

Ф Л О Р А БЕЛАРУСИ

ГРИБЫ



ТОМ

1

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича

ФЛОРА БЕЛАРУСИ

ГРИБЫ

ТОМ 1

*О. С. Гапоненко
Я. А. Шапорова*

**Boletales
Amanitales
Russulales**

Под редакцией академика В. И. Парфенова



Минск
«Беларуская навука»
2012

УДК 582.28 (476)
ББК 28.591 (4Бел)
Ф 73

Рецензенты:

доктор биологических наук Г. Ф. Рыковский,
член-корреспондент НАН Украины, доктор биологических наук, профессор И. А. Дудка

Флора Беларуси. Грибы. В 7 т. Т. 1. *Boletales. Amanitales. Russulales* / О. С. Гапиенко, Я. А. Ша-
Ф 73 порова; под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Беларус. навука, 2012. – 199 с.: ил.
ISBN 978-985-08-1482-1.

Настоящее издание посвящено шляпочным грибам порядков *Boletales*, *Amanitales*, *Russulales*. Описаны 232 вида и видовые формы, зарегистрированные на территории Республики Беларусь. Приводятся ключи для определения видов, родов, семейств. Дано полное описание макроскопических и микроскопических признаков видов. Включены сведения о распространении как на территории Беларуси, так и в мировом масштабе. Указана трофическая группа, местообитание, сроки образования базидиом, съедобность, охраняемость. Текст богато иллюстрирован рисунками и фотографиями.

Книга предназначена для широкого круга специалистов в области микологии и ботаники, охраны природы, сельского и лесного хозяйства, для преподавателей вузов и студентов, а также всех тех, кто интересуется флорой Беларуси.

УДК 582.28 (476)
ББК 28.591 (4Бел)

ISBN (т. 1) 978-985-08-1482-1
ISBN (общий) 978-985-08-1458-6

© Гапиенко О. С., Шапорова Я. А., 2012
© Оформление. РУП «Издательский дом
«Беларуская навука», 2012

ПРЕДИСЛОВИЕ

Публикацией данной книги начинается выпуск многотомного издания «Флора Беларуси. Грибы». Царство грибов весьма многообразно. По мере углубления и расширения исследований инвентаризация их постоянно продолжается и уточняется. К настоящему времени описано около 65 000 видов, хотя общая их численность остается спорной и, по данным разных авторов, составляет от 100 тыс. до 1,5 млн видов.

Какова же роль и значение грибов в биосфере и в жизни человека? В основном она определяется экологическими особенностями и способом их питания (грибы – гетеротрофы), благодаря которому грибы поселяются повсеместно на различных субстратах, но чаще на почве, лесной подстилке, на живой и гниющей древесине и т. д. Грибы разлагают органические остатки отмерших растений и животных, превращая их в самые простые элементы, тем самым способствуя круговороту веществ в природе. Все, что производится, снова распадается и возвращается к исходному состоянию. Существует вечный круговорот между производителями, потребителями и разрушителями, а его замкнутость и непрерывность имеют жизненно важное значение. Производители, важнейшие из которых – зеленые растения (автотрофы), создают органическое вещество. Потребители этих органических соединений – животные; одни из них питаются мясом, другие – растениями, но добычей первых всегда становятся последние. Растения или животные рано или поздно отмирают, и тогда наступает время разрушителей. Они разрушают мертвое тело, разлагая его до исходного состояния, т. е. до простейших неорганических соединений. Роль разрушителей в этом случае в природе выполняют грибы и бактерии. Без них и их деятельности жизнь на Земле могла бы остановиться. А для выполнения своей главной задачи грибы должны быть в неизмеримых количествах представлены повсюду на нашей планете.

Грибы, особенно микровицы, являются патогенами и вредителями растений. Это хорошо известные всем процессы: порча пищевых продук-

тов, разрушение деревянных, текстильных и других изделий. Большой вред экономике они наносят как возбудители болезней растений. Микровицы – причина многих микотоксикозов. Многие виды грибов вырабатывают токсины, или микотоксины, и посредством этих веществ вызывают у человека и животных микотизм (отравление грибами и продуктами их жизнедеятельности), микогенные аллергии, микозы (заболевания человека и животных, вызываемые грибами).

Республика Беларусь как географический регион представляет собой уникальную территорию с высоким разнообразием высшей растительности, что, в свою очередь, и характеризует состояние микобиоты нашей страны. Однако отсутствие полных монографических сводок с учетом современной таксономии грибов ощущается в последнее время очень сильно, особенно при развитии различных отраслей отечественной медицинской и промышленной микологии.

По мере готовности материала (независимо от систематической последовательности) предполагается выпуск издания «Флора Беларуси. Грибы» в 7 томах по следующей примерной схеме.

Том 1. Отдел *Basidiomycota*, подотдел *Agaricomycetidae*, класс *Agaricomycetes*, порядки: *Boletales*, *Amanitales*, *Russulales*.

Том 2. Отдел (формальный) *Deuteromycota*, подотдел *Deuteromycotina*, класс *Hyphomycetes*, семейство *Dematiaceae*.

Том 3. Отдел *Basidiomycota*, подотдел *Agaricomycetidae*, класс *Agaricomycetes* – группа жизненных форм кортициодные грибы.

Том 4. Отдел *Basidiomycota*, подотдел *Agaricomycetidae*, класс *Agaricomycetes*, порядок *Agaricales s. l.*

Том 5. Подкласс *Gasteromycetidae* (порядки *Sclerodermatales*, *Melanogastrales*, *Tulostomales*, *Lycoperdales*, *Nidulariales*, *Phallales*, *Hymenogastrales*, *Podaxales*); класс *Heterobasidiomycetes* (порядки *Auriculariales*, *Tulasnellales*, *Tremellales*, *Dacrymycetales*). Отдел *Ascomycota*: класс *Hemiascomycetes* (порядки *Endomycetales*, *Protomycetales*,

Taphrinales); класс *Plectomycetes* (порядки *Eurotiales*, *Onygenales*, *Erysiphales*); класс *Pyrenomycetes* (порядки *Ceratostomales*, *Sordariales*, *Melanosporales*, *Chaetomiales*, *Xylariales*, *Coronophorales*, *Hypocreales*, *Clavicipitales*, *Diatrypales*, *Diaportales*); класс *Discomycetes* (порядки *Phacidiales*, *Leotiales* (*Helotiales*), *Pezizales*, *Helvellales*, *Tuberales*); класс *Loculoascomycetes* (порядку *Myringiales*, *Asterinales*, *Capnodiales*, *Dothideales*, *Chaetothyriales*, *Pleosporales*); класс *Laboulbeniomycetes* (порядки *Laboulbeniales*, *Spathulosporales*).

Том 6. Отдел (формальный) *Deuteromycota*, подотдел *Deuteromycotina*, класс *Coelomycetes*.

Том 7. Отдел *Basidiomycota*, подотдел *Agaricomycetidae*, класс *Agaricomycetes*, порядок *Corticiales*.

В этот цикл будут включены все до настоящего времени выявленные и описанные на территории нашей страны грибы. При этом наряду с хорошо изученными видами рассматриваются также многочисленные виды, исследованные недостаточно. Будут приведены отдельные сведения об их морфологии и систематическом положении. Недостаточно изучены их биологические особенности и еще менее – физиология и биохимия. Тем не менее именно от изучения вопросов обмена веществ, от выявления того, что использует гриб из своего субстрата и что он создает в результате поглощения и ассимиляции питательных веществ, можно получить много полезных сведений для более широкого использования грибов, чем в настоящее время. Настало время отказаться от устаревшей тенденции получать пользу от грибов либо случайно, либо чисто эмпирически, без каких бы то ни было теоретических сведений о них. Число используемых непосредственно или в различных областях промышленности грибов составляет малую толику от всех представленных в природе видов. Нет сомнения, что с течением времени многие из них будут применяться более широко.

Цель нашей работы – всесторонний анализ и теоретическое обобщение оригинальных данных и литературных сведений по флоре грибов, их классификации, систематики, как основа для всех без исключения фундаментальных и прикладных дисциплин, связанных с микологией. Это связано с тем, что всякая научная и научно-практическая коммуникация, сбор информации об экономически полезных или вредоносных организмах не может обходиться без общепринятых названий грибов. Другая сторона систематики состоит в точной идентификации организма для практических нужд. Невозможны какие-либо прикладные исследова-

ния и внедрение в производственный процесс, если нет уверенности, правильно ли определен гриб. Особенно это важно для выращивания грибов в искусственных условиях, для фармакологии и создания баз данных по грибам. Для идентификации практически значимых грибов первейшее значение имеют морфологические признаки и их молекулярные маркеры (ДНК, белки).

Согласно теории биологических ресурсов, компоненты биоты подразделяются на две группы: первая имеет прямое ресурсное значение (экономически используются, например, как пищевые или лекарственные), вторая – косвенное ресурсное значение, для поддержания экосистемы в целом. Экологическое ресурсное значение видов является слабо разработанным вопросом в теоретическом и практическом аспекте.

В плане сохранения биологических ресурсов редкие виды грибов – самая уязвимая, но очень важная часть биоразнообразия микобиоты. Выпадение нескольких, а иногда даже одного биологического вида, казавшегося «малоценным», ведет к нарушению целостности и может приводить к разрушению экосистем. По мере того как естественные сообщества теряют составляющие их виды, устойчивость и сопротивляемость сообществ антропогенному воздействию снижаются. Исчезновение одного вида – это безвозвратная утрата уникальной генетической информации. Любой вид живых организмов, даже не используемый людьми в настоящее время, имеет потенциальную ценность, так как сегодня невозможно предсказать, какие именно биологические свойства окажутся полезными или даже незаменимыми для выживания в будущем.

Представленный вниманию читателей 1-й том издания «Флора Беларуси. Грибы» (*Boletales. Amanitales. Russulales*) содержит обширные сведения о 232 видах и внутривидовых формах шляпочных грибов. По каждому из них даны полные систематические диагнозы. Приводятся сведения о частоте встречаемости, местообитании, времени и характере плодоношения, возможностях употребления, географическом распространении, полное описание макроскопических и микроскопических признаков видов, составлены ключи к определению всех семейств и описанию каждого таксона. Текст богато иллюстрирован оригинальными рисунками и фотографиями плодовых тел и их структур.

В планируемом издании частично будут освещены вопросы географического распространения грибов в пределах Беларуси, трофической принадлежности, приуроченности грибов к соответству-

ющими питающим субстратам (для сапротрофных форм) или питающим растениям (для паразитных организмов). Вопросы систематики грибов находят в предлагаемом труде должное отражение, так как представленный материал изложен согласно новым современным системам и международным принципам классификации.

При подготовке этого монографического труда применялись правила последнего Международного кодекса ботанической номенклатуры. Здесь отмечены закономерности распространения таксонов разного ранга и отдельных ключевых широко представленных видов макромицетов в зависимости от природно-климатических условий и экологической ситуации в лесных экосистемах Беларуси. Кроме того, подготовленные нами флористические сводки грибов позволят установить редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды, комплексы видов – индикаторов состояния лесных экосистем в Беларуси. Составление характеристик грибов позволит точнее определять экологическое состояние различных лесных экосистем и прово-

дить оценки для разработки научных основ охраны и их рационального использования.

Приведенные подсчеты количества видов грибов, обнаруженных в Беларуси, показывают, что изучение их продолжается, поскольку общее их число, по всей вероятности, огромно. В последние годы во многом восполнены пробелы в состоянии изученности различных сложных групп микобиоты, таких как кортициоидные, кортиариусовые, аманитовые, трихоломовые, сыроежковые, трутовые и несовершенные (анаморфные) грибы. В результате этих исследований был обнаружен ряд новых и редких для территории нашей страны видов.

Полная сводка грибов такого всеобъемлющего характера будет способствовать более глубокому познанию биоразнообразия этой группы. Она будет полезна широкому кругу пользователей: специалистам в области микологии и ботаники, сельского и лесного хозяйства, охраны природы, преподавателям вузов и студентам, а также всем тем, кто интересуется этой своеобразной, очень богатой и значимой группой биоты Беларуси.

Академик В. И. Парфенов

ВВЕДЕНИЕ В ИСТОРИЮ РАЗВИТИЯ МИКОЛОГИИ КАК НАУКИ

Миколо́гия (от др.-греч. μύκης – гриб) – раздел биологии, наука о грибах. Поскольку грибы длительное время относили к царству растений, микология не была самостоятельным разделом биологии, а входила в ботанические науки. И в настоящее время в ней сохраняются научные традиции, характерные для ботаники.

Микология изучает систематику, географию и распространение грибов в природе, экологию, анатомио-морфологическое строение, физиологию, генетические и биохимические свойства, прикладные аспекты.

В настоящее время, исходя из особенностей жизнедеятельности грибов, большинство ученых выделяют их в самостоятельное царство живой природы. Считается, что возникли они еще до разделения живых организмов на растения и животных, около миллиарда лет назад.

История развития микологии как науки наиболее полно представлена в работах Л. Н. Курсанова (Курсанов, 1940), Б. П. Василькова (Васильков, 1953), В. И. Билай, И. А. Дудки (Билай, 1989).

Первые попытки ознакомления с грибами ученые-исследователи начали в древности. Их интерес к этой группе живых организмов характеризуется главным образом изучением возможности употребления грибов в пищу, в качестве лекарственных средств и выработкой методов заготовки и переработки грибов. Нарботанный ими материал не потерял своей актуальности и в наши дни. Изучая и наблюдая за грибами как удивительными и непонятными живыми организмами, ученые пытались их классифицировать, т. е. создать единую систему, с помощью которой можно было бы определить для каждого вида свое место. Считается, что первые упоминания грибов в научной литературе принадлежат Аристотелю (384 г. до н. э.).

Ученик Аристотеля Теофраст (ок. 370 до н. э.) попытался систематизировать знания о грибах, известных в древности. Он упоминает сморчки, трюфели и шампиньоны, которые называет μύκης, от этого слова позднее произошло одно из научных названий грибов (лат. *mycetes*) и название науки

микологии. Кроме того, в его трудах под общим названием ἐρύσιφι (лат. *erysiphe*) описаны болезни растений – мучнистая роса и ржавчина. Происхождение этих болезней ученые той эпохи еще не могли связать с грибами, а объясняли влиянием избыточной влажности. Около 150 года до н. э. врач Никандр Колофонский впервые разделил грибы на съедобные и ядовитые, это считается началом классификации грибов.

В древнем Риме Диоскорид (40–90 г. н. э.) посвятил грибам две главы своего сочинения «De materia medica». Кроме описаний съедобных и ядовитых грибов он указывает на медицинское применение трутовика лиственничного под названием *agaricus*, с тех пор это название сохранилось в фармакопее (агарик аптечный, лат. *agaricus officinalis*). Среди грибов Диоскорид разделял наземные, подземные и растущие на деревьях. Такую классификацию можно назвать первой попыткой деления грибов на экологические группы.

Плиний Старший (23–79 г. н. э.) рассматривал грибы в качестве отдельной группы *fungi*. Как и Никандр Колофонский, он классифицировал их на съедобные (*fungi esculenti*) и ядовитые (*fungi noxici et perniciosi*).

В своей работе «Естественная история» Плиний описывал «виды»: пористые грибы (*fungus porosus*), рогатиковые грибы (*fungus ramosus*), иудино ухо (*fungus sambuci*), дождевики (*fungus pulverulentus*), трюфели (*tubera terrae*), вешенки (*pezicae Plinii*), лиственничный трутовик (*fungus laricis*, или *agaricum*). Плиний указывает на обилие трутовиков на стволах деревьев и пнях в Галлии, правильно трактует эти образования как грибы и отмечает, что ночью наблюдается свечение пней с грибами.

Античные ученые не проводили научных исследований структуры грибов, а только кратко описывали их, главным образом как продукты питания.

С началом эпохи Возрождения европейскими учеными возобновились исследования различных групп живых организмов, в том числе грибов. Первые описания грибов с рисунками располагались

в различных травниках в Германии, Фландрии (англ. Herbal).

В «Травнике» (нем. Kräuterbuch, 1546) Иеронима Бока (1498–1554) имеется глава на пяти страницах, содержащая описания около 10 шляпочных грибов и трутовиков, с описанием распространения, сезона появления и указания их съедобности или ядовитости, приведены способы приготовления грибов.

У Бока имеются сопоставления описаний с классическими античными трудами. В «Травнике» (нидерл. Cruydeboek, или Cruijdeboek, Cruydt-Boeck) Ремберта Додонса (1517–1585) грибы составляют одну из шести групп растений и классифицируются по различным признакам: форма, токсичность, сезон появления (Леонтьев, Акулов, 2007).

Итальянского натуралиста Андреа Чезальпино (1519–1603) называют основоположником настоящего научного подхода к изучению грибов. В труде «De Plantis libri XVI» (1583) Чезальпино создал первую систему растительного мира и впервые указал на особое положение грибов в царстве растений: среди всех растений природа грибов наиболее специфична.

Чезальпино выделил три «класса» грибов: Tuber, или Tartufi, – подземные; Pezicae – наземные грибы без ножки; Fungi – шляпочные грибы и трутовики. Последний класс был разделен на 16 «таксонов», наименования которых основывались на итальянских народных названиях. Например, для трубчатых грибов, которые теперь относятся к порядку болетовых, было взято название Suilli, или Porcini – «свиные грибы».

Отцом микологии как науки по праву считается Карл Клузиус (1526–1609). В 1578 г. появился первый атлас грибов (цветные изображения свыше 200 видов), а в 1601 г. Карл Клузиус написал первую монографию, целиком посвященную грибам с великолепными акварельными рисунками. Это было региональное описание грибной флоры Венгрии – «Fungorum in Pannoniis observatorum brevis historia», которое вышло в общем томе «Rariorum plantarum historia», позднее получившем название «Кодекс Клузиуса». Клузиус описал 47 «родов» и 105 «видов» грибов, снабдив описания довольно точными иллюстрациями, в том числе цветными. Рисунки грибов в тот период, как правило, уступали по качеству рисункам цветковых растений. Большинство грибов из «Кодекса Клузиуса» можно достаточно точно идентифицировать по иллюстрациям.

В опубликованной в 1665 г. «Микрографии» Роберта Гука (1635–1703) появляются первые рисунки микроскопических структур грибов – «го-

лубой плесени» и «ржавчины розы». Гук только поверхностно описал обнаруженные структуры, не пытаясь дать им какое-либо научное объяснение.

С. Вейян (1669–1722) предложил критерий для классификации грибов, который вошел в книгу «De plantes», изданную в 1727 г. Классификация Вейяна основана на строении нижней поверхности шляпки, т. е. гименофора. Такая классификация оказалась очень удобной и до сих пор используется при сборе грибов, а признаки строения гименофора, изучаемые современными методами, продолжают использоваться в систематике.

Вейян обратил внимание на структуру грибов, связанную с их размножением, однако функция ее была неизвестной, да и о размножении грибов вообще ничего не было известно. Вейян вряд ли верил в народные легенды о появлении грибов от удара молнии, из гнили, росы, даже от тени, но объяснить, как они размножаются, не мог.

В 1729 г. эту тайну частично разгадал итальянский миколог П. А. Микели (1679–1737), обнаруживший у грибов микроскопические «семена», прорастающие, если поместить их в каплю воды.

В 1778 г. И. Хедвиг (1730–1799) показал, что «семена» криптогамов принципиально отличаются от семян цветковых растений, и предложил для них название – споры.

Карл Линней (1707–1783) долгое время относил грибы к царству растений, хотя и высказывал сомнения в принадлежности грибов к растениям и предлагал относить их вместе с полипами к животным. Но после открытия Микели грибных «семян» Линней окончательно склонился к признанию грибов растениями.

Линней выделил порядок Грибы (Fungi), включивший 10 родов и 86 видов. Некоторые грибные организмы – дрожалки, лишайники, кортициодные грибы – были в системе Линнея отнесены к водорослям. В последних прижизненных изданиях «Системы природы» Линней объединил грибы, водоросли, мхи и папоротники в отдельный класс криптогамных, или тайнобрачных, растений. Хотя с точки зрения систематики этот термин устарел, данную группу организмов и в настоящее время часто называют «криптогамами».

Долгое время после Карла Линнея грибы не выделяли в отдельное царство, продолжая относить к низшим растениям. Сам автор называл всю эту группу «хаосом, в котором невозможно найти никакой системы». Он описал лишь очень незначительное число родов, разделив их на основании самых грубых признаков – структуры нижней поверхности шляпки (гименофора) и общей формы

плодовых тел, фактически повторив народную классификацию. Все пластинчатые грибы он определил в род *Agaricus*, пористые – в род *Boletus*, а в род *Phallus* попали как гастеромицеты с фаллюсовидным рецептакулом, так и сморчковые грибы – аскомицеты.

Христиан Персон (1761–1836), ботаник-миколог, существенно дополнивший своими работами Линнеевскую таксономию грибов, составил первую научную систему грибов и установил много родов и видов («Обзор грибов», 1801 г.). Этот фундаментальный труд является отправной точкой для таксономии порядков ржавчинных, головневых грибов, а также гастеромицетов. Его научными трудами пользуются до настоящего времени.

Одновременно с Персоном опубликованы замечательные работы по систематике грибов Элиаса Магнуса Фриса (1794–1878), не потерявшие своей актуальности. Самая ценная работа Фриса – «*Observationes Mycologicae*» (1828 г.).

Создание стройной системы грибов позволило последующим исследователям-микологам расширить свои исследования в области накопления информации об этих организмах с описанием грибов в статике, проведены серьезные попытки их научной классификации.

В 1836 г. Н. А. Вейнман дал обстоятельное описание свыше 1000 видов грибов, среди которых впервые описано больше 100 новых. В первой половине XIX в. наряду с флористическими исследованиями появляются первые работы по филогении, плеоморфизму грибов, об их строении, паразитировании на растениях и др.

Главное направление микологических исследований этого периода – изучение развития грибных организмов, циклов их развития в онтогенезе и филогенезе, фитопатогенных грибов – возбудителей болезней растений (главным образом сельскохозяйственных).

Французские ученые братья Тюлан установили у мучнисторосяных, ржавчинных и головневых грибов явление плеоморфизма. В этот период закладываются основы экспериментального направления в микологии немецким ботаником-микологом А. де Бари (1831–1888). Он разработал методику экспериментального изучения паразитных грибов. Организованный А. де Бари в Страсбурге Ботанический институт стал международным центром микологических исследований. Ученик А. де Бари О. Брефельд разработал методику культивирования сапрофитных грибов, ввел в изучение чистые культуры. Появились многочисленные работы по отдельным группам грибов.

К концу XIX – началу XX в. уже более или менее четко сформировались отдельные разделы микологии: общая микология, занимающаяся изучением флоры, распространения и биологии грибов; фитопатология, изучающая болезни растений, вызванные грибами-возбудителями. Научным фундаментом фитопатологии стали данные о биологии грибов, путях инфекции растений облигатными паразитами – ржавчинными, головневыми, сумчатыми и др., о наличии у них биологических рас и т. д.; техническая микробиология, изучающая грибы, используемые в некоторых отраслях народного хозяйства.

С 1860-х по 1920-е годы активно развиваются цитологические методы, в особенности изучение фаз развития ядра, а также широко внедряются экспериментальные методы в генетике, физиологии и биохимии, экологии грибов. Основные направления микологических исследований этого периода: цитологическое изучение онтогенеза, смены генераций и ядерных фаз; флористика, систематика, экология грибов; экспериментальное исследование полового процесса. В нашей стране с ее огромной и разнообразной территорией значительное развитие в этот период приобретают флористические исследования. В области физиологии грибов изучаются вопросы дыхания, брожения, особенности метаболизма и др.

Большая роль в развитии микологии в этот период принадлежит А. А. Ячевскому (1863–1932). Основные его научные работы посвящены систематике, филогении и номенклатуре грибов. В 1897 г. он опубликовал первый определитель грибов России.

А. А. Потебня (1870–1919) изучал разнообразные формы сумчатого плодоношения. Он один из первых установил филогенетическую связь между половыми и бесполовыми формами у отдельных видов грибов.

Выдающаяся роль в развитии микологии принадлежит В. Г. Траншелю (1868–1942). Его труд «Обзор ржавчинных грибов СССР» (Траншель, 1939) является фундаментальным вкладом в микологию и по настоящее время.

В конце XIX – начале XX в. расширяются исследования по физиологии грибов. Так, немецкий ученый Г. Клебс (1857–1918) изучал влияние состава среды на развитие репродуктивных и вегетативных органов у грибов. Его работы явились началом экспериментального изучения морфогенеза грибов.

С 1940-х годов началось сознательное объединение «чистой» науки с практикой, искусственно отделенных друг от друга в онтогенетическом периоде (Васильков, 1953).

Новое направление этого периода – физиолого-биохимическое изучение грибов на различных уровнях их исследования – молекулярном, клеточном и субклеточном, организменном, ассоциативном, биоценологическом. Бурное развитие микологии этого периода связано также с установлением и практическим использованием явлений антагонизма для промышленного получения антибиотиков, а также ферментов, витаминов, органических кислот и других физиологически активных метаболитов. Дальнейшее развитие получают традиционные разделы микологии – флористика, экология, систематика, а также новые направления, такие как генетика, биохимия и физиология грибов.

В период 1920–1950 гг. во всех странах Запада ежегодно описывалось в среднем 700 новых видов, а в 1986–1990 гг. – в среднем 1700 видов ежегодно. Еще Фрис указывал, что общее число видов грибов может достигнуть 40 000, а пиреномицетов – 100 000. В 1943 г. Г. Р. Бисби и Г. Г. Эйнсворт предположили, «что всего существует грибов приблизительно около 100 000 видов». Предполагаемое общее число видов на Земле остается дискуссионным и в настоящее время. Для Британии введен коэффициент соотношения между сосудистыми растениями и грибами 1:6, т. е. если количество сосудистых растений составляет 270 000 видов, то количество видов грибов – 1 620 000. Исходя из этих данных, Д. Л. Хоуксворт считает, что цифра в 1,5 млн видов грибов может считаться доказанной как стабильная (Хоуксворт, 1992). Дополнительное доказательство верности представлений о количестве грибов на растениях приведено группой авторов в серии «Биологическая флора Британских островов», опубликованной в 1948–1949 гг. Степень изученности микобиоты Британии в настоящее время считается самой высокой в мире. Авторы пытались катализировать грибы, связанные с каждым растением. Количество видов грибов на каждое приведенное в списке питающее растение колебалось от 0 до 81, среднее количество – 8,5. Но не все грибы приурочены к единственному растению-хозяину, и в результате среднее количество грибов на одном питающем растении, по их данным, составило 5,7.

История развития микологии в Республике Беларусь и в Национальной академии наук Беларуси. Первые сведения о видовом составе грибов на территории нашей страны собраны в монографиях «Материалы для географии и статистики России, собранные офицерами генерального штаба» (1862–1864 гг.) и «Опыт описания Могилевской губернии» (1882). Там же приводится упоминание

о законе, в котором говорилось, что сбор грибов наряду с травами и ягодами в княжеских лесах разрешен крестьянам («Свод законов о лесоустройстве в Великом Княжестве Литовском»).

Флористические исследования грибов Беларуси проведены Ф. Блонским (Blonski, 1888, 1889), С. Ю. Шембелем (Шембель, 1913), Л. А. Лебедевой (Лебедева, 1934), З. Тумилович (Tumiłowiczówna, 1935), В. Ф. Купревичем (Купрэвіч, 1929, 1931а, 1931б, 1939) и носили эпизодический характер.

Целенаправленное изучение представителей царства *Fungi* осуществляется в НАН Беларуси с середины 1950-х гг. и продолжается в настоящее время в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича сотрудниками лаборатории микологии. Именно академик В. Ф. Купревич сформулировал принципиально новые для республики научные направления: систематика, таксономия, география, биология и экология высших грибов. Созданная под его руководством научная группа изучала грибы и лишайники; она же оформляла и создавала отечественный микологический гербарий.

Микологический гербарий MSK-F заложен в середине 1960-х гг. в отделе физиологии и систематики низших растений под руководством В. Ф. Купревича. Фонды гербария стали быстро пополняться образцами трутовых и шляпочных грибов и к 1990 г. коллекция составляла уже около 1200 видов. В 1971 г. на базе указанного отдела в Институте экспериментальной ботаники была образована лаборатория микологии, в которой по настоящее время сохранены основные научные направления, касающиеся изучения микобиоты, созданные академиком В. Ф. Купревичем. За последние годы расширена структура гербария, а в 1973 г. создана коллекция чистых культур.

В 1962 г. при отделе физиологии и систематики низших растений была защищена кандидатская диссертация Г. И. Сержаниной «Съедобные и ядовитые грибы БССР порядка *Agaricales* и их хозяйственное значение». Впоследствии Г. И. Сержанина продолжила исследования биоты агарикоидных (шляпочных) грибов и других макромицетов Беларуси, результаты которых были опубликованы в определителе (Сержанина, 1967), двух крупных монографических сводках по шляпочным грибам (Сержанина, 1984; Сяржаніна, 1994) и ряде научно-популярных книг (Сержанина, 1990, 2002; Сержанина, Змитрович, 1978, 1986; Сержанина, Яшкин, 1986; Сяржаніна, Яшкін, 2005). В монографию 1994 г. включены морфологические диагнозы 971 вида грибов.

В 1955 г. была защищена кандидатская диссертация Э. П. Комаровой «Трутовые грибы главнейших лесных пород БССР». В дальнейшем Э. П. Комарова обобщила результаты исследований трутовых грибов Беларуси в определителе, изданном в 1964 г. Он включал диагнозы 158 видов.

Э. П. Комаровой были также предложены и обнародованы 18 новых таксонов и комбинаций трутовых грибов. Помимо инвентаризации видового состава трутовых грибов Беларуси велись исследования и другого характера, в частности, А. И. Головки изучала экологию, культуральную морфологию и отдельные физиологические характеристики трутовиков комплекса *Phellinus igniarius* s. l., что было положено в основу ее кандидатской диссертации.

Начали развиваться исследования в области фитопатологии лесных растений. Кандидатами биологических наук В. Н. Федоровым, А. С. Самцовым, а также В. И. Корзенком были получены новые для республики данные по видовому составу микофлоры интродуцированных хвойных пород, предложены неординарные меры борьбы с ними. Второе направление, в котором формировался гербарий микромицетов, было связано с изучением болезней хвойных растений на территории Беларуси. Большим вкладом В. Н. Федорова в познание микобиоты хвойных является доскональное изучение биологии, распространения и экологических особенностей микромицета *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet (*Scleroderris abietina*) на территории нашей республики.

Исследуя болезни сеянцев хвойных пород В. И. Корзенком выявил ряд новых для Беларуси видов грибов. В работе американского миколога Т. Р. Nag Raj «Coelomycetous anamorphs with appendage-bearing conidia» (1993) опубликована новая комбинация *Pestalotiopsis stevensonii* (Peck) Nag Raj со ссылкой на В. И. Корзенку, обнаружившего этот гриб на отмершей хвое сеянцев сосны в Беларуси (ранее вид считался сугубо североамериканским). Также В. И. Корзенком был впервые описан род *Acarosporium* на хвойных. Всего список выявленных им микромицетов на сеянцах содержит 46 видов.

Академик Н. А. Дорожкин с 1971 г. активно развивал в лаборатории фитопатологическое направление по изучению болезней картофеля, бобовых и других сельскохозяйственных растений. Возглавляемая им группа научных сотрудников изучала вопросы иммунитета и повышения болезнеустойчивости сельскохозяйственных растений, проводила исследования по изучению патогенной

грибной и бактериальной микофлоры сельскохозяйственных растений (С. И. Бельская, В. И. Нитиевская, Н. И. Чекалинская, Л. М. Новикова, В. И. Викторчик, Т. П. Алексеева).

Лаборатория микологии Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси на протяжении многих лет занимается изучением биологического разнообразия грибов различных систематических групп. Это направление приобрело особую актуальность в связи с ростом насущных проблем общества, а также с грядущими катастрофическими последствиями современных форм развития экономики и природопользования. В сфере использования ресурсов и охраны природы все более проникает мысль о необходимости сохранять многообразие жизни, всех компонентов биоразнообразия независимо от конкретной ценности для человека. Поэтому на протяжении последних 15 лет в лаборатории, которую возглавляет кандидат биологических наук О. С. Гапиенко, активно развивались фундаментальные исследования в области микологии:

- инвентаризация, экология, систематика, таксономия слабо изученных групп живых организмов: высших базидиальных грибов, микромицетов основных лесообразующих пород, лекарственных растений, почвы;

- эволюция микобиоты экосистем республики, связи и формирование современной региональной и зональной структуры биоты;

- анализ сохранности жизнеспособности разных групп грибов;

- механизмы адаптации грибов к условиям среды в связи с концепциями «экстремальной экологии»;

- проблемы восстановления и обогащения микобиоты Республики Беларусь.

Эти направления являются базовыми для всех без исключения фундаментальных и прикладных дисциплин, связанных с микологией.

В настоящее время в лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси трудятся шесть кандидатов наук по специальности микология: Д. Б. Беломесяцева (фитопатолог), О. С. Гапиенко (агариколог), С. А. Кориняк (фитопатолог), Т. Г. Шабашова (фитопатолог), Я. А. Шапорова (агариколог), Е. О. Юрченко (афиллофоролог), которые изучают грибы различных систематических групп: высшие базидиальные (агарикоидные и афиллофороидные), несовершенные, патогенные грибы лесных древесных пород, микофлору лекарственных растений и почвы.

Результатом деятельности микологов нескольких поколений является созданный и хранящийся в Институте гербарий, насчитывающий в настоящее время более 50 000 образцов макромицетов, лишенизированных грибов, микромицетов. Гербарий состоит из двух разделов: собственно грибов (сухая коллекция и коллекция чистых культур микромицетов) (MSK-F) и лишенизированных грибов (MSK-L). Коллекция микобиоты представлена образцами из различных экосистем Беларуси. Гербарий включает многие систематические группы царства *Fungi*: миксомицеты, оомицеты, зигомицеты, устомицеты, стерильные мицелии, аскоми-

цеты, лишенизированные грибы, базидиомицеты, телиомицеты, конидиальные грибы.

Информация, заложенная в гербарии, получила свое воплощение в подготовленном конспекте флоры макро-, микро- и лишенобиоты республики (Макромицеты..., 2006), представленной 1517 видами, в котором проведена обработка видов в соответствии с современными требованиями международной номенклатуры. Образцы собраны по всей территории нашей страны. В последнее время сотрудниками лаборатории опубликовано более 10 крупных монографических изданий по микобиоте Беларуси.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

СТРУКТУРЫ БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ И ИХ РАЗМНОЖЕНИЕ

Грибы, образующие плодовые тела и массивные сплетения мицелия (стромы) достаточно крупных размеров, называются макромицетами (Дудка, Вассер, 1987). В систематическом плане они входят в отдел *Basidiomycota*, который объединяет более 30 тыс. видов как макроскопических, так и микроскопических грибов (Черепанова, 2004; Гарибова, Лекомцева, 2005). По данным А. Дермека, макромицетов на Земле, по приблизительным подсчетам, насчитывается около 15 000 видов. В Европе из них произрастает около 4500 видов (Дермек, 1989).

Вегетативное тело макромицетов – это мицелий, состоящий из тонких бесцветных (иногда слегка окрашенных) нитей – гиф. Совокупность гиф называется мицелием (грибницей). Они состоят из клеточной оболочки, ядра, цитоплазмы с цитоплазматической мембраной, эндоплазматической сети, митохондрий, рибосом, ломасом, аппарата Гольджи, иногда встречаются запасующие вакуоли, содержащие волютин, липиды, гликоген, жирные кислоты (в основном ненасыщенные) и другие вещества. Ядер одно или несколько (Дудка, Вассер, 1987). На 80–90% клеточная оболочка состоит из азотистых и безазотистых полисахаридов, у макромицетов основным полисахаридом является хитин. Также в состав клеточной стенки входят белки, липиды и полифосфаты (Белякова и др., 2006).

Грибница обычно имеет большую общую поверхность и через нее осмотическим путем всасывается вода с растворенными в ней минеральными веществами. Поселившись на определенном субстрате, она нередко вырастает на много метров в длину. По мере роста гифы ветвятся и переплетаются. В местах их соприкосновения возникают перемычки (анастомозы). Они играют важную роль в обмене веществ, в размножении грибов и служат для скрепления гиф мицелия, который осуществляет все жизненно важные функции грибного организма (питание, рост, развитие и размножение). Грибы лишены способности к фотосинтезу и поэтому являются гетеротрофами, т. е. питаются не самостоятельно производимыми продуктами, а го-

товыми органическими веществами. По этой причине макромицеты живут только там, где имеется уже готовое органическое вещество, и добывают его из самых разнообразных источников.

Для большинства видов базидиальных грибов характерно долиповое строение перегородок или септ, имеющих кувшинообразные вздутия с порой. Эти вздутия окружены мембраной – парентосомой (поровым колпачком), которая тесно связана с эндоплазматическим ретикулом. Парентосома не препятствует миграции ядер через такие септы. Клеточные стенки состоят из нескольких слоев и содержат хитин, глюканы, ксилозу (Черепанова, 2004).

В дополнение к септовому аппарату и в обход септ у многих базидиальных грибов формируются дополнительные каналы для передачи цитоплазматического материала при делении клеток.

У базидиальных грибов гифы мицелия снабжены пряжками – дугообразными маленькими клетками, лежащими сбоку гифы против поперечных перегородок. Пряжка выполняет функцию восстановления двухъядерности клетки. Существует несколько типов пряжек: одиночные, парные, мутовчатые. По форме они могут быть дугообразными, медальонообразными, вздутыми и т. п. (Кутафьева, 2003).

Шляпочным грибам свойственно вегетативное, бесполое и половое размножение. Эти типы размножения чрезвычайно разнообразны в различных систематических группах. Основной репродуктивный орган грибов при всех способах размножения – споры, которые отличаются строением, образованием. Вегетативное размножение может осуществляться простым отделением части мицелия (грибницы), которая в дальнейшем будет развиваться самостоятельно. Бесполое размножение проявляется в виде прорастания споры в форме гифы.

Половой процесс протекает как слияние органов или клеток, не дифференцированных на гаметы (Дудка, Вассер, 1987). Зигота, образовавшаяся в результате слияния, переходит к дальнейшему развитию: в ней формируются дикарионы ядер противоположных полов, которые затем попарно

сливаются и претерпевают редукционное деление. Гаплоидные ядра, которые образовались в процессе редукционного деления, переходят в базидиоспоры, образующиеся на специальных клетках – базидиях.

Для базидиомицетов характерна полная утрата специализированных половых клеток, и половой процесс у них осуществляется по типу соматогамии (от греч. *soma* – тело и *gamos* – брак). В этом случае функцию половых клеток выполняют клетки вегетативного тела, т. е. соматические клетки (Дудка, Вассер, 1987).

Споры, образующиеся на базидиомах, неодинаковы. Они различаются противоположными половыми знаками (гетероталличны) «+» или «-», при этом спор с такими знаками образуется равное число. Соответственно, прорастающие «+» или «-» споры дают «+» или «-» вегетативные мицелии (рис. 1). При встрече клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков, плотно соприкасаются, клеточная оболочка в месте соприкосновения исчезает, и содержимое клеток сливается полностью, а два ядра объединяются в пару, которая называется дикарион (от греч. *di* – два, *karyon* – ядро). Ядра при дальнейшем делении клеток делятся синхронно, и уже растущий новый

мицелий называют дикариотическим, т. е. это мицелий, образованный двуядерными клетками (Лессо, 2003).

Если вегетативный гаплоидный мицелий – долгоживущее короткоживущее образование, то дикариотический мицелий может существовать длительное время, пронизывая субстрат: почву, древесину, стебли и т. п. У шляпочных грибов (почвенных сапротрофов, микоризообразователей) он многолетний и развивается во всех направлениях по радиусу. При благоприятных условиях из дикариотического мицелия формируется базидиома.

Базидиомы образуются на внешней стороне грибницы. В местах их образования мицелий ветвится, уплотняется до небольших комочков (не более 2 мм в диаметре) – это примордии.

Примордии являются покоящимися структурами, которые способны переносить длительное воздействие неблагоприятных факторов среды. При благоприятных условиях от времени их образования до появления базидиомы проходит от нескольких часов до нескольких недель, в зависимости от биологических особенностей вида и погодных условий. В примордии заложено все, что необходимо для формирования макро- и микроструктур базидиом. Формирование самих базидиом идет за счет видоизменения генеративных (дикариотических) гиф, часто теряющих плазматическое содержимое. Такие гифы играют роль либо защитных, либо запасных, либо проводящих и являются третичными, в отличие от гаплоидных – первичных и дикариотических – вторичных (Кутафьева, 2003).

Образование базидии происходит следующим образом. От оболочки верхней молодой клетки в непосредственной близости от двух лежащих здесь ядер отходит отросток в виде пряжки (рис. 2, 1–2). В это же время происходит деление двух ядер. Поскольку эти два ядра представляют собой дикарион, то естественно, что они делятся одновременно и параллельно. В результате деления двух ядер образуются четыре ядра (рис. 2, 3), которые располагаются следующим образом: два несестринских ядра, которые произошли при делении разных ядер (они разнознаковые – «-» и «+»), отходят к вершине гифы; третье ядро передвигается к основанию клетки, а четвертое заходит в вырост пряжки (рис. 2, 4). Затем появляются две перегородки, одна из них отделяет пряжку, а вторая делит клетку пополам. При образовании этих двух перегородок получаются три клетки. Самая верхняя из них содержит два разнознаковых ядра, нижняя и клетка-пряжка – по одному ядру, которые также являются разнознаковыми. Затем вырост пряжки

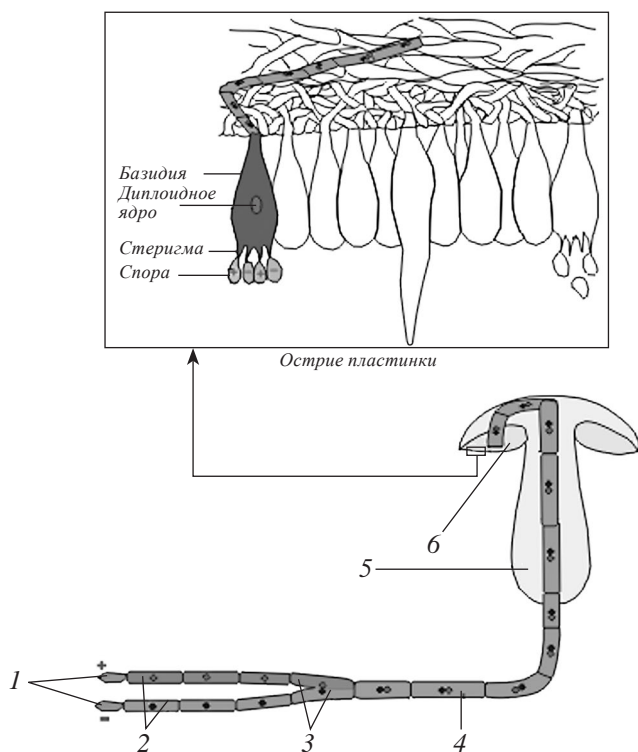


Рис. 1. Схема жизненного цикла шляпочного гриба: 1 – генетически различные споры; 2 – гаплоидный мицелий; 3 – слияние двух гаплоидных мицелиев; 4 – дикариотический мицелий; 5 – базидиома, образованная дикариотическим мицелием; 6 – гимений

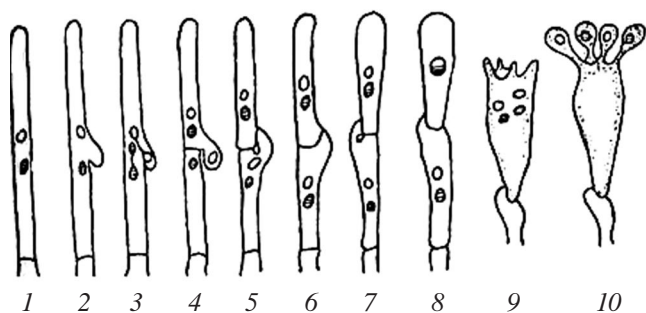


Рис. 2. Схема развития базидии и базидиоспор: 1–2 – формирование отростка в виде пряжки; 3–4 – формирование 4 ядер и их пространственное расположение; 5–7 – восстановление дикариотического состояния; 8 – диплоидная стадия; 9 – образование стеригм; 10 – базидия с базидиоспорами

дорастает до стенки клетки, через образовавшийся проток ядро передается в нижнюю клетку и тем самым восстанавливается ее дикариотическое состояние (рис. 2, 5–7). Из верхней клетки образуется непосредственно сама базидия. При ее формировании происходит разрастание верхней клетки, затем наступает кариогамия: два ядра сливаются

с образованием диплоидного ядра. Диплоидное состояние клетки кратковременное (рис. 2, 8). За кариогамией наступает мейоз. Ядро делится дважды, первое деление редукционное, в результате чего формируются два гаплоидных ядра. Далее в процессе митоза образуются четыре гаплоидных ядра, и в оболочке будущей базидии формируются выросты – стеригмы (рис. 2, 9). Внутри стеригм находится канал, по которому содержимое будущей споры – ядро и часть содержимого базидиальной клетки – перетекает и сосредоточивается в их вершине. Постепенно разрастаясь, вершины стеригм вздуваются, превращаясь в базидиоспоры (рис. 2, 10). Базидиоспоры формируются на поверхности базидии. На базидии образуется, как правило, четное (2 или 4), реже нечетное число спор. Попадая в оптимальные условия, базидиоспоры прорастают, и жизненный цикл повторяется (Дудка, Вассер, 1987).

В базидии базидиальных грибов (в том числе и шляпочных) завершается половой процесс и формируются базидиоспоры.

АНАТОМИЧЕСКОЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ БАЗИДИОМ

Морфология как наука изучает микроскопические и макроскопические формы и размеры; нижняя граница светового оптического разрешения соответствует 0,5 мкм. Для изучения более мелких компонентов грибов необходимо ультраструктурное исследование с помощью электронного микроскопа, который позволяет наблюдать объекты молекулярных размеров. Однако в повседневной микологической работе предпочтительны определительные ключи, составленные на изучении основных макро- и микропризнаков, которые можно исследовать с помощью простого светового микроскопа.

В современной систематике агарикоидных грибов большое значение имеют макропризнаки – форма базидиом (их размеры, окраска, поверхность, строение); строение гимениального слоя; микропризнаки – базидиоспоры (их форма, цвет, размеры, характер оболочки, наличие или отсутствие поры прорастания); цистиды (форма и размеры).

Базидиомы развиваются по следующим типам:

гимнокарпный – гимений от начала и до созревания спор не покрыт никакими структурами;

ангиокарпный (эндогенный) – противоположный гимнокарпному, оболочка плодового тела вскрывается только после созревания спор;

гемиангиокарпный – вначале гимений закрыт покрывалом, которое разрывается или исчезает до созревания спор;

псевдоангиокарпный (вторично ангиокарпный) – вначале гимений открыт, затем происходит образование частного покрывала из гиф края шляпки или поверхности ножки.

В пределах этих четырех типов различают переходные типы и множество подтипов, например: бивелангиокарпный (присутствует общее и частное покрывало), моновелангиокарпный (имеется только одно покрывало), пилеокарпный (частное покрывало образуется из гиф шляпки), пилеостипитокарпный (покрывало образуется из гиф шляпки и ножки) и др. (Мюллер, Лёффлер, 1995).

Шляпки базидиом у шляпочных грибов отличаются по ряду признаков: размеру, форме, характеру поверхности, окраске и др.

Диаметр шляпки может быть от нескольких миллиметров до 50 см и более. Различают следующие основные формы шляпок: полукруглая, округло-распростертая, лейковидная, конусовидная, колокольчатая, плоско-распростертая, выпукло-распростертая и т. п. (рис. 3). Следует иметь в виду, что форма шляпки может изменяться с возрастом.

Края шляпки – важный систематический признак (рис. 4).

Кутикула выполняет защитную функцию, она покрывает шляпку сверху, ее строение важно для систематизации и определения вида гриба. Она предохраняет базидиому от воздействия неблаго-

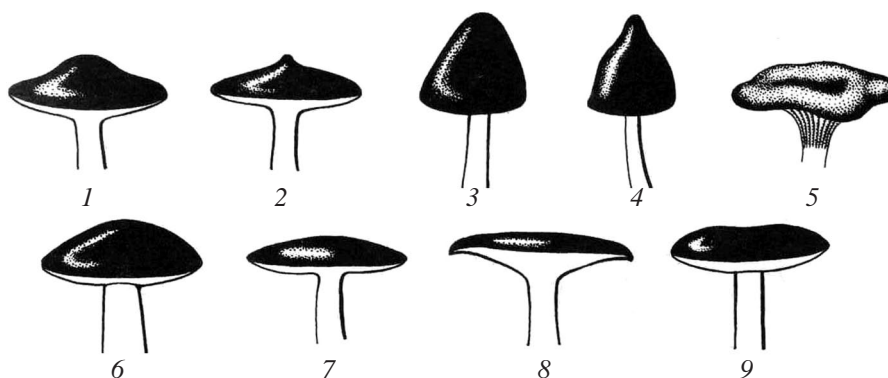


Рис. 3. Форма шляпок у агарикоидных грибов (по Грюнерту): 1 – выпукло-распростертая; 2 – выпукло-распростертая с сосочком; 3 – конусовидная; 4 – колокольчатая; 5 – лейковидная; 6 – полукруглая; 7 – округло-распростертая; 8 – плоско-распростертая; 9 – вогнуто-распростертая

приятных факторов окружающей среды, например, от избытка испарения влаги, механических повреждений и т. п. Она образована сплетением гиф основной и соединительной ткани или отдельными клетками.

У некоторых представителей кутикула имеет гименовидное строение: грушевидные клетки расположены подобно базидиям. В кутикуле могут присутствовать дерматоцистиды, волоски, хлопья примордиальных гиф (Дудка, Вассер, 1987).

Поверхность шляпки характеризуется (Кутафьева, 2003) по состоянию – сухая, гигрофанная, желатинозная, слизистая; по внешнему виду – гладкая (матовая или блестящая), волокнистая, чешуйчатая, с остатками общего и частного покрывал.

Сухая поверхность обычно выглядит матовой, замшевой, никогда не становится слизистой или липкой, ни в сырую, ни в сухую погоду (род *Xerocomus*). Сухая поверхность шляпок образована гифами, стенки которых не желатинозны.

Гигрофанная поверхность свойственна шляпкам некоторых видов грибов, что может приводить к изменению консистенции мякоти и цвета в зависимости от влажности. Это состояние хорошо заметно на подсыхающей шляпке: край, где мякоть тонкая и быстрее высыхает, становится светлым,

матовым, а центральная часть окрашена ярче, поскольку более напитана влагой (род *Hygrocybe*).

Слизистая поверхность шляпки по консистенции может быть липкой (при подсыхании становится блестящей, сухой), слизистой (вне зависимости от погоды консистенция не изменяется).

Поверхность шляпки, образованная желатинозными гифами, выглядит как студенисто-слизистая. Гифы могут располагаться слоями или слоем, а самые поверхностные структуры пилеипеллиса сложены по-другому – маложелатинозными или нежелатинозными гифами (род *Hohenbuehelia*).

Волокнистая поверхность сложена продольными или радиально расположенными волокнами, с просветами, в которых просматривается субкутикулярный слой (род *Inocybe*). По внешнему виду выделяют следующие типы волокнистой поверхности: от тонко- до грубоволокнистой, тонкочешуйчатой, войлочно-волокнутой.

Войлочная (щетиная) поверхность зависит от развития вертикального слоя гиф тканей пилеипеллиса. По внешнему виду выделяют следующие типы войлочной поверхности: бархатистую, замшевую, замшево-фетровую, бархатисто-прижатоволосистую, тонко- или грубовойлочную, войлочно-шерстистую, пушисто-войлочную, волосисто-щетиновую и т. п.

У плодовых тел с чешуйчатой поверхностью волокна собраны в отдельные чешуйки (пучки), которые направлены под углом к поверхности шляпки. Эти образования не удаляются с поверхности шляпки без механического повреждения целостности ее кутикулы. Величина чешуек и их форма изменяются в зависимости от месторасположения: в центре – более мелкие, к краю становятся, как правило, более крупными. Чешуйки могут располагаться правильными концентрическими кругами, иногда образуя четко выраженные

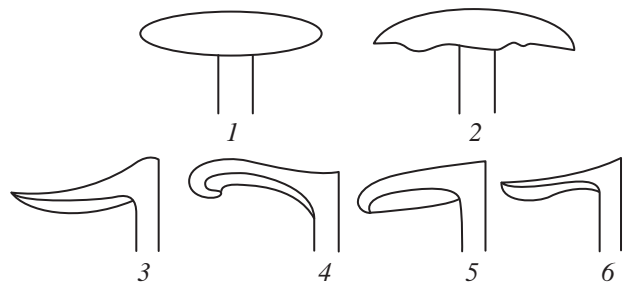


Рис. 4. Форма края шляпки гриба: 1 – цельный; 2 – лопастно-рассеченный; 3 – плоский; 4 – подвернутый; 5 – опущенный; 6 – тупой (толстый)

зоны. Располагаются по поверхности шляпки чешуйки по-разному, иногда в середине шляпки, иногда по ее краю. У некоторых видов появляются в начале развития плодовых тел, а у других кутикула становится волокнисто-чешуйчатой с возрастом, что связано с разрывом ее верхних слоев (род *Macrolepiota*).

Ареолированная поверхность шляпки встречается у некоторых сыроежковых грибов. Она образуется вследствие растрескивания поверхностных структур кутикулы на неправильные отдельные гладкие площадки.

Зернистая и морщинистая поверхность шляпки образована неправильно округлыми, приблизительно равными по размеру клетками, которые располагаются ровным слоем в нескольких рядах или сгруппированы в пирамидальные, иногда почти кубические образования, равномерно расположенные по поверхности кутикулы.

Под кутикулой располагаются субкутикулярный слой и мякоть шляпки (Дудка, Вассер, 1987).

Мякоть шляпки у агарикоидных грибов состоит из тканей двух типов – основной и соединительной: основная ткань образована толстостенными гифами, соединительная – тонкими и изогнутыми. У сыроежковых грибов мякоть имеет гетерогенное строение, основная ткань содержит сфероцисты. Кроме основной и соединительной ткани базидиомы многих видов содержат гифы проводящей системы. У видов родов *Lactarius*, *Mycena* имеются сосудистые гифы, содержащие млечный сок, – латициферы. У сыроежек (род *Russula*) имеются олеиферы – масленосные гифы, которые заканчиваются в гимениальном слое.

У некоторых представителей (род *Marasmius*) мякоть может терять влагу и становиться сухой, а при достаточном количестве осадков снова «оживать».

По консистенции мякоть бывает мяскомясистой, ватообразной, кожистой, рыхлой, плотной, гигрофанной, сухой, твердой, упругой, резиновой, волокнистой, хрящеватой, жесткой, студенистой, слизистой, восковатой. По мере роста и развития базидиомы консистенция мякоти может изменяться и переходить от одного состояния к другому.

Вкус мякоти также является важным диагностическим признаком вида: он бывает горьким, кислым, острым, сладковатым, пресным, соленым, перечным и т. п. Цвет мякоти и его изменение на воздухе (резкое или постепенное побурение, покраснение, посинение и т. п.) – важный анатомо-морфологический признак.

Запах – хороший отличительный признак, поэтому его характеристику обязательно включают

в описание образцов, собранных для определения. Он выражен у свежесобранных базидиом, а по мере подсыхания плодового тела становится менее выразительным или вообще исчезает. Агарикоидные грибы обладают запахом фруктов, горького миндаля, аниса, редьки, хрена, сырой муки, карболки, триметиламина (селечный) и т. п.

Гименофор агарикоидных грибов – трубчатый или пластинчатый. У трубчатого гименофора стенки трубочек свободно прилегают друг к другу, их легко разделить. Такой гименофор наиболее типичен для болетовых грибов (род *Boletus*, *Suillus*). Отличительные систематические признаки для характеристики трубчатого гименофора: возможность отделения трубочек от мякоти шляпки, их форма и цвет пор, изменение цвета при надавливании и нарушении целостности.

В эволюционном плане пластинчатый гименофор возник позднее трубчатого в результате слияния и недоразвития стенок камер глебы секотииоидных предков агарикоидных грибов, демонстрируя усложнение и совершенствование строения плодового тела и гименофора с целью увеличения его спороносной поверхности.

Пластинки у агарикоидных грибов различны по своему строению. Они представляют собой плоские лучистые образования, идущие от ножки к краям шляпки. Длинные пластинки часто бывают разделены короткими пластиночками. Встречаются как прямые пластинки, так и вильчато-разветвленные, иногда соединенные между собой более низкими поперечными ребрами (анастомозами), расположенные часто или редко (рис. 5).

Тип расположения пластинок по отношению к ножке базидиомы различен: они бывают свободными (не достигающими ножки), прикрепленными, нисходящими по ножке, приросшими, выемчато-приросшими, приросшими зубцом и т. п. (рис. 6).

Высота и толщина самих пластинок у разных видов также различна.

Цвет пластинок зависит как от цвета самого плодового тела, так и от окраски спор на их поверхности.

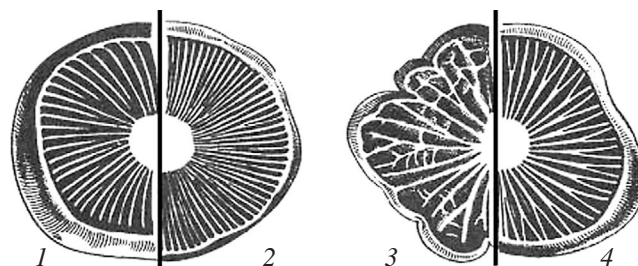


Рис. 5. Форма пластинок (по Грюнерту): 1 – редкие; 2 – частые; 3 – разветвленные с анастомозами; 4 – вильчато-разветвленные

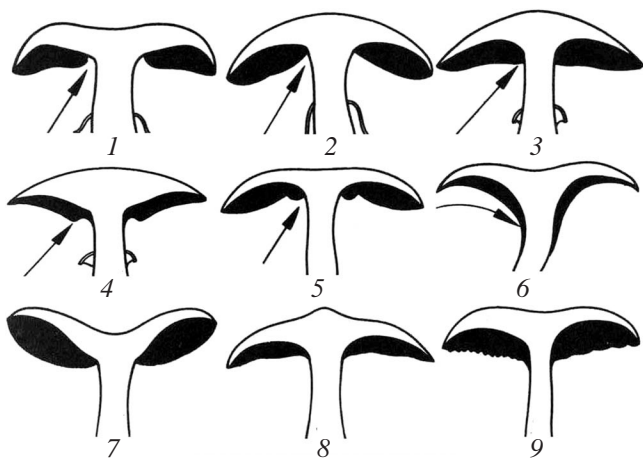


Рис. 6. Типы пластинок базидиом шляпочных грибов (по Грюнерту): 1 – свободные; 2 – прикрепленные; 3 – приросшие; 4 – выемчато-приросшие; 5 – приросшие зубцом; 6 – нисходящие; 7 – широкие; 8 – узкие; 9 – с пильчатым краем

Например, у некоторых шампиньонов (род *Agaricus*) пластинки у молодого гриба с незрелыми спорами розоватые, к моменту созревания они приобретают черно-коричневый цвет от созревших спор. По окраске пластинок нельзя судить о цвете спор.

Край пластинок важен при составлении анатомо-морфологических диагнозов, он бывает ровным, волнистым, пильчатым и зубчатым и т. п. Различна и консистенция пластинок: хрупкие, ломкие, иногда словно навощенные, встречаются упругие и податливо-маслянистые.

Гименофоральная трама гименофора – важнейший систематический признак, состоит из внутренней стерильной части – гименофоральной трамы и покрывающего его гимениального слоя. Гименофоральная трама сформирована несколькими слоями гиф, которые располагаются в середине пластинки или трубочки. По строению различают шесть типов гименофоральной трамы (рис. 7):

гименофоральная билатеральная трама – состоит из медиостратума – узкого центрального пучка параллельных гиф – и отходящих от него

косо в обе стороны почти параллельных гиