в пределах рассматриваемой группы на протяжении всего периода ее изучения вызывало дискуссии. Исходной позицией исследователей было разграничение видов по группам в зависимости от типа базидии.

Так, например, род *Helicobasidium* вначале был помещен в *Auriculariales* вместе с большинством других видов, имеющих трубчатые, поперечно-септированные базидии. Такой подход продержался до начала изучения ультраструктуры септальной поры. Муром (Moore, 1978, 1990) была показана гетерогенность аурикуляриевых грибов, и виды с простыми септальными порами были выделены из *Auriculariales*, имеющих долипоры, и помещены в отдельный порядок *Platyglloeales*. Также многие виды с продольно-септированными базидиями помещались в порядке *Tremellales*, который долгое время служил сборным таксоном для всех базидиомицетов, обладающих такой характеристикой. Представление о том, что *Tremellales* может содержать две вполне обособленные группы — *Tremellales s. str.* (микопаразиты с дрожжеподобными анаморфами) и *Tremellales caeteri* (= *Auriculariales*: сапротрофы без дрожжевой стадии), было впервые высказано Бандони (Bandoni, 1984).

Несомненно, у исследователей возникал вопрос и об исходном типе базидии. Уэллс (Wells, 1994) отмечал: «...кажется, что природа экспериментирует с различными типами базидий у низших базидиомицетов перед тем как стабилизироваться на более существенной и высшей холобазидии *Polyporales s. l.* (= *Aphylllophorales*) и *Agaricales s. l.*». Сложность вопроса заключалась в том, что простота строения холобазидии не может однозначно свидетельствовать о ее примитивности. Данный тезис подтверждается не только наличием холобазидии у эволюционно продвинутых таксонов, но и ее явно вторичным происхождением у *Tilletiaceae* (Linder, 1940). Кроме того, именно септированные (поперечно-септированные) фрагмобазидии обладают наиболее примитивными ультраструктурными особенностями. Наличие переходов между поперечно-септированной и продольно-септированной базидиями, наблюдаемых у представителей *Auriculariales* и *Exidiales*, породило ряд гипотез о происхождении холобазидии и стимулировало поиски предка гомобазидиомицетов.

Все холобазидии гетеробазидиальных грибов представляют собой гетеробазидии, т. е. они имеют расчленение на гипо- и эпибазидиальные части, а в онтогенезе можно наблюдать стадии про- и метабазидии, однако их происхождение представляется полифилетическим (Змитрович, 2001).

Клеточные исследования показали, что с типом септации базидии жестко скоррелирован характер ориентации микротрубочкового веретена в ходе деления ядра перед образованием базидиоспор. Данный признак впервые был замечен Юэлем (Juel, 1898) при исследовании голобазидий и использован Линдером и Донком (Linder, 1940;

Donk, 1964) в филогенетических заключениях. Данный подход вполне возможно распространить и на анализ гетеробазидий, при этом крестовидно-разделенную тремеллоидную базидию можно рассматривать как хиастобазидию, в то время как поперечно-септированную фрагмобазидию (*Uredinales*, *Ustilaginales* s. l., *Septobasidiales* и частично *Auriculariales*) можно интерпретировать как стихобазидию. Двуспоровая базидия *Dacrymycetales* является стихобазидией и представляет собой связующее звено между фрагмобазидией *Uredinales* и гомобазидией *Clavulinaceae*. По мнению И. В. Змитровича (2001), «...ближе всего к архетипу гомобазидиомицетов стоят клавулиновые и систотремовые грибы, а своеобразным мостом, связующим эту группу с анцестральными ржавчинниками, являются гетеробазидиомицеты порядка *Dacrymycetales*».

Гипотезы клавариоидного предка гомобазидиомицетов высказывались и ранее. Корнер (Corner, 1970) — сторонник клавариоидной гипотезы возникновения голобазидиомицетов — предлагал искать связующее звено между *Heterobasidiomycetes* в пределах клавариоидных грибов, особенно в серии *Tremellodendron* (септированные базидии) → *Tremellodendropsis* (частично септированные базидии) → *Arhelaria* (несептированные базидии).

