

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

1974

Том 11

NOVITATES SYSTEMATICAE
PLANTARUM NON VASCULARIUM

MCMLXXIV

Tomus XI



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД (LENINGRAD) · 1974

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ БАЗИДИАЛЬНЫХ МАКРОМИЦЕТОВ

AD SYSTEMA BIOMORPHARUM MACROMYCETUM BASIDIALIUM

Жизненным формам базидиальных макромицетов посвящено несколько небольших работ Э. Пармасто. В 1965 г. он опубликовал короткий доклад «Жизненные формы высших базидиальных грибов», где описывает жизненную форму «Рогia» и перечисляет еще 19 жизненных форм афиллофоровых грибов без описания. Позднее Э. Пармасто (1968) повторяет основные положения этой статьи. Кроме того, он еще трижды упоминает жизненные формы афиллофоровых грибов в статьях на эстонском языке, причем в одной из них дает описание жизненной формы Ramaria. Взгляды этого автора на жизненные формы грибов сводятся к следующему.

1. Жизненные формы цветковых растений проявляются главным образом в строении вегетативных органов, у грибов же — в строении плодовых тел (т. е. условно генеративных органов).

2. Эволюция жизненных форм и систематических категорий у грибов связаны между собой теснее, чем это имеет место у цветковых растений.

3. Жизненная форма у грибов больше, чем у цветковых растений, зависит от конкретных экологических условий, т. е. является более лабильной.

4. В зависимости от экологии (первенствующее значение хозяина или субстрата) жизненные формы у грибов менее связаны с ценозами в целом, чем у цветковых растений.

5. Проблемы жизненных форм грибов связаны не столько с проблемами геоботаники (как это имеет место у цветковых растений), сколько с проблемами экологии, эволюционной морфологии и учения о виде.

Э. Пармасто указывает, что понятие о жизненных формах дает возможность представить конкретные пути возникновения явлений конвергенции. Он считает, что система Фриза отражает не родство филогенетических таксонов, а эволюцию жизненных форм. Это нельзя отрицать, что в ряде случаев обе формы эволюции органического мира совпадают.

Последнее положение Э. Пармасто перекликается со взглядами Друде и других авторов на историзм форм, т. е. связь их с филогенетическим развитием таксонов.

Согласно взглядам автора настоящей статьи (Бондарцева, 1972), общая система жизненных форм грибов должна отражать

основные эколого-биологические особенности, обуславливающие приспособление грибов к разнообразным условиям существования. На основе этого положения были предложены принципы выделения жизненных форм грибов: 1) приспособление к субстрату, на котором обитает гриб и который он потребляет в процессе своей жизнедеятельности и 2) условия спорообразования и распространения спор, определяющие среду, в которой освобождаются споры (воздушная, водная, почвенная), и основные типы защиты органов спороношения до полного созревания спор.

На основании этих принципов была предложена морфолого-экологическая система жизненных форм грибов, с преобладанием экологического элемента. Она позволяет оценивать распространение грибов в различных условиях существования, их экологическую функцию в биогеоценозах. Категориями общей системы можно с успехом пользоваться не только при изучении всей флоры грибов, но и для познания закономерностей распространения более или менее крупных таксонов или нетаксономических единиц, например базидиальных макромицетов.

Согласно общей системе жизненных форм, базидиальные макромицеты относятся к следующим основным формам.

АЭРОАКСИЛОМИЦЕТЫ

На опавших листьях и сухих стеблях травянистых растений

Гимноспоровые незащищенные: *Clavariaceae*

Гимноспоровые защищенные: *Polyporaceae*, *Agaricaceae*

АЭРОКСИЛОМИЦЕТЫ

На живых деревьях и мертвой древесине различной степени разрушения

Гимноспоровые незащищенные: *Tremellaceae*, *Corticaceae* и другие семейства с гладким, сетчатым, складчатым, шиловатым или морщинистым гимением

Гимноспоровые защищенные: *Polyporaceae*, *Agaricaceae*

Гемангиоспоровые: *Agaricaceae* (1—2 представителя), *Cryptoporus volvatus* (Peck) Shear (*Polyporaceae*)

АЭРОМИКОМИЦЕТЫ

Гимноспоровые незащищенные: *Corticaceae*, некоторые *Hydnaceae* s. l.

Гимноспоровые защищенные: *Polyporaceae*, *Agaricaceae*

АЭРОМИКОРИЗОМИЦЕТЫ

Гимноспоровые защищенные: *Boletaceae*, *Agaricaceae*

Гемангиоспоровые: *Agaricaceae*

АЭРОГУМУСОМИЦЕТЫ

Гимноспоровые незащищенные: *Lachnocladiaceae*, *Corticaceae*, *Clavariaceae*, *Hydnaceae* s. l., *Thelephora terrestris* Fr. (*Thelephoraceae*)

Гимноспоровые защищенные: *Boletaceae*, *Agaricaceae*, *Cantharellus* (*Cantharellaceae*), *Coltricia perennis* (Fr.) Murr. (*Mucronopora*)

Гемангиоспоровые: *Agaricaceae*, *Gasteromyces*

Ангиспоровые: *Gasteromyces*

АЭРОКОПРОМИЦЕТЫ

Гимноспорные защищенные: *Agaricales*

Гемангиоспорные: *Agaricales*

ГЕОГУМУСОМИЦЕТЫ

Ангиоспорные: *Gasteromycetes*

Как видно из предложенной схемы, базидиальные макромицеты распределяются между довольно большим числом жизненных форм. Схема позволяет оценить, какие субстраты и в каких условиях предпочитают различные систематические группы. Однако очевидно, что в этой системе соединены различные эволюционные линии. При выделении основных жизненных форм не учитывался исторический момент, т. е. приспособительная эволюция морфологических структур в границах отдельных таксонов. Эту задачу должны решать частные системы отдельных грибных таксонов, разработанные в рамках общей системы. Объем частных систем определяется задачами исследователя, работающего с определенной группой грибов и выявляющего линии эволюции организационного и приспособительного характера, развитие явлений конвергенции в рамках изучаемого таксона. В пределах гомогенных таксономических групп грибов достаточно четко прослеживаются гомологические ряды в понимании А. А. Заварзина (1923) и Н. И. Вавилова (1935), когда морфологические совпадения связаны не с преемственностью структур, а с общими свойствами в родственных группах. Изменчивость на основе закона гомологических рядов дает варианты, возможные, пользуясь выражением Аристотеля, «согласно природе каждого» (Смирнов, 1974). Н. И. Вавилов отмечал, что и более крупным систематическим категориям, чем виды и роды, свойствен определенный цикл изменчивости.

В свете вышесказанного при изучении базидиальных макромицетов целесообразно учитывать три основные группы, связанные эволюционно: афиллофоровые, агариковые и гастеромицеты, гетеробазидиальные макромицеты.

В настоящей статье предлагается система, разработанная для афиллофоровых грибов.

По отношению к субстрату афиллофоровые грибы делятся на две основные группы: развивающиеся на древесине (аэроксилемицеты), иногда с переходом к напочвенному существованию, и напочвенные виды (аэрогумусомицеты), откуда некоторые представители перешли на стебли травянистых растений, на лесную подстилку и даже древесину. Исходным при развитии на древесине был резупинатный тип, эволюционировавший через расплостертоотогнутые формы к сидячим и, наконец, дифференцированным на шляпку и ножку плодовым телам. Резупинатные и латерально прикрепленные плодовые тела положительно геотропичны. В процессе морфологической дифференциации плодовые тела стано-

вятся отрицательно геотропичными, при сохранении положительного геотропизма гименофора, развивающегося на нижней поверхности шляпки. Исходно напочвенные формы характеризуются отрицательным геотропизмом. Гименофор у цилиндрических и коралловидно разветвленных плодовых тел развивается на боковых поверхностях плодовых тел, у форм, имеющих одну или несколько шляпок, — на нижней поверхности шляпок. Одновременно с формой плодового тела эволюционировал и гименофор. Наиболее древним типом несомненно является гладкий гимений, эволюцию которого можно представить себе следующим образом: от гладкого гимения через мелкобородчатый или зачаточный шиповидный к шиповидному, затем, путем срастания боковых стенок шипов, — к трубчатому. Другой возможный путь — от гладкого гимения к складчатому, затем сетчато-складчатому, сетчатому и, наконец, поровидному и настоящему трубчатому. В отдельных случаях происходило вторичное расщепление трубочек, с образованием вторично шиповидного гименофора. Дедалевидный и пластинчатый (концентрически и радиально) типы образовались также из трубчатого (Бондарцев и Зингер, 1943). При переходе к многолетнему существованию намечается два пути — удлинение стенок трубочек (или пластинок) или образование многослойного гименофора.

Выработка определенных жизненных форм происходила под влиянием конкретных экологических условий, из которых важнейшими, помимо субстрата, следует признать температуру, влажность и в меньшей степени освещенность.

Температурные границы, при которых способен развиваться гриб, различны не только для разных видов, но и для разных частей грибоного организма — спор, грибкицы, плодовых тел. Наиболее подвержены влиянию крайних температур именно плодовые тела. С точки зрения формирования жизненных форм наиболее существенны не смены температур в течение вегетационного периода, хотя и это имеет некоторое значение, а зимние низкие температуры, по отношению к которым плодовые тела делятся на три основные группы: однолетние, однолетние зимующие и многолетние.

По отношению к влажности виды грибов, как и различные части грибоного организма, также отличаются друг от друга. Наиболее выносливыми к недостатку влаги следует признать споры, хотя для прорастания они нуждаются в относительной влажности субстрата не менее 95—98% (Zeller, 1920). Для развития мицелия в древесине требуется влажность не менее 30—70% от сухого веса древесины (Ванин, 1948, 1955). Плодовые тела могут, вероятно, функционировать в более разнообразных условиях. К сожалению, подобных опытов не ставилось, но эмпирическим путем, наблюдая многократно плодовые тела одних и тех же видов в соответствующих условиях, их можно, с извест-

ной степени достоверности, отнести к экологическим группам гигро-, мезо- и ксерофилов.

О действии света на грибы имеется наименьшее количество данных. Очевидно, что для развития грибницы свет не нужен, поскольку она всегда находится внутри субстрата, т. е. в темноте. Для формирования плодовых тел определенный минимум освещенности необходим, так как в темноте (в погребках, шахтах и т. п.) образуются уродливые плодовые тела — необычной, часто разветвленной формы, стерильные или совсем лишённые гименофора. Такие образования часто описывают, как *f. monstrosa* или под тому подобными названиями. Замечено, что наиболее «светолюбивыми» оказываются грибы из группы ксерофилов, наиболее «теневыносливыми» — гигрофилы.

Указанные основные экологические факторы оказали непосредственное влияние на формирование определенных типов плодовых тел. Однако не следует забывать о наследственной основе, обусловившей «модус приспособляемости» (Drude, 1887, 1928). Изучая анатомическое строение плодовых тел афиллофоровых грибов, автор настоящей статьи пришел к выводу, что анатомическое строение и связанная с ним консистенция ткани плодовых тел обусловлены приспособительной эволюцией. Тогда же был сделан вывод, что «анатомическая структура имеет значение как признак, дающий ключ к пониманию жизненных форм, а не основной линии эволюции» (Бондарцева, 1963 : 374). За прошедшие годы мнение автора в основном осталось прежним. Не останавливаясь на подробностях вопроса, уже достаточно освещенного в печати, напомним, что существуют следующие основные типы гифальных систем. Мономитическая: плодовые тела состоят из генеративных гиф, иногда с утолщенными стенками, но без специальной дифференциации. Димитическая со скелетными гифами: плодовые тела состоят из генеративных и скелетных (вегетативных) гиф. Скелетные гифы обычно толстостенные до сплошных, реже со слабо утолщенными стенками, специализированные механические гифы неограниченного роста. Димитическая со связывающими гифами (амфимитическая, по: Kreisel, 1969): плодовые тела состоят из генеративных и связывающих гиф. Последние — вегетативные, тонкие, ветвящиеся, как правило, толстостенные механические гифы ограниченного роста. Тримитическая: плодовые тела состоят из гиф всех трех типов. Различные количественные комбинации гиф разных типов и их расположение в плодовых телах (рыхлое, ячеистое, параллельное и т. д.) дают многочисленные возможности в смысле образования той или иной консистенции. Дифференциация гиф с выработкой гифальных систем разной сложности происходила в определенных экологических условиях и останавливалась на уровне, при котором достигалось выживание вида (применительно прежде всего к субстрату, а также температуре, влажности и т. п.). Конечно, более

совершенная димитическая, и особенно тримитическая, системы возникли на определенном эволюционном уровне (не надо забывать, что эволюционные возможности базируются на определенном генетическом материале!). В ряде случаев более прочная консистенция достигается плотным параллельным расположением генеративных гиф, состоящих из укороченных клеток, или вторичным утолщением их стенок.

В результате изучения анатомического строения плодовых тел в связи с образом жизни можно отметить следующее.

Мономитические плодовые тела имеются во всех семействах порядка, но в более примитивных они составляют большинство. Плодовые тела с этим типом гифальной системы относятся к числу резупинатных, однолетних, с гигрофильными, реже мезофильными свойствами, развиваются на сильно разрушенной древесине или сами являются сильными разрушителями. Такие плодовые тела существуют недолго и разрушаются, как правило, вскоре после окончания споруляции. Плотное, параллельное расположение гиф, состоящих из укороченных клеток, дает новые возможности для формообразования. Таковы, например, плодовые тела напочвенных трутовиков [*Coltricia perennis* (Fr.) Murr.] и ежевиков, которые по внешнему виду могут быть приняты за димитические. Однако они не способны к долгому существованию и относятся к категории однолетних. Другой способ образования морфологически сложных плодовых тел — пучковое развитие генеративных гиф с утолщенными стенками, между которыми рыхло расположены тонкостенные гифы. Такие плодовые тела способны впитывать большое количество влаги, имеют сидячую форму и даже зачаточную ножку [*Inonotus hispidus* (Fr.) Karst., *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.]. Утолщение стенок генеративных гиф обуславливает переход к мезофильному и отчасти ксерофильному образу жизни, обеспечивая большую продолжительность существования и сохранность плодовых тел, и, наконец, в большинстве случаев позволяет перейти от распростертой формы существования к сидячей и даже развивать шляпку и ножку. Но это инадаптивная эволюция, не способная обеспечить длительное существование и тем более многолетнее развитие плодовых тел. Поэтому к этой группе относятся однолетние виды, в крайнем случае однолетние зимующие, но не многолетние (единственное исключение — *Podoporia vitrea* (Fr.) Donk и *P. nigrescens* (Bres.) Bond. — резупинатные многолетние плодовые тела).

Димитический и тримитический типы гифальных систем образовались позднее. Здесь эволюция шла медленнее, но зато с большим эффектом.

Толстостенность и отсутствие плазменного содержимого указывает на механическую функцию скелетных гиф в плодовом теле. Тип эволюции, приведший к образованию скелетных гиф, носит адаптивный характер и более прогрессивен по сравнению с пре-

дыдущим. Плодовые тела с димитической гифальной системой, как правило, многолетние, часто деревянистой консистенции. В процессе онтогенеза генеративные гифы постепенно замещаются скелетными, располагающимися параллельно, что обеспечивает деревянистую консистенцию, способную противостоять разрушительному действию факторов внешней среды — смене времен года, нападению насекомых и т. п. Таким типом строения обладают многолетние плодовые тела, развивающиеся на живых стволах или на мало разрушенном крупном валеже, очень редко на трухлявой древесине [например, *Asterodon ferruginosus* (Fr.) Pat., у которого димитический тип — приспособление к 2—3-летнему существованию], большей частью в мезофильных условиях. Различия в консистенции ткани при одном типе гифальной системы обусловлены возрастом плодового тела и различным процентным соотношением скелетных и генеративных гиф.

Димитическая со скелетными гифами система встречается сравнительно редко. Плодовые тела с таким типом анатомического строения долгое время остаются мономитическими, часто состоят из гиф, способных к набуханию, поэтому шляпки их обычно водянистые. Присутствие связывающих гиф обуславливает большую вязкость и прочность плодового тела. Наличие такой гифальной системы, по-видимому, более всего связано с формообразовательными процессами и не обеспечивает многолетнего существования плодовых тел [*Laetiporus sulphureus* (Fr.) Bond. et Sing., *Polyporus squamosus* Fr., *Piptoporus betulinus* (Fr.) Karst.].

Тримитические плодовые тела обладают деревянистой, пробковой или кожистой консистенцией, со всеми переходами между основными типами в зависимости от процентного соотношения скелетных и связывающих гиф, так как в развитых плодовых телах генеративные гифы почти отсутствуют. Наличие этой системы открывает большие перспективы как в смысле формообразования, так и в экологическом плане: тримитические плодовые тела способны к многолетнему существованию, развиваются на слабо или средне разрушенной древесине, часто в таких экологических условиях, где требуется известная упругость, прочность плодового тела, чтобы обеспечить его сохранение на срок, достаточный для созревания и споруляции. Большая часть видов с таким типом гифальной системы относится к категории ксерофилов, реже мезофилов.

Тот факт, что консистенция плодовых тел, а следовательно, их анатомическая структура увязывается с образом жизни вида, подтверждает положение, что гифальная система является элементом приспособительной эволюции. Другим доказательством служит ограниченность набора гифальных систем, общность их у родов, филогенетически несомненно далеких, но имеющих общие экологические характеристики, а иногда различие у видов одного рода. Наконец, наиболее совершенная тримитическая ги-

фальная система далеко не всегда увязывается с биологической прогрессивностью. Например, тримитический вид *Osmoporus odoratus* (Fr.) Sing. показывает отрицательную реакцию на экстрацеллюлярную оксидазу и относится к группе биоплярных видов. Таким образом, анатомическое строение плодовых тел и соответствующая этому структура ткани, как результат приспособительной эволюции, имеют прямое отношение к выделению жизненных форм.

По отношению к субстрату афиллофоровые грибы делятся на две основные группы: развивающиеся на древесине (аэроксилomicеты) и напочвенные (аэрогумусomicеты). Напочвенные виды характеризуются отрицательным геотропизмом, за исключением нескольких резупинатных видов, изредка развивающихся на гумифицированной почве (сем. *Corticaceae*, *Lachnocladiaceae*). Поскольку большая часть ксилофагов, поражающих живые деревья в течение нескольких, а иногда и многих лет, способна развиваться на валеже после гибели дерева, выделять по этому признаку специальную жизненную форму нецелесообразно.

С точки зрения спорообразования и распространения спор имеют значение следующие моменты: 1) тип плодового тела — резупинатный, латерально прикрепленный (положительно геотропичные) и прямостоячий (отрицательно геотропичные); 2) форма гименофора, степень защищенности гимения от неблагоприятных воздействий и условия вылета и непосредственного распространения спор. В этом плане гладкий и складчатый, так же как мелкобугорчатый и мелкошиповидный гименофор (роды *Corticium*, *Phlebia*, *Grandinia*, *Odontia*, *Merulius* и др.) не представляют больших различий. Существенное отличие представляет собой настоящий шиповидный гименофор, образующийся на нижней поверхности шляпок отрицательно геотропичных или сидячих плодовых тел или на поверхности резупинатных. При определенной длине шипов они могут проявлять положительный геотропизм даже при изменении положения субстрата. Особую категорию представляет собой трубчатый и производный от него дедалеевидный и пластинчатый гименофор, поскольку созревающие и созревшие базидии находятся внутри трубочек в особых микроклиматических условиях. Консистенция ткани определяет способность плодового тела переносить неблагоприятные условия. Плотная консистенция обуславливает более длительный срок вегетации плодового тела, но, как было показано выше, только димитическая и тримитическая гиѳальные системы, с наличием специализированных механических гиѳ, обеспечивают настоящее многолетнее существование. С точки же зрения приспособительной эволюции наличие многолетних и однолетних форм так же важно, как и способ осуществления споруляции в течение нескольких вегетационных периодов: путем ежегодного нарастания нового слоя трубочек или удлинения уже существующих. Кстати,

последней особенностью обладают только тримитические виды, у димитических многолетних происходит чаще ежегодное нарастание трубочек. Все эти особенности должны учитываться при выделении жизненных форм.

Как было показано, для афиллофоровых грибов характерны два основных пути эволюции: в условиях приспособления к древесному субстрату и в условиях напочвенного существования. Переход на травянистые растения для представителей порядка не характерен, количество видов, растущих на опавших листьях и стеблях травянистых растений, ограничено. Переход представителей порядка с древесины на плодовые тела других видов того же порядка, напротив, нередок в некоторых условиях обитания, например в таежных лесах Средней Сибири (группа аэромикомицетов). Однако и это явление нельзя считать определяющим эволюционный прогресс афиллофоровых грибов, так как никаких морфологических изменений при этом не наблюдается.

В предлагаемой системе группы аэроаксиломицетов и аэромикомицетов опускаются. Они учтены в системе жизненных форм базидиальных макромицетов в начале статьи. Отметим только, что к жизненной форме аэроаксиломицетов относятся несколько видов сем. *Clavariaceae* — однолетние прямостоячие с гладким гимением и *Polyporus rhizophilus* (Pat.) Sacc. — однолетний прямостоячий с трубчатым гименофором. Аэромикомицеты представлены резупинатными или латерально прикрепленными видами, обычно однолетними, со всеми основными формами гименофора.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ

АЭРОКСИЛОМИЦЕТЫ

ОДНОЛЕТНИЕ, ОДНОЛЕТНИЕ ЗИМУЮЩИЕ

Резупинатные

1. Гимений гладкий, складчатый, сетчатый, мелкобородчатый и мелкошпоровидный. Примеры: *Botryobasidium*, *Corticium*, *Cytidia*, *Cristinia*, *Huiphodontia*, *Phlebia*, *Coniophora*, *Serpula*.

2. Гименофор шпоровидный. Примеры: *Radulum*, *Schizopora*, *Steccherinum dichroum* (Pers.) Banker.

3. Гименофор трубчатый. Примеры: *Fibuloporia*, *Chaetoporus*, *Ceriporia*, *Aporpium*, *Trechispora candidissima* (Schw.) Bond. et Sing., *Stromatoscypha fimbriatum* (Fr.) Donk.

Латерально прикрепленные

4. Гимений гладкий, складчатый, сетчатый. Примеры: *Stereum*, *Merulius*.

5. Гименофор шпоровидный. Примеры: *Steccherinum ochraceum* (Fr.) S. F. Gray, *Climacodon*, *Irpex*.

6. Гименофор трубчатый, дедалеевидный, пластинчатый. Примеры: *Bjerkandera*, *Tyromyces*, *Spongipellis*, *Fistulina*, *Cyclomyces*.

Прямостоячие

7. Гимений гладкий. Примеры: *Thelephora*, *Clavicornia*, *Sparassis*.
8. Гименофор шиповидный. Примеры: *Hericium coralloides* (Fr.) Pers.
9. Гименофор трубчатый. Примеры: *Polyporus*, *Bondarzewia*.

МНОГОЛЕТНИЕ

Резупинатные

10. Гимений гладкий, слоистый. Примеры: *Vararia*.
11. Гименофор трубчатый, слоистый. Примеры: *Podoporia vitrea* (Fr.) Donk, *Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourd. et Galz.
12. Гименофор трубчатый, пластинчатый, дедалеевидный, неслоистый. Примеры: *Corirolellus*, резупинатные формы родов *Daedalea*, *Lenzites*.

Латерально прикрепленные

13. Гимений гладкий, слоистый. Примеры: некоторые виды рода *Stereum* s. l.
14. Гименофор шиповидный, слоистый. Примеры: *Sclerodon*.
15. Гименофор трубчатый, слоистый. Примеры: *Fomes*, *Fomitopsis*, многие виды рода *Phellinus*, *Osmoporus odoratus* (Fr.) Sing.
16. Гименофор трубчатый, дедалеевидный, пластинчатый, неслоистый. Примеры: *Trametes*, *Funalia*, *Coriolus*, *Daedalea*, *Lenzites*.

Прямостоячие

17. Гименофор трубчатый, неясно слоистый. Примеры: *Ganoderma lucidum* (Fr.) Karst.

АЭРОГУМУСОМИЦЕТЫ

ОДНОЛЕТНИЕ, ОДНОЛЕТНИЕ ЗИМУЮЩИЕ

Резупинатные

18. Гимений гладкий. Примеры: *Scytinostroma galactinum* (Fr.) Donk.

Прямостоячие

19. Гимений гладкий, морщинистый. Примеры: *Ramaria*, *Craterellus*, *Clavariadelphus*.
20. Гименофор шиповидный. Примеры: *Phellodon*, *Hydnellum*, *Hydnum*, *Sarcodon*.
21. Гименофор трубчатый. Примеры: *Boletopsis*, *Albatrellus*.
22. Гименофор пластинчатый. Примеры: *Cantharellus*.

Описание каждой формы оказывается довольно громоздким, но оно достаточно точно отражает характер приспособительных признаков. Многолетние формы определяются преимущественно по наличию слоистого гименофора, а также по консистенции ткани и анатомическому строению: тримитические виды всегда многолетние. Консистенция ткани не всегда может быть точно определена в свежем состоянии: при отсутствии соответствующего навыка некоторые типы можно определить только после высушивания. Все же думается, что комбинация основных особенностей такова, что пользоваться предлагаемой классификацией жизненных форм можно без затруднений. Жизненные формы афилло-

форовых грибов определяются по плодовым телам. При использовании системы в экологических описаниях неизбежно возникает необходимость учета скрытой гнили, т. е. грибного поражения древесины (главным образом живых деревьев) при отсутствии плодовых тел. Для подобных случаев в общей системе жизненных форм предусмотрена специальная категория — «мицелиальная». Пользоваться другими обобщающими терминами, например «гимноспорные», для плодовых тел, генеративные органы которых в процессе созревания не закрыты тканями субстрата или специальными мицелиальными покровами, в данном случае нецелесообразно, так как все афиллофоровые грибы, за исключением *Cryptoporus volvatus* (Peck) Shear, относятся к категории гимноспорных.

Понятие о жизненных формах афиллофоровых грибов существенно для выявления конвергентных признаков, и следовательно, для правильной оценки филогенеза группы, составления филогенетической системы. Это понятие имеет значение также для решения некоторых вопросов географии. Например, резупинатные виды с мономитическим строением преобладают в зоне умеренного климата. При продвижении на север все большее место занимают тримитические формы. Пластичность морфологии латерально прикрепленных видов позволяет им на некоторых субстратах развивать резупинатные формы, часто рядом с основными, копытовидными. В крайних же географических условиях, на границе распространения вида, обычно развиваются резупинатные формы. В тропических условиях наиболее широко распространены тримитические виды с образованием широких, крупных, очень тонких кожистых шляпок, а также мономитические с толстостенными гифами, тогда как на севере преобладают мелкие, половинчатые, копытовидные плодовые тела. Объяснения ждут еще вопросы о закономерностях перехода многоядных видов с одной породы на другую в различных географических районах, даже при наличии нескольких пород-хозяев в данной местности.

Надо надеяться, что введение понятия о жизненных формах поможет решению этих и многих других вопросов.

Л и т е р а т у р а

- Бондарцев А. С. и Р. Зингер. К естественной системе трутовых грибов. Сов. бот., 1, 1943. — Бондарцева М. А. Об анатомическом критерии в систематике афиллофоровых грибов. Бот. журн., 48, 3, 1963. — Бондарцева М. А. Систематическое значение формы плодовых тел у афиллофоровых грибов. Пятый симпозиум микологии и лихенологии. Прибалт. респ., Вильнюс, 1968. — Бондарцева М. А. Жизненные формы афиллофоровых грибов. Матер. VI симпозиума микологии и лихенологии. Прибалт. респ., Рига, 1971. — Бондарцева М. А. Принципы выделения жизненных форм у грибов. Экология, 5, 1972. — Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Изд. 2. М.—Л., 1935. — Ванин С. И. Лесная фитопатология. М.—Л., 1948. — Ванин С. И. Лесная фитопато-

логия. Под ред. Д. В. Соколова. М.—Л., 1955. — Заварзин А. А. Параллелизм структур как основной принцип морфологии. Изв. Биол. н.-иссл. инст. при Пермском унив., 2, 4, 1923. — Пармасто Э. Рогатиковые грибы (эстонск., рез. русск.). Природа Эстонии, 6, 3, 1963. — Пармасто Э. Жизненные формы высших базидиальных грибов. В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. — Пармасто Э. Конспект системы кортициевых грибов. Тарту, 1968. — Смирнов Н. Н. Закон гомологических рядов у *Cladocera calyptomera*. VI. Морфофункциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. Журн. общей биол., 32, 1, 1971. — D r u d e O. Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. Schenk. Handb. Bot., 3, 2, Breslau, 1887. — D r u d e O. Pflanzengeographische Ökologie. Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, II, 5, 4, 1928. — Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena, 1969. — Zeller S. M. Humidity in relation to the moisture inhibition by wood and to spore germination on wood. Ann. Miss. Bot. Gard., 7, 1, 1920.

Б. П. Васильков

B. P. Vassilkov

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ГРИБОВ-МАКРОМИЦЕТОВ

DE BIOMORPHIS MACROMYCETUM NOTULA

Целью изучения жизненных форм растений является познание общебиологических процессов, которые приводят к образованию сходных форм в различных, иногда совершенно удаленных систематических группах. Кроме того, изучение и классификация их имеют большое значение при определении структур синузий растительных сообществ. Все сказанное о растениях вообще целиком относится и к грибам-макромицетам.

Первые литературные данные о жизненных формах растений мы встречаем у Феофраста (1951), более чем за 3 в. до н. э., который различал: деревья, кустарники, полукустарники и травы. Однако отцом учения о жизненных формах надо считать А. Гумбольдта (1936), с которого начались специальные исследования их различными западноевропейскими учеными и продолжают до сих пор во всем мире. При этом сам термин «жизненные формы», которым мы пользуемся, был введен Вармингом (Warming, 1884).

Если учение о жизненных формах в Западной Европе развивалось в течение всего XIX в. и в XX столетии, то в нашей стране этой проблемой стали заниматься только в XX в. (Высоцкий, 1915; Казакевич, 1921; Келлер, 1933; Алехин, 1944; Шенников, 1950; Серебряков, 1962; Борисова, 1961, 1969).

Жизненные формы обычно изучались только у высших растений, у грибов же или совсем не рассматривались, или фигурировали изредка, именно как «грибы» вообще, как одна жизненная форма, наряду с водорослями, лишайниками и мхами. Однако пришло время изучать жизненные формы и среди указанных