

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

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 продолжаются 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

групп растений. Кстати, данные по этому вопросу, в частности для некоторых групп грибов, уже имеются в работах Э. Х. Пармасто (1965, 1969), Л. Л. Осипян (1968, 1970); Пармасто касался жизненных форм афиллофоровых (*Aphylliphorales*), а Осипян — несовершенных грибов (*Fungi imperfecti*).

Прежде чем перейти непосредственно к обзору и характеристике жизненных форм макромицетов, надо сначала хотя бы кратко остановиться на некоторых общих вопросах.

Определений понятия «жизненная форма» существует, пожалуй, столько же, сколько авторов писали об этом предмете, но единого, общепризнанного и исчерпывающего определения нет и до сего времени. Нечто подобное имеется, например, с определением вида в систематике растений и животных. И, тем не менее, специалисты обычно довольно свободно оперируют обоими понятиями.

Наиболее краткое, но в то же время и достаточно объемлющее определение жизненной формы дано В. В. Алехиным (1944): «Жизненная форма — это результат длительного приспособления растения к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике». И. Г. Серебряков (1962 : 56), отмечая простоту и емкость этого определения, заметил лишь, что оно «не учитывает изменения жизненной формы в пределах вида, возникающие в онтогенезе растений в разных экологических условиях». Но поскольку изменения в пределах вида в онтогенезе растений в разных экологических условиях тоже происходят вполне определенно, в результате приспособления, то в какой-то мере возможно отнести этот упрек и принять в данной работе по макромицетам именно алехинское определение.

Систематика растений при установлении своих крупных таксонов (до рода включительно) и при построении их систем использует в основном генеративные признаки, изучение же и классификация жизненных форм ведется и строится на учете вегетативных, физиономических признаков, на которых быстрее и ярче сказывается влияние внешних условий окружающей среды. Правда, виды и внутривидовые таксоны цветковых растений в отличие от их высших систематических единиц обычно тоже различаются по вегетативным признакам, и в конечном итоге и вид, и внутривидовые таксоны представляют собой тоже жизненные формы. Но в то же время они существенно различаются между собой. Если близкие виды происходят путем дивергенции и всегда родственны между собой, то сходные жизненные формы происходят путем конвергенции и между собой не родственны. Здесь же надо отметить, что каждая система жизненных форм очень напоминает ряды параллельной изменчивости, «гомологические ряды» Н. И. Вавилова, и даже часто не находишь принципиальной разницы между ними, разве только в том, что там чаще оперируют с внутривидовыми единицами, а здесь — с видами и с более круп-

ными таксонами, но это вообще не существенно. Следует еще отметить, что при определении жизненных форм у цветковых растений в расчет принимается все растение, кроме генеративных органов — цветка и плода, а в данном случае, у грибов-макромицетов — только плодое тело, включая гименофор, но не касаясь гимения с его сумками или базидиями и соответственно с сумкоспорами и базидиоспорами; не принимается во внимание здесь и мицелий (грибница) из-за обычно однообразного его строения.

Далее, возникает вопрос — какими методами следует пользоваться при выделении и классификации жизненных форм грибов? Чтобы решить этот вопрос, естественно, надо сначала посмотреть, как он решается специалистами по цветковым растениям, которые в данном направлении работали уже продолжительное время. Оказывается, методы были очень различны в зависимости от того, какие признаки брались в основу выдела: морфологические, экологические, биологические, физиологические или смешанные, а отсюда и соответствующие методы, и названия самих жизненных форм.

Основываясь на вышеприведенном определении понятия жизненной формы и учитывая последние исследования специалистов по высшим растениям (Серебряков, 1962; Борисова, 1969, и др.), мною здесь принят морфолого-биологический метод или, может быть, правильнее его называть биолого-морфологическим, поскольку основную роль в нем играет все-таки не биология, а морфология. Что касается других методов: экологического, физиологического, химического и цитологического, то, как и в систематике, они могут быть только в какой-то мере подсобными. Здесь же надо отметить и то, что границы между указанными методами, а также признаки, которые учитываются при каждом из них, и границы между самими формами в целом ряде случаев бывают очень нерезки и довольно трудно различимы, но с этим, как увидим ниже, при непосредственном рассмотрении жизненных форм грибов приходится пока мириться. В данном случае, конечно, очень мог бы помочь генетический подход к выделу, но, к сожалению, мы часто не знаем, как происходили те или иные жизненные формы, под влиянием каких внешних условий, и давно ли — по времени.