Вторая группа гипотез посвящена поиску связующего звена между анцестральными *Heterobasidiomycetes* и типичными *Holobasidiomycetes*. Одним из ключевых представителей данного подхода является Роджерс (Rogers, 1935). Данный исследователь постулировал, что виды рода *Ceratobasidium* обладают типом базидии, которая является филетическим переходом от гетеробазидиальных форм (возможно *Tulasnella*-типа) к типичным голобазидиомицетам. Филогенетическая модель, основанная на этой гипотезе, предлагает эволюционное развитие от примитивных аурикулярноидных гетеробазидиомицетов к более сложным тремеллоидным гетеробазидиомицетам и от них к голобазидиомицетам (через *Tulasnellales* и *Ceratobasidiales*) по схеме: поперечно-септированная аурикулярноидная базидия (подобная *Cystobasidium sebaceum*) → продольно-септированная тремеллоидная базидия (подобная *Exidiopsis effusa*) → туласнеллоидная базидия с базальной септой и вздутыми стеригмами (подобная *Tulasnella subglobispora*) → голобазидия *Ceratobasidium*-типа с длинными стеригмами → голобазидия *Thanatephorus*-типа с почти не удлинненными стеригмами → голобазидия *Botryobasidium*-типа с короткими компактными стеригмами. Данная гипотеза делает *Holobasidiomycetes* монофилетической группой — все в конечном счете возникли из *Ceratobasidium*-подобного предка.

Взгляды Роджерса были поддержаны Мартином (Martin, 1945), который также рассматривал *Ceratobasidium* как анцестральную группу голобазидиомицетов, отмечая, что неплотное сплетение гиф, короткие толстые базидии с их вздутыми эпibasидиями и вторичное прорастание базидиоспор — все это примитивные признаки. Сценарий филогенеза гетеробазидиомицетов, по Мартину, выглядит следующим образом: *Uredinales* → *Auricularia/Platyglöea* → *Sebacina/Tremella* → *Tulasnella* → *Ceratobasidium* → *Botryobasidium*, *Dacrymyces*, *Sirobasidium*.

В целом эволюционная линия *Exidiales* → *Tulasnellales* → *Ceratobasidiales* → *Botryobasidiales* признавалась многими авторами (Talbot, 1965; Lowy, 1971; Rogers, 1971; Jülich, 1981).

Как еще один вариант подобных гипотез следует упомянуть гипотезу Линдера (Linder, 1940), который предположил возникновение родов *Ceratobasidium*, *Tulasnella* и кортициоидного рода *Sistotrema* как отдельных эволюционных линий от *Sebacina*-подобного предка. Такой подход предполагает рассматривать кортициоидные грибы (и голобазидиомицеты в целом) в качестве полифилетической группы. Согласно Линдеру, *Ceratobasidium* является идеальным связующим родом между *Sebacina*-подобным предком и родом *Botryobasidium*. Эта гипотеза была принята Оливом и Робертсом (Olive, 1957; Roberts, 1998).

Следует отметить также оригинальный подход Савиля (Savile, 1955, 1968), постулирующий возникновение *Holobasidiomycetes* непосредственно от примитивных паразитических аурикулярноидных базидиомицетов через *Exobasidiales* и *Ceratobasidi-*

ales (при этом для более сложных гетеробазидиомицетов полагался отдельный эволюционный путь). Особенность этих взглядов определяется тем, что данные эволюционные модели основывались не только на морфологии базидии, но также на наличии или отсутствии пряжек и, кроме того, трофическом статусе таксонов (паразитическом или сапротрофном).

В противовес обозначенным выше взглядам существовала другая группа гипотез, рассматривающих возникновение *Heterobasidiomycetes* из *Holobasidiomycetes* (Gäumann, 1964; Райтвийр, 1964; Пармасто, 1968; Kreisel, 1969). Основоположником данных взглядов можно считать Бесси (Bessey, 1950), который предположил, что *Heterobasidiomycetes* развились из распространенных, кортиционидных *Holobasidiomycetes* посредством модификации базидии. В основе его рассуждений лежало предположение, что если холобазидия была первым шагом в эволюции от *Ascomycetes*, то мы можем заключить, что в некоторых случаях нормальная тонкая стеригма (как у *Corticium*) стала более крупной, достигнув в конце концов состояния, благоприятного для разделения (на уровне рода *Tulasnella*). Подобным образом допускалась возможность трансформации тремеллоидной базидии в аурикулярноидную. Филогенетическая модель, построенная на подобных допущениях, содержала в качестве анцестральной для многих гетеробазидиомицетов (*Tulasnella*, *Ceratobasidium*, *Tremellales*, *Dacrymycetales* и, возможно, *Auriculariales*) группы голобазидиомицетных представителей *Thelephoraceae*.

Более современная версия возникновения гетеробазидиомицетов из голобазидиомицетов была предложена Муром (Moore, 1978, 1985) и основана на интерпретации ультраструктуры септальной поры. Однако поздние ультраструктурные и молекулярные исследования (McLaughlin et al., 1995; Swann, Taylor, 1995) показали ненадежность подобных гипотез.

К сожалению, вопрос о предковых формах гетеробазидиомицетов, как, впрочем, и гомобазидиомицетов, сегодня так же далек от окончательного решения, как и столетия назад. Каждая группа гипотез реализуется в конкретной познавательной ситуации и обеспечивает преемственность знаний, служа своего рода «стартовой позицией» для вновь проводимого исследования. Таким образом, дальнейшее накопление новых данных, полученных с помощью современных методов исследования, позволит верифицировать ту или иную гипотезу и определить эволюционную значимость такого признака как морфология базидий.

Конспект системы гетеробазидиомицетов

Далее приводится согласованный с современными данными и, на наш взгляд, наиболее пригодный для текущего использования вариант системы гетеробазидиальных грибов.

Отдел *BASIDIOMYCOTA*

Класс I. *Urediniomycetes* Brogniart sensu Swann et Taylor — в клеточной стенке присутствуют маннаны, простые септальные поры без парентосом, дисковидные ПТВ.

1. Подкласс *Urediniomycetidae* sensu Swann, Frieders et McLaughlin — поры, окруженные микротельцами, ПТВ располагаются в порах ядерной оболочки, гифы без пряжек.

Порядок *Septobasidiales* Couch ex Donk — паразиты на покровах насекомых; ПТВ ассоциированы с эндоплазматической сетью или свободны; грибы имеют соматогамный микроцикл.

Семейство *Septobasidiaceae* Maire (*Auriculoscypha* Reid and Manimohan; *Coccidio-dictyon* Oberw.; *Ordonia* Racib.; *Septobasidium* Pat.; *Uredinella* Couch).

Порядок *Platyglloeales* R. T. Moore — паразиты на растениях; ПТВ окружены эндоплазматической сетью; грибы имеют соматогамный микроцикл.

Семейство *Platyglloeaceae* Racib. — на голосеменных (*Platyglloea* J. Schröt. s. str.; *Insolibasidium* Oberw. et Bandoni).

Семейство *Eocronartiaceae* Jülich — на мхах и папоротниках (*Eocronartium* Atkinson; *Herpobasidium* Lind emend. Oberw. et Bandoni; *Jola* A. Møller; *Platycarpa* Couch emend. Oberw. et Bandoni; *Ptechetelium* Oberw. et Bandoni).

Порядок *Uredinales* Arthur — паразиты на растениях; ПТВ не окружены эндоплазматической сетью; грибы имеют сложный жизненный цикл со сперматизацией (13 семейств; 115 родов).

2. Подкласс *Microbotryomycetidae* Swann — микопаразиты, реже паразиты на растениях, формирующие колакосомы и вторично лишённые колакосом; гифы с пряжками; поры не окружены микротельцами; ПТВ располагаются различно.

Порядок *Cryptomycocolacales* Oberw. et Bauer — микопаразиты, формируют колакосомы; септальные поры с микротельцами; ПТВ располагаются в порах ядерной оболочки; грибы не формируют телиоспор.

Семейство *Cryptomycocolaceae* Oberw. et Bauer (*Cryptomycocolax* Oberw. et R. Bauer; *Colacosiphon* R. Kirshner, R. Bauer et Oberw.).

Порядок *Heterogastridiales* Oberw. et R. Bauer — микопаразиты, формируют колакосомы; септальные поры без микротелец; ПТВ внутриядерные; грибы не формируют телиоспор.

Семейство *Heterogastridiaceae* Oberw. et R. Bauer (*Atractocolax* R. Kirshner, R. Bauer et Oberw.; *Colacogloea* Oberw. et R. Bauer; *Heterogastridium* Oberw. et R. Bauer; *Kriegsteinera* Pouzar).

Порядок *Sporidiobolales* J. P. Samp., M. Weiss et R. Bauer — формируют колакосомы; септальные поры без микротелец; ПТВ внутриядерные; в жизненном цикле формируют телиоспоры; культуры окрашены в розовый цвет.

Семейство *Sporidiobolaceae* R. T. Moore emend. J. P. Samp., M. Weiss et R. Bauer (*Sporidiobolus* Nyland; *Sporobolomyces* Kluyver et C. B. Niel; *Rhodospodium* I. Banno; *Rhodotorula* F. C. Harrison).

Порядок *Leucosporidiales* J. P. Samp., M. Weiss et R. Bauer — формируют колакосомы; септальные поры без микротелец; ПТВ внутриядерные; в жизненном цикле формируют телиоспоры; культуры имеют белый или кремовый цвет.

Семейство *Leucosporidiaceae* J. P. Samp., M. Weiss et R. Bauer (*Leucosporidium* Fell, Statzell, I. L. Hunter et Phaff; *Leucosporidiella* J. P. Samp.; *Mastigobasidium* Golubev).

Порядок *Microbotryales* R. Bauer et Oberw. — паразиты на растениях; не формируют колакосом; ПТВ внутриядерные; в жизненном цикле формируют телиоспоры.

Семейство *Ustilentylomataceae* R. Bauer et Oberw. — с септальной порой (*Aurantiopodium* M. Piepenbr., Vánky et Oberw.; *Fulvisporium* Vánky; *Ustilentyloma* Savile).

Семейство *Microbotryaceae* R. T. Moore — без септальной поры (*Bauerago* Vánky; *Liroa* Cif.; *Microbotryum* Lév.; *Sphacelotheca* de Bary; *Zundeliomyces* Vánky).

3. Подкласс *Agaricostilbomycetidae* sensu Swann, Frieders et McLaughlin — септальные поры без микротелец; ПТВ внутриядерные, во время деления перемещаются от ядерной оболочки в нуклеоплазму.

Порядок *Agaricostilbales* Oberw. et R. Bauer — базидиомы гаустероидные; гаустерии не тремеллоидные; освобождение спор неактивное.

Семейство *Agaricostilbaceae* Oberw. et R. Bauer — фрагмобазидия (*Agaricostilbum* J. E. Wright emend. J. E. Wright, Bandoni et Oberw.; *Kondoa* Y. Yamada, Nakagawa et I. Banno emend. Á. Fonseca, J. P. Samp., Inácio et Fell; *Stilbum* Tode ex Mérat).

Семейство *Chionosphaeraceae* Oberw. et Bandoni — голобазидия (*Chionosphaera* D. E. Cox).

UREDINIOMYCETES incertae sedis.

Семейство *Pachnocybaceae* Oberw. et Bauer (*Pachnocybe* Berk.).

Семейство *Saccoblastiaceae* Jülich (*Saccoblastia* A. Møller s. str.).

Семейство *Phleogenaceae* Weese (*Helicogloea* Pat., *Phleogena* Link).

Семейство *Classiculaceae* R. Bauer, Begerow, Oberw. et Marvanová (*Classicula* R. Bauer, Begerow, Oberw. et Marvanová; *Jaculispora* H. J. Huds. et Ingold).

Семейство *Cystobasidiaceae* Gäum. [*Cystobasidium* (Lagerh.) Neuhoff; *Occultifur* Oberw.; *Phacellula* H. Syd.].

Семейство *Mixiaceae* C. L. Kramer (*Mixia* C. L. Kramer).

Мусоглоea-группа (*Mycogloea* L. S. Olive; *Spiculogloea* P. Roberts).

Класс II. *USTILAGINOMYCETES* R. Bauer, Oberw. et Vánky — в клеточной стенке доминируют глюканы и отсутствуют ксиланы; ПТВ полусферические; паразиты растений (10 порядков, 22 семейства).

Класс III. *HYMENOMYCETES* Fr. sensu Swann et Taylor — в клеточной стенке доминируют глюканы и присутствуют ксиланы; септальные поры с долипорами; ПТВ глобулярные без внутренней слоистости.

1. Подкласс *Tremellomycetidae* Locq. sensu Swann et Taylor — долипоры без парентосом или с мешковидными парентосомами.

Порядок *Cystofilobasidiales* Boekhout et Fell — долипоры без парентосом; грибы формируют телиоспоры.

Семейство *Cystofilobasidiaceae* K. Wells et Bandoni (*Cystofilobasidium* Oberw. et Bandoni; *Itersonilia* Derx; *Mrakia* Y. Yamada et Komagata; *Tausonia* Babeva; *Udeniomyces* Nakase et Takem.; *Xanthophyllomyces* Golubev).

Порядок *Tremellales* Rea emend. Bandoni s. l. — долипоры с мешковидными парентосомами; не формируют телиоспор.

Семейство *Tremellaceae* Fr. (*Holtermannia* Sacc. et Traverso; *Sirotrema* Bandoni; *Tremella* Pers.; *Trimorphomyces* Bandoni et Oberw.; *Xenolachne* D. P. Rogers).

Семейство *Sirobasidiaceae* A. Möller (*Fibulobasidium* Bandoni; *Sirobasidium* Lagerh. et Pat.).

Семейство *Phragmoxenidiaceae* Oberw. et R. Bauer (*Phragmoxenidium* Oberw.).

Семейство *Tetragonomycetaceae* Oberw. et Bandoni (*Tetragonomycetes* Oberw. et Bandoni).

Семейство *Filobasidiaceae* L. S. Olive (*Cystofilobasidium* Oberw. et Bandoni; *Filobasidiella* Kwon-Chung; *Filobasidium* L. S. Olive).

Семейство *Syzygosporaceae* Jülich (*Carcinomyces* Oberw. et Bandoni; *Christiansenia* Hauerslev; *Syzygospora* G. W. Martin).

Семейство *Rhynchogastremaceae* Oberw. et Bandoni (*Rhynchogastrema* B. Metzler et Oberw.).

2. Подкласс *Hymenomycetidae* Alexop. sensu Swann et Taylor — долипоры с невздутыми парентосомами.

Порядок *Sebacinales* M. Weiss, Selosse, Rexer, A. Urban et Oberw. — парентосомы неперфорированы; фрагмобазидия продольно-септированная; гифы без пряжек; цистид нет; большинство видов микоризообразователи.

Семейство *Sebacinaceae* Oberw. et K. Wells (*Craterocolla* Bref.; *Efibulobasidium* K. Wells; *Sebacina* Tul., *Tremellodendron* G. F. Atk., *Tremelloscypha* D. A. Reid; *Tremellostereum* Ryvarden).

Порядок *Auriculariales* J. Schröt. emend. M. Weiss, Selosse, Rexer, A. Urban et Oberw. — парентосомы неперфорированы; фрагмобазидии поперечно- или продольно-септированные; гифы с пряжками или без пряжек; сапротрофы, главным образом на разрушенной древесине.

Семейство *Exidiaceae* R. T. Moore [*Basiodendron* Rick; *Bourdotia* (Bres.) Trotter; *Craterocolla* Bref.; *Ductifera* Lloyd; *Efibulobasidium* K. Wells; *Eichleriella* Bres.; *Exidia*

Fr.; *Exidiopsis* (Johan-Olsen in Bref.) A. Møller; *Fibulosebacea* K. Wells et Rairv.; *Heterochaete* Pat.; *Pseudostypella* McNabb].

Семейство *Auriculariaceae* Fr. (*Auricularia* Bull. ex Juss.; *Myliopsis* Pat.).

Семейство *Hyaloriaceae* A. Møller [*Elmerina* Bres.; *Heterochaetella* (Bourdot) Bourdot et Galzin; *Heteroscypha* Oberw. et Agerer; *Hyaloria* A. Møller; *Myxarium* Wallr.; *Phlogiotis* Quél.; *Protodaedalea* Imazeki; *Protodontia* Höhn.; *Protohydnum* A. Møller; *Protomerulius* A. Møller; *Pseudohydnum* P. Karst.; *Stypella* A. Møller].

Семейство *Patouillardinaceae* Jülich (*Patouillardina* Bres.).

Семейство *Tremellodendropsidaceae* Jülich [*Tremellodendropsis* (Corner) D. A. Crawford].

Порядок *Dacrymycetales* Henn. — парентосомы неперфорированы; вильчато-разветвленная голобазидия (стихобазидия); сапротрофы главным образом на разрушенной древесине.

Семейство *Dacrymycetaceae* Bref. [*Calocera* (Fr.) Fr.; *Cerinomyces* G. W. Martin; *Dacrymyces* Nees: Fr.; *Dacryonaema* Nannf.; *Dacryopinax* G. W. Martin; *Ditiola* Fr.; *Guepiniopsis* Pat.].

Порядок *Cantharellales* Gäum. — парентосомы неперфорированные либо перфорированные; стихобазидии — 2—6-споровые голобазидии либо 1—8-споровые голобазидии с полуотгороженными метабазидами. Из гетеробазидиальных грибов к этому порядку относятся 2 семейства.

Семейство *Tulasnellaceae* Juel (*Tulasnella* J. Schröt.; *Gloeotulasnella* Höhn. et Litsch.; *Pseudotulasnella* Lowy; *Stilbotulasnella* Oberw. et Bandoni).

Семейство *Ceratobasidiaceae* Jülich (*Ceratobasidium* D. P. Rogers; *Marchandiomyces* Dieder. et D. Hawksw.; *Oliveonia* Donk; *Oncobasidium* P. H. B. Talbot et Keane; *Thaenophorus* Donk; *Waitea* Warcup et P. H. B. Talbot).

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 07-04-01408).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Змитрович И. В. Макросистема и филогения Basidiomycetes: вариант красноводорослевого предка // Мусена. 2001. Т. 1, № 1. С. 3—58.

Пармасто Э. Конспект системы кортициевых грибов. Тарту, 1968. 261 с. (Parmasto E. Conspectus systematis Corticiacearum. Tartu: Inst. Zool. Bot. 1968. 261 p.).

Райтвийр А. Г. Обзор гетеробазидиальных грибов СССР (в связи с некоторыми проблемами филогенеза базидиальных и микogeографии): Автореф. ... канд. биол. наук. Тарту, 1964. 22 с.

Allen T. R., Millar T., Berch S. M., Berbee M. L. Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoid mycorrhizal roots // *New Phytologist*. 2003. Vol. 160. P. 255—272.

Andersen T. B. A comparative taxonomic study of Rhizoctonia sensu lato employing morphological, ultrastructural and molecular methods // *Mycological Research*. 1996. Vol. 100. P. 1117—1128.

Bandoni R. J. The Tremellales and Auriculariales: an alternative classification // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. 1984. Vol. 25. P. 489—530.

Bauer R., Begerow D., Oberwinkler F., Marvanová L. *Classicula*: the teleomorph of *Naiadella fluitans* // *Mycologia*. 2003. Vol. 95. P. 756—764.

Begerow D., Bauer R., Oberwinkler F. Phylogenetic studies on large subunit ribosomal DNA sequences of smut fungi and related taxa // *Can. J. Bot.* 1997. Vol. 75. P. 2045—2056.

Berch S. M., Allen T. R., Berbee M. L. Molecular detection, community structure and phylogeny of ericoid mycorrhizal fungi // *Plant and Soil*. 2002. Vol. 244. P. 55—66.

Bessey E. A. *Morphology and taxonomy of fungi*. N. Y., 1950. 791 p.

Binder M., Hibbett D. S., Larsson K.-H. et al. The phylogenetic distribution of resupinate forms across the major clades of mushroom-forming fungi (Homobasidiomycetes) // *Systematics Biodiv.* 2005. Vol. 3. P. 113—157.

- Boehm E. W. A., McLaughlin D. J. Mitosis and ultrastructure in *Eocronartium muscicola*: meiosis and basidial development // *Mycologia*. 1989. Vol. 81. P. 98—114.
- Bourdot H., Galzin A. Hyménomycètes de France. Hétérobasidiés—Homobasidiés gymnocarpes. Sceaux, 1927. 758 p.
- Brefeld O. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie 7. Leipzig, 1888. 178 S.
- Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // *Biol. Rev.* 1998. Vol. 73, N 3. P. 203—266.
- Corner E. J. H. Supplement to «A monograph of *Clavaria* and allied genera» // *Beih. Nova Hedwigia*. 1970. H. 33. 299 p.; 4 pl.
- Donk M. A. Revision der Niederländischen Homobasidiomycetae—Aphylophoraceae. I // *Med. Ned. mycol. Ver.* 1931. N 18—20. S. 65—200.
- Donk M. A. Notes on resupinate Hymenomycetes. II. The tulasnelloid fungi // *Reinwardtia*. 1956. Vol. 3. P. 363—379.
- Donk M. A. The generic names proposed for Hymenomycetes. IX. «Meruliaceae» and *Cantharellus* s. str. // *Fungus*. 1958. Vol. 28. P. 7—15.
- Donk M. A. A conspectus of the families of Aphylophorales // *Persoonia*. 1964. Vol. 3, pt 2. P. 199—324.
- Donk M. A. Check list of European hymenomycetous Heterobasidiae // *Persoonia*. 1966. Vol. 4, pt 2. P. 145—244.
- Donk M. A. Check list of European hymenomycetous Heterobasidiae. Supplement and corrections // *Persoonia*. 1974. Vol. 8, pt 1. P. 33—50.
- Fries E. *Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitatas, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuui atque descripsit*. Vol. 1. Gryphiswald, 1821. 520 p.
- Fries E. *Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitatas, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuui atque descripsit*. Vol. 2. Gryphiswald, 1822. 274 p.
- Fries E. *Systema orbis vegetabilis*. Pt 1. *Plantae homonemae*. Lund, 1825. 374 p.
- Fries E. *Summa vegetabilium Scandinaviae, seu enumeratio systematica et critica plantarum quum cotyledoniarum, tum nemearum inter mare occidentale et album, eidorum et nordkap, hactenus lectarum, indicata simul distributione geographica*. Uppsala, 1849. 572 p.
- Fries E. *Hymenomycetes Europaei sive epicriseos systematis mycologici*. Uppsala, 1874. 755 p.
- Gargas A., DePriest P. T., Grube M., Tehler A. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny // *Science*. 1995. Vol. 268. P. 1492—1495.
- Gäumann E. *Die Pilze*. Basel; Stuttgart, 1964. 541 S.
- Glen M., Tommerup I. C., Bougher N. L., O'Brien P. A. Are Sebacinaceae common and widespread ectomycorrhizal associates of *Eucalyptus* species in Australian forests? // *Mycorrhiza*. 2002. Vol. 12. P. 243—247.
- Gray S. F. A natural arrangement of British plants according to their relations to each other as pointed out by Jussieu, De Candolle, Brown and C. Vol. 1. London, 1821. 824 p.
- Hibbett D. S., Binder M. Evolution of complex fruiting-body morphologies in homobasidiomycetes // *Proc. Roy. Soc. London*. 2002. Vol. 269. P. 1963—1969.
- Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // *Mycological Research*. 2007. Vol. 111, N 5. P. 509—547.
- Juel H. O. Die Kernteilung in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten // *Jahrb. Wiss. Bot.* 1898. H. 32. S. 361—388.
- Jülich W. Higher taxa of Basidiomycetes. J. Cramer, Vaduz, Liechtenstein, 1981. 485 p.
- Kreisel H. *Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze*. Jena: Gustav Fischer, 1969. 245 S.; 8 taf.
- Larsson K.-H. Molecular phylogeny of *Hyphoderma* and the reinstatement of *Peniophorella* // *Mycological Research*. 2007. Vol. 111. P. 186—195.
- Lawrey J. D., Binder M., Diederich P. et al. Phylogenetic diversity of lichen-associated homobasidiomycetes // *Molec. Phylog. Evol.* 2007. Vol. 44. P. 778—789.

- Linder D. H. Evolution of the Basidiomycetes and its relation to the terminology of the basidium // *Mycologia*. 1940. Vol. 32. P. 419—447.
- Lowy B. Taxonomic problems in the Heterobasidiomycetes // *Taxon*. 1968. Vol. 17. P. 118—127.
- Lowy B. Tremellales // *Flora Neotropica*. 1971. Vol. 6. P. 1—153.
- Martin G. W. The classification of the Tremellales // *Mycologia*. 1945. Vol. 37. P. 527—542.
- Martin G. W. New or noteworthy tropical fungi IV // *Lloydia*. 1948. Vol. 11. P. 111—122.
- Matheny P. B., Wang Z., Binder M. et al. Contributions of rpb2 and tef1 to the phylogeny of mushrooms and allies (Basidiomycota, Fungi) // *Molec. Phylog. Evol.* 2007. Vol. 43. P. 430—451.
- McKendrick S. L., Leake J. R., Taylor D. L., Read D. J. Symbiotic germination and development of the mycoheterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. // *New Phytologist*. 2002. Vol. 154. P. 233—247.
- McLaughlin D. J., Berres M. E., Szabo L. J. Molecules and morphology in basidiomycete phylogeny // *Can. J. Bot. (Suppl. 1)*. 1995. Vol. 73. P. S684—S692.
- Moore R. T. Taxonomic significance of septal ultrastructure with particular reference to the jelly fungi // *Mycologia*. 1978. Vol. 70, N 5. P. 1007—1024.
- Moore R. T. The challenge of the dolipore / parenthesesome septum / Eds D. Moore et al. // *Developmental biology of higher fungi*. Cambridge, 1985. P. 175—212.
- Moore R. T. Order *Platyglouales* ord. nov. // *Mycotaxon*. 1990. Vol. 39. P. 245—248.
- Möller A. *Protobasidiomyceten* // *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. H. 8. Jena, 1895. 174 S.
- Oberwinkler F. The relationships between the Tremellales and the Aphyllorphales // *Persoonia*. 1972. Vol. 7. P. 1—16.
- Olive L. S. Two new genera of the Ceratobasidiaceae and their phylogenetic significance // *Amer. J. Bot.* 1957. Vol. 44. P. 429—435.
- Patouillard N. T. *Des Hyménomycètes au point de vue de leur structure et de leur classification*. Thèse Ecole sup. Pharm. Paris, 1884. 51 p.
- Patouillard N. *Les Hyménomycètes d'Europe. Anatomie générale et classification des Champignons supérieurs*. Paris: P. Klincksieck, 1887. 166 p.
- Roberts P. Morphological and molecular systematics of the Ceratobasidiales. King's College, University of London (PhD Thesis). L., 1998. 281 p.
- Rogers D. P. Notes on the lower Basidiomycetes // *Univ. Iowa Studies Nat. Hist.* 1935. Vol. 17. P. 3—43.
- Rogers D. P. Patterns of evolution to the homobasidium / Ed. R. H. Petersen. *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville, 1971. P. 241—257.
- Savile D. B. O. A phylogeny of the Basidiomycetes // *Can. J. Bot.* 1955. Vol. 33. P. 60—104.
- Savile D. B. O. Possible interrelationships between fungal groups / Eds G. C. Ainsworth, A. S. Sussman // *The fungi, an advanced treatise*. Vol. 3. N. Y., 1968. P. 649—675.
- Selosse M. A., Bauer R., Moyersoen B. Basal hymenomycetes belonging to the Sebacinaceae are ectomycorrhizal on temperate deciduous trees // *New Phytologist*. 2002. Vol. 155. P. 183—195.
- Swann E. C., Taylor J. W. Higher taxa of Basidiomycetes: an 18S rDNA gene perspective // *Mycologia*. 1993. Vol. 85. P. 923—936.
- Swann E. C., Taylor J. W. Phylogenetic diversity of yeast-producing basidiomycetes // *Mycological Research*. 1995. Vol. 99. P. 1205—1210.
- Talbot P. H. B. Studies of 'Pellicularia' and associated genera of Hymenomycetes // *Persoonia*. 1965. Vol. 3. P. 371—406.
- Talbot P. H. B. Fossilized pre-Patouillardian taxonomy? // *Taxon*. 1968. Vol. 17. P. 620—628.
- Taylor D. L., Bruns T. D., Szaro T. M., Hodges S. A. Divergence in mycorrhizal specialization within *Hexalectris spicata* (Orchidaceae), a non-photosynthetic desert orchid // *Amer. J. Bot.* 2003. Vol. 90. P. 1168—1179.
- Tedersoo L., Kõljalg U., Hallenberg N., Larsson K.-H. Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest // *New Phytologist*. 2003. Vol. 159. P. 153—165.

Tulasne L. R. Observations sur l'organisation des Trémellinées // Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Vegetale. Sér. 3. 1853. T. 19. P. 193—231.

Tulasne L. R. Seconde mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées // Ann. Sci. Nat. (Bot.). 1854. T. 2. P. 77—196.

Urban A., Weiss M., Bauer R. Ectomycorrhizae involving sebacinoid mycobionts // Mycological Research. 2003. Vol. 107. P. 3—14.

Weiss M., Bauer R., Begerow D. Spotlights on heterobasidiomycetes / Eds R. Agerer, M. Piepenbring, P. Blanz Frontiers in Basidiomycote mycology. Munich, 2004. P. 7—48.

Wells K. Jelly fungi, then and now! // Mycologia. 1994. Vol. 86, N 1. P. 18—48.

Wells K., Oberwinkler F. Tremelloscypha gelatinosa, a species of a new family Sebacinaceae // Mycologia. 1982. Vol. 74. P. 325—331.

Zmitrovich I. V. A revised eukaryote tree: the case for a euglenozoan root // Intern. J. Algae. 2003. Vol. 5, N 2. P. 1—38.

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

Поступила 4 V 2008

Р Е З Ю М Е

Выполнен обзор таксономии гетеробазидиальных грибов и рассмотрена проблема внешних границ группы. Дан анализ современных систем гетеробазидиомицетов. Приведен наиболее стабильный и пригодный для текущего использования вариант системы гетеробазидиомицетов.

Ключевые слова: дрожалковые грибы, *Heterobasidiomycetes*, морфология базидий, таксономия.

SUMMARY

The review of taxonomy of heterobasidiomycetes is carried out and the problem of external borders of the group is considered. The analysis of recent systems of *Heterobasidiomycetes* is given. The most stable and suitable variant of system of *Heterobasidiomycetes* for current use is proposed.

Key words: gelly fungi, *Heterobasidiomycetes*, basidial morphology, taxonomy.