Поскольку движущей силой развития жизненных форм является изменение условий существования, то следовательно, и сами жизненные формы учитываются по адаптивным признакам, возникшим в результате приспособления (Серебряков, 1962). Но вот в какой последовательности надо учитывать признаки, которые из них возникли ранее, которые позднее, в настоящее время выявить тоже трудно, а от этого зависит, как будет выглядеть сама система жизненных форм. У цветковых растений в данном отношении значительно помогает палеоботаника. Она, например, доказала, что древесные формы растений древнее травя-

нистых. Что касается макромицетов, то палеоботаника здесь упорно молчит, так что в данном случае приходится ориентироваться только на современность и исходить из логических соображений. Важно отметить еще, что у макромицетов формы очень зависят от способа развития и рассеивания спор. При этом часто бывает, что для определенных систематических групп грибов обычно характерна определенная жизненная форма: для агариковых — шляшконожковая, для трутовиковых — шляпковая, для рогатиковых — ветвистая, для телефоровых (в широком смысле) — распростертая, для дискомицетов — блюдцевидная, кубковидная и т. д. Однако в каждом из этих случаев наблюдаются и исключения, когда среди характерных, типичных форм встречаются вовсе не типичные. Кстати, такое явление часто свидетельствует именно о естественности того или иного раздела в систематике, когда родственные грибы, приспособляясь к различным условиям существования, образуют различные жизненные формы, и наоборот. Если производить объединение грибов только по типичной жизненной форме, то таксон будет в значительной степени искусственным, объединяющим отдаленные, не родственные формы. Здесь надо отметить еще и об упоминавшемся выше явлении, когда у одного и того же вида растений вообще, и у гриба в частности, в зависимости от различных условий существования или даже от отдельных стадий развития самого гриба могут получаться различные жизненные формы. Вот несколько таких примеров: 1) обычный одно- или многошляпковый трутовик *Laetiporus sulphureus* (Fr.) Bond. et Sing. в условиях затенения образует ветвистую форму; 2) трутовик *Ganoderma lucidum* (Fr.) Karst., как правило, имеет половинчатую, боковую шляпку, но иногда развивает шляпку с боковой ножкой или даже разветвленную шляпку; 3) распространеннейший гриб *Pleurotus ostreatus* (вешенка) на вертикально стоящих стволах деревьев образует половинчатые или языковидные шляпки, а на горизонтальной поверхности лежащих стволов или пней — шляпки с центральной ножкой; 4) плодовые тела многих гастромицетных грибов в начале своего развития клубневидные или шаровидные, затем оболочка их разрывается и появляются выросты очень разнообразной формы. Правда, в некоторых указанных случаях, например, разветвленные плодовые тела трутовиков кажутся в какой-то степени уродливыми, вполне возможно, в этом проявляется какой-то атавизм, но здесь приходится лишь отметить, что такое явление существует.

Перейдем к выявлению жизненных форм макромицетов и к тому, как построена их система. Надо, конечно, отметить, что это первая попытка в данном направлении и в дальнейшем система будет не один раз перестраиваться, чтобы с каждым разом все более и более приблизиться к своему идеалу, т. е. когда она будет целиком построена на основании филогении жизненных форм. При этом надо сказать, что к настоящему времени номенклатура

классификационных единиц жизненных форм почти не разработана, поэтому в данном случае не применяется.

Первое, главное подразделение в предлагаемой системе связывается с биологией грибов — с тем, как живут, как расположены их плодовые тела по отношению к субстрату, на котором или в котором развиваются: подземные, наземные, растущие на вертикальных поверхностях — на деревьях и, наконец, на травах, мхах и грибах, что во многом отчетливо отражается на морфологии плодовых тел. У подземных грибов субстрат окружает плодовое тело со всех сторон; у наземных он находится ниже плодового тела и имеет более или менее горизонтальную поверхность, по отношению к которой плодовое тело располагается отрицательно геотропно; у растущих на деревьях субстрат находится сбоку и имеет более или менее вертикальную поверхность, а положение плодового тела к нему плагитропно; наконец, у растущих на травянистых растениях, мхах и грибах плодовое тело располагается так же, как у наземных или как у древесных.

Что касается филогенетических отношений между отмеченными четырьмя разделами, т. е. который из них более примитивный и, наоборот, который более продвинут — решить пока затруднительно, хотя более примитивными, кажется, должно признать подземные грибы. Этот вопрос не решен окончательно даже в систематике грибов, родственные же связи между ними и другими прослеживаются совершенно отчетливо.

I. Подземные грибы (fungi hypogaei). Все подземные грибы, как правило, представлены одной жизненной формой — клубневидной или даже шаровидной (*Choironomyces*, *Elaphomyces*, *Endogone*, *Rhizopogon*, *Terfezia*, *Tuber*), что, впрочем, и понятно, поскольку они в своем развитии испытывают со всех сторон давление субстрата. Интересно, что не только подземные грибы, но и такие, как например шампиньоны, развивающиеся сначала под землей, имеют тоже шаровидную или клубневидную форму и только позднее, после выхода на дневную поверхность, становятся шляпконожковыми. Освобождение и распространение спор у подземных грибов происходит в основном при помощи животных: оленями и белками у оленьих трюфелей (*Elaphomyces*), кабанам у настоящих трюфелей (*Tuber*) и т. д.

II. Наземные грибы (fungi epigaei). В отличие от подземных грибов жизненные формы наземных очень многочисленны и разнообразны. Они подразделяются на клубневидные, корковидные, блюдцевидные, уховидные, бокальчатые, булавовидные, разветвленные, шляпковые и шляпконожковые. Поскольку в ряде случаев трудно сказать о большей или меньшей примитивности — продвинутости каждой из них по отношению к соседним или подчиненности одних другими, то ниже и на схеме они приводятся

не дихотомически расходящимися, а сразу большим спектром. При этом все-таки соблюдается некоторый приблизительный порядок расположения — от более простых к более сложным, от клубневидных в начале списка к шляпконожковым — в конце. Надо сказать, что шляпконожковые среди всех наземных встречаются наиболее часто и являются наиболее характерными. Распространение спор у них в основном происходит при помощи ветра, иногда значительное участие принимают «черви» — личинки насекомых, реже другие представители животного мира.

К л у б н е в и д н ы е. По своему основному признаку клубневидные сходны с теми, которые имеются и у подземных грибов, но вместе с тем и значительно более разнообразны. Они, во-первых, подразделяются на прорастающие, которые на первой стадии своего наземного существования бывают клубневидными, а потом становятся звездчатыми (*Astraeus*, *Geastrum*, *Myriostoma*), булавовидными (*Phellorinia*, *Pisolithus*, *Podaxon*, *Tulostoma*), бокаловидными (*Crucibulum*, *Cyathus*, *Nidularia*), шляпконожковыми (*Amanita*, *Battarraea*, *Montagnites*, *Phallus*, *Volvariella*), а во-вторых, на такие, которые не прорастают, оставаясь более или менее клубневидными, но при этом одни имеют сколько-нибудь выраженную ножку (*Calvatia*, особенно *C. excipuliformis*, *Lycoperdon*, *Vascellum*), а другие не имеют (*Bovista*, *Mycenastrum*, *Sarcoxydon*, *Scleroderma*).

О примитивности клубневидных, кроме сказанного выше, говорит еще то, что они во многих случаях представляют собой слепые ветви развития, со значительным количеством резко отграниченных семейств, родов в семействах, и, наоборот, с очень небольшим числом видов в родах, а также то, что среди них имеется значительное количество своеобразных «монстров» грибного мира. Я имею в виду особенно те из них, которые, будучи сначала клубневидными, потом своеобразно прорастают, например виды семейств *Phallaceae*, *Geastraceae* и целый ряд других, растущих преимущественно в пустынях. Да и наши дождевики хотя и не прорастают, но тоже очень своеобразны, особенно такие, как *Calvatia gigantea*, виды рода *Scleroderma* и такой специфический японско-китайский вид, как *Sarcoxydon aurantiacum* из класса сумчатых грибов, который у нас в СССР пока не встречен.

К о р к о в и д н ы е. Это формы, имеющие вид корочек, распростертых на земле или вообще на более или менее горизонтальной поверхности: на валеже, на торцах пней и т. д. Они очень просты по внешнему виду, если не самые простые, и подразделяются на имеющие ризоиды (*Rhizina*) и на не имеющие их, а последние — еще по форме гименофора: с шиловатым (*Grandinia muscicola*) и с трубчатым (*Trechispora*, *Bissocorticium*). Корковидные среди наземных грибов встречаются очень редко.

Б л ю д ц е в и д н ы е. Края плодовых тел у этих форм загнуты сверху и в результате вместо плоских коростин получается

нечто вроде блюдца (*Lachnea*, *Peziza*, *Sarcosoma*). Этот раздел далее остается неделимым, хотя его, может быть, следовало бы тоже подразделить хотя бы на блюдцевидные с голыми краями и с волосистыми краями. Среди напочвенных грибов блюдцевидные встречаются нередко, но по своим размерам они, как правило, сравнительно малы.

Ухо видные. Отличаются от корковидных и блюдцевидных тем, что край плодового тела у них в одном месте разорван, а в другом приподнят, в результате получается форма, до некоторой степени похожая на ухо (*Otidea*, *Gyrocephalus*). Ухо-видные далее тоже не подразделяются. Их представители встречаются очень редко по сравнению с другими формами.

Бокальчатые. Постепенными переходами бокальчатые связаны с блюдцевидными в результате образования более или менее отчетливой центральной ножки. Они разделяются на имеющие склероций (*Sclerotinia*) и не имеющие его (*Geopyxis*, *Macropodia*, *Sarcoscypha*). Склероциеобразующих видов грибов хотя и немного, но они встречаются в самых различных систематических группах: среди сумчатых, среди базидиальных — в порядках агариковых и афиллофоровых, а среди последних — в трутовиковых и рогатиковых. Какие внешние факторы в свое время повлияли на возникновение склероциев — сказать пока невозможно. Ясно только, что биологическое значение их — пережить неблагоприятное время в жизни гриба, однако, почему в виде склероция, а не в виде мицелия, как это обычно распространено? Бывает даже, что существуют два близких вида грибов, из которых один образует склероции, а другой не образует. В качестве такого примера можно привести два шляпконожковых вида: *Collybia tuberosa* и *C. cirrhata*, растущих на шляпочных грибах. Пока ничего нельзя сказать и в отношении большей или меньшей примитивности или продвинутости этих групп, образующих склероции и не образующих их.

Трубковидные. Отличаются от бокальчатых тем, что переход от расширенной верхней части плодового тела в ножку у них не резкий, а постепенный, поэтому по форме они сходны с соответствующим музыкальным инструментом — трубой (*Cantharellus*, *Craterellus*, *Neurophyllum*). Трубковидные далее здесь не подразделяются.

Булавовидные. Тесно примыкают к трубковидным, но внутренняя часть плодового тела у них обычно не полая, а vyplненная, и сверху плодовое тело обычно не вдавленное, а выпуклое. Подразделяются они на имеющие склероции (*Typhula*) и не имеющие их (*Clavariadelphus*, *Geoglossum*). О биологическом значении склероциев было сказано выше. Встречаются булавовидные сравнительно нечасто.

Ветвистые. Очень близки к предыдущим, от которых отличаются разветвленным плодовым телом (*Calocera*, *Clavaria*,

Ramaria, Thelephora). При этом разветвленность иногда бывает очень незначительная — одна—две ветки всего, но могут быть и кустисто разветвленные формы.

Ш л я п к о в ы е. Одношляпковые среди наземных макромицетов, по-видимому, совсем не встречаются, известны только многшляпковые, обычно с одной общей утолщенной ножкой, подразделяющиеся далее на имеющие гладкий гименофор (*Sparassis*) и имеющие губчатый гименофор (*Bondarzewia montana, Polyporus frondosus, P. giganteus*). Формы данного раздела близки к формам предыдущего — с разветвленными телами, только разветвления здесь превратились в уплощенные шляпки. Все виды таких шляпковых форм встречаются редко, но каждый экземпляр плодового тела обычно массивен.

Ш л я п к о н о ж к о в ы е. У представителей данного раздела плодовые тела в виде шляпки с центральной ножкой. Это наиболее характерные для наземных грибов формы. Одновременно они считаются и наиболее развитыми, продвинутыми в филогенетическом отношении среди всех других форм грибов. Интересно, что шляпконожковые встречаются в очень различных таксономических группах грибов, например: в классе сумчатых — в порядке сморчковых; в классе базидиальных — в порядках агариковых, афиллофоровых и гастеромицетов. Здесь шляпконожковые сначала подразделяются на одиночные и пучкообразные. Подавляющее большинство наземных шляпконожковых форм принадлежит к одиночным. Признак пучкообразности, по сравнению с признаком одиночности, казалось бы, должен быть более прогрессивным, поскольку при нем производится больше спор и меньше расходуется материала на каждое плодовое тело. Однако в природе пучкообразных видов грибов сравнительно мало и в ряде случаев они производят впечатление каких-то монстров. В результате в филогенетическом отношении их приходится считать менее продвинутыми по сравнению с одиночными. Пучкообразные делятся на имеющие губчатый гименофор (*Polyporus umbellatus*) и пластинчатый гименофор (*Armillaria, Lyophyllum, Nematoloma*), а одиночные — на имеющие гименофор сверху шляпки и снизу ее. К первым относятся некоторые виды из родов сумчатых грибов (*Helvella, Gyromitra, Morchella, Verpa*) и один — из базидиальных (*Dacryomitra*). Подавляющее большинство всех шляпконожковых принадлежит к тем видам, у которых гименофор расположен снизу шляпки, что, с нашей точки зрения, является несомненно более эволюционно продвинутым, поскольку в данном случае гименофор оказывается защищенным от различных невзгод, в частности от неблагоприятного действия падающих капель дождя и т. д. Дальнейшее подразделение форм с гименофором внизу шляпки проводится в соответствии с формой гименофора: шиловатого, губчатого и пластинчатого. Филогенетическая

последовательность здесь уже довольно хорошо прослеживается, а именно от шиповатого через губчатый к пластинчатому.

Раздел шиповатых форм далее не подразделяется (*Calodon*, *Hydnum*, *Phellodon*). Что касается двух других, то они подразделяются по признаку наличия — отсутствия частного покрывала, в результате чего в том и в другом случае получаются формы гемангиокарпные — с покрывалом и гимнокарпные — без него; полностью же замкнутые, имеющие, кроме частного покрывала, еще и общее, сюда не относятся. Они были приведены в разделе наземных шаровидных форм.

Наличие частного покрывала в систематике грибов считается признаком более примитивным по сравнению с тем, когда оно отсутствует. Однако, надо заметить, что в некоторых родах агариковых отдельные виды с покрывалом и без покрывала оказываются по всем остальным признакам очень близкими. Например, *Boletus luteus* и *B. granulatus* или *Armillaria (Clitocybe) mellea* и *C. tabescens*, в связи с чем одни из систематиков такие пары видов относили к одному роду, другие — к разным. Что касается частоты нахождения и распространения в природе соответствующих форм — с покрывалом и без него, то надо сказать, что обе они очень широко распространены и часто встречаются, но форм без покрывала все-таки значительно больше. Губчатые грибы с покрывалом [*Boletinus*, *Boletus (Suillus)*] далее остаются неделимыми, а губчатые без покрывала и пластинчатые с покрывалом и без покрывала подразделяются еще по размерам плодового тела на нормальные и карликовые: губчатые без покрывала нормальных размеров (*Boletus*, *Coltricia*, *Scutigera*, *Tylopilus*) и карликовые (*Boletus edulis* ff. *arcticus* и *tardus*, *B. scaber* f. *rotundifoliae*); пластинчатые с покрывалом нормальных размеров (*Agaricus*, *Armillaria*, *Cortinarius*) и карликовые (*C. favrei*); пластинчатые без покрывала нормальных размеров (*Tricholoma*, *Clitocybe*, *Lactarius*, *Russula*) и карликовые (*Lactarius*, *Russula*).

Отличия в размерах плодовых тел очень ярко проявляются при сравнении лесных грибов и тундровых, болотных, высокогорных, у трех последних они значительно мельче, а иногда просто карликовые. Это различие в размерах по своему происхождению, возможно, скорее экологического, нежели биологического, характера, в некоторых случаях сказывается и на генеративных органах: иногда с уменьшением размеров плодового тела увеличиваются размеры спор или появляются деформированные споры и т. д. (Васильков, 1966, 1967).

III. Формы, живущие на стоящих деревьях и вообще на вертикальных поверхностях. Здесь, как и среди напочвенных, имеется очень много различных форм, причем некоторые из них в той или иной степени совпадают. Для наземных, как мы видели, наиболее характерна шляпконожковая форма, а здесь — шляпковая, с пла-

гиотропным ростом плодового тела, типичными представителями которой являются многие виды трутовиковых грибов.

Первое подразделение форм, растущих на деревьях, основано тоже на биологическом принципе — на продолжительности жизни плодового тела — однолетние и многолетние. Многолетние формы имеются только у древесных грибов (исключением может быть только один одно-двулетний вид — *Coltricia perennis* — из напочвенных трутовиков). Многолетние обычно характеризуются более плотной, иногда почти деревянистой консистенцией плодового тела по сравнению с однолетними, имеющими, наоборот, более сочную, мясистую консистенцию.

В филогенетическом отношении многолетние формы, не трагящие усилий на ежегодное полное построение плодовых тел, а создающие только новый гименофор, казалось бы, должны быть более совершенными по сравнению с однолетними, по, учитывая, что многолетних исключительно мало в природе, весьма возможно, что решение может быть и противоположным.

Следующее подразделение грибов, живущих на деревьях, основывается на форме плодового тела. Древесные подразделяются приблизительно в том же порядке, как и наземные. У однолетних это будут: шаровидные, войлочные, корковидные, блюдцевидные, мозговидные, ветвистые, полуотогнутые, шляпковые и шляпконожковые формы.

Ш а р о в и д н ы е. Такие формы у древесных макромицетов исключительно редки. Наиболее ярким и, возможно, единственным представителем является далдиния (*Daldinia concentrica*) из сумчатых грибов (спиреномицетов), растущая на тонких обожженных стволиках и ветвях деревьев и кустарников.

В о й л о ч н ы е. Это формы распростертые, стелющиеся по субстрату, т. е. по поверхности древесных стволов в виде более или менее рыхлого войлочка (*Asterodon*, *Tomentella*). Такие грибы встречаются очень часто, но масса плодовых тел у них обычно ничтожно мала.

К о р к о в и д н ы е. Отличаются от предыдущих более плотным плодовым телом, похожим не на рыхлый войлок, а на более или менее плотную толстую корочку. Корковидные подразделяются по форме гименофора на имеющие гладкий гименофор (*Corticium*, *Peniophora*), шиповатый (*Grandinia*, *Odontia*, *Radulum*), губчатый, или складчатый. Последние разделяются еще на имеющие склероций (*Merulius sclerotiorum*) и не имеющие его (*Chaetoporus*, *Inonotus obliquus*, *Poria* s. l.). Жизненные формы из этого раздела встречаются часто.

Б л ю д ц е в и д н ы е. Отличаются от предыдущих более или менее загнутым краем. Дальнейшего подразделения они здесь не имеют (*Bulgaria*, *Cytidia*). Встречаются редко на стоящих отмирающих деревьях и на поваленных стволах.

Мозговидные. Легко выводятся из блюдцевидных, с которыми иногда имеют переходные формы (*Exidia, Tremella*). Встречаются довольно часто на ветвях мертвых деревьев и на валеже, являясь, таким образом, сравнительно «равнодушными» к положению (горизонтальному или вертикальному) субстрата. Далее они здесь не подразделяются.

Ветвистые. На деревьях очень редки, имеют типично плагиотропный рост, представлены в основном только одним видом (*Hericium coralloides*).

Полуотогнутые. Среди древесных встречаются нередко, хорошо заметна их связь с корковидными. Подразделяются в зависимости от строения гименофора: с гладким гименофором (*Auricularia, Stereum*), с шиповатым (*Mycoleptodon, Steccherinum pulcherrimum*) и с губчатым (*Bjercandera, Coriolellus squalens, Gloeoporus amorphus*).

Шляпковые. Эти формы наиболее характерны для древесных грибов и вместе с тем очень разнообразны. Первый раздел среди них — многошляпковые (*Laetiporus sulphureus, Sarcodon septentrionale*) и одношляпковые. Эти вторые делятся на сидячие и боковоножковые, а потом каждый из них — еще на три, по признаку формы гименофора. У форм с боковой ножкой это будут: шиповатые (*Hericium, Mycoleptodon rhois, Pseudohydnum*), губчатые (*Piptoporus quercinus, Polyporus circinatus, P. squamosus, P. varius*) и пластинчатые (*Acanthocystis serotinus, Pleurotus*), у форм сидячих — шиповатые (*Hericium, Pseudohydnum*), губчатые и пластинчатые, причем губчатые далее разделяются еще на с несросшимися трубочками (*Fistulina*) и со сросшимися, а последние еще — с покрывалом (*Cryptoporus volvatus*) и без покрывала (*Coriolus, Inonotus, Piptoporus*), пластинчатые же — только с покрывалом (*Pleurotus calyptratus, Tectella*) и без покрывала (*Crepidotus, Lentinus, Lenzites, Pleurotus*).

Шляпковые формы имеют связь с полуотогнутыми. Они очень широко распространены, часто встречаются и нередко значительны по массе, уступая во всех этих отношениях, пожалуй, только одним шляпконожковым у наземных.

Шляпконожковые. Сравнительно немногочисленны в видовом отношении и нехарактерны. Произрастая на деревьях, на вертикальных плоскостях, они тем не менее ведут себя здесь очень часто как наземные, т. е., появляясь на поверхности, вскоре соответствующим образом изгибаются и начинают расти не плагиотропно, а отрицательно — геотропно. Кроме того, почти все они могут расти не только на вертикальных, но и на горизонтальных поверхностях: на пнях, корнях, валеже. Таким образом, природа этих форм двойственная и их, может быть, правильнее было бы рассматривать как уклонение от шляпконожковых наземных. Вследствие этого некоторые представители их на нашей схеме и приведены и там, и тут. Они подразделяются на пучко-

образные (*Armillaria*, *Nematoloma*, *Pholiota*) и одиночные, а эти последние — еще на пластинчатые (*Lentinus tigrinus*, *Pleurotus dryinus*) и на губчатые (*Polyporus brumalis*, *P. picipes*).

Теперь рассмотрим древесные многолетние формы, о которых частично говорилось выше. Они подразделены на распростертые (*Fomitopsis unita*, *Oxyporus obducens*, *Phellinus punctatus*), полуотогнутые (*Oxyporus populinus*, *Phellinus punctatus*) и шляпковидные, а эти последние еще на сидячие (*Daedalea*, *Fomes*, *Fomitopsis*, *Ganoderma*, *Phellinus*) и с боковой ножкой (*Ganoderma lucidum*, *Pelloporus corrugis*). Если сидячие имеют три раздела, хорошо согласующихся в филогенетическом отношении, то у вторых в связи с наличием или отсутствием боковой ножки выявить филогенетическую связь труднее. Дело в том, что формы с ножкой, казалось бы, должны быть более развитыми, более приспособленными к лучшему рассеиванию спор, чем сидячие, но если сравнить их распространение и встречаемость вообще, то сидячих оказывается значительно больше и они распространены несравненно шире.

IV. Формы, произрастающие на травах, мхах и грибах. Как сказано было выше, грибы на данных субстратах каких-либо специальных форм не образуют. Одни из них обладают признаками, характерными для наземных, другие — для живущих на деревьях. У подавляющего большинства этих форм плодовые тела обычно мелкие, и только один вид, растущий в основании стеблей такого пустынного растения, как ферула (*Ferula*), именно *Pleurotus eryngii* f. *ferulae* имеет очень крупные плодовые тела. Вообще можно сказать, что грибы, произрастающие в основании стеблей и дернин, имеют более крупные плодовые тела, чем те, которые растут на самих стеблях или на листьях травянистых растений. Все грибы этого раздела можно подразделить сначала по форме — на шляпковые (*Leptoglossum*, *Pleurotus eryngii*) и шляпконожковые; затем вторые по строению гименофора — на губчатые (*Polyporus rhizophilus*) и на пластинчатые; наконец, пластинчатые еще — со склероцием (*Collybia tuberosa*) и без склероция (*Asterospora*, *Collybia cirrhata*, *Mycena pterigena*, *Pleurotus komarnitzkii*, *Psilocybe inquinans*).

Большинство видов, произрастающих на травах, мхах и грибах, распространены очень широко, имеют большие ареалы, но встречаются обычно редко и в небольших количествах, кроме того же *Pleurotus eryngii* f. *ferulae*, который в основном распространен у нас в пустынных предгорьях Средней Азии, где в иной год встречается часто и в больших количествах (местным населением используется в пищу).

На этом можно закончить описание жизненных форм макромицетов. Следуя некоторым авторам — специалистам по цветковым растениям — можно было бы ввести и другие разделы

по отношению к фитоценологии (степные, пустынные, лесные и т. д.), к экологии (ксерофиты, мезофиты, гигрофиты, а также гербофилы, бриофилы, копрофилы, кератинофилы), к фенологии (весенние, летние, осенние) и т. д. По мнению геоботаников (Борисова, 1961, 1969; Серебряков, 1963), такие разделы образуют особые «типы растений»: фитоценологический, экологический и др., которые к биолого-морфологическому типу, т. е. к собственно «жизненным формам», не относятся.

С этим мнением, конечно, надо согласиться и микологам, поскольку все отмеченные «типы» не охватить в одном понятии «жизненные формы». В данном случае можно провести аналогию с «видом» в систематике растений и животных, тоже определяющимся в основном по морфологическим признакам. В связи с этим, конечно, к жизненным формам не могут относиться и такие типы, которые выделялись бы по физиологическим, биохимическим, цитологическим, генетическим признакам, как например виды с тем или иным запахом у грибов из различных систематических групп или с разным набором хромосом в клеточном ядре и т. д.

Ниже приводится схема основных жизненных форм макромицетов.

I. Подземные

II. Наземные

1. Клубневидные
 - а. Прорастающие
 - + Звездчатые
 - ++ Булавовидные
 - +++ Бокальчатые
 - ++++ Шляпконожковые
 - б. Не прорастающие
 - + С ножкой
 - ++ Без ножки
2. Корковидные
 - а. С ризоидами
 - б. Без ризоидов
 - + С шиповатым гименофором
 - ++ С губчатым гименофором
3. Блюдцевидные
4. Уховидные
5. Бокальчатые
 - а. Со склероцием
 - б. Без склероция
6. Трубковидные
 - а. Со склероцием
 - б. Без склероция
7. Булавовидные
8. Ветвистые
9. Шляпковые
 - а. С гладким гименофором
 - б. С губчатым гименофором
 - в. С пластинчатым гименофором

10. Шляконожковые

а. Пучкообразные

+ С пластинчатым гименофором

++ С губчатым гименофором

б. Одиночные

+ С шиповатым гименофором

++ С губчатым гименофором

○ С покрывалом

○○ Без покрывала

△ Нормальных размеров

△△ Карликовых размеров

+++ С пластинчатым гименофором

○ С покрывалом

△ Нормальных размеров

△△ Карликовых размеров

○○ Без покрывала

△ Нормальных размеров

△△ Карликовых размеров

III. На деревьях

A. Однолетние

1. Шаровидные

2. Войлочные

3. Корковидные

а. С гладким гименофором

б. С шиповатым гименофором

в. С губчатым гименофором

4. Полуотогнутые

а. С гладким гименофором

б. С шиповатым гименофором

в. С губчатым гименофором

5. Шляпковые

а. Одношляпковые

+ Сидячие

○ С шиповатым гименофором

○○ С пластинчатым гименофором

△ С покрывалом

△△ Без покрывала

○○○ С губчатым гименофором

△ С несросшимися трубочками

△△ Со сросшимися трубочками

● С покрывалом

●● Без покрывала

* Нормальных размеров

** Карликовых размеров

++ С боковой ножкой

○ С шиповатым гименофором

○○ С пластинчатым гименофором

○○○ С губчатым гименофором

б. Многошляпковые

6. Шляпконожковые

а. Пучкообразные

б. Одиночные

+ С пластинчатым гименофором

++ С губчатым гименофором

B. Многолетние

1. Распростертые

2. Полуотогнутые

3. Шляпковые

а. Сидячие

- + Одношляпковые
- ++ Многошляпковые
- б. С боковой ножкой
- IV. На травах, мхах, грибах
- 1. Шляпковые
- 2. Шляпконожковые
 - а. С губчатым гименофором
 - б. С пластинчатым гименофором
 - + Со склероцием
 - ++ Без склероция

Л и т е р а т у р а

А л е х и н В. В. География растений. 2-е изд. М., 1944. — Б о р и с о в а И. В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геобот.), 13, 1961. — Б о р и с о в а И. В. Жизненные формы организмов сухих и опустыненных степей и пустынь Центрального Казахстана. Растения сухих и опустыненных степей. В кн.: Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Л., 1969. — В а с и л ь к о в Б. П. Ксилофильные грибы восточноевропейской и западносибирской лесотундры. Бот. журн., 51, 5, 1966. — В а с и л ь к о в Б. П. О грибах (макромицетах) советской Арктики. Микол. и фитопат., 1, 4, 1967. — В ы с о ц к и й Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. по прикл. бот., 5, 1915. — Г у м б о л ь д т А. Идеи о физиономичности растений. Перев. с нем. М., 1936. — К а з а к е в и ч Л. И. Материалы к биологии растений юго-востока России. Изв. Саратов. обл. с.-х. опыти. ст., 3, 2—3, 1921. — К е л л е р Б. А. Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях. Сов. бот., 2, 1938. — О с и п я н Л. Л. К вопросу о жизненных формах грибов. Пятый симпозиум микол. и лишайн. Прибалтийских республик. Вильнюс, 1968. — О с и п я н Л. Л. К вопросу о жизненных формах несовершенных грибов. Микол. и фитопат., 4, 2, 1970. — П а р м а с т о Э. Х. Жизненные формы высших базидиальных грибов и лишайников. В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. — П а р м а с т о Э. Х. Доклад по опубликованному работам, представленный к защите вместо диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Тарту, 1969. — С е р е б р я к о в И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. — Ф е о ф р а с т. Исследование о растениях. Перев. с древнегреч. М., 1951. — Ш е н и к о в А. П. Экология растений. М., 1950. — W a r m i n g E. Über Organbildung in Pflanzenreich. Bonn, 1884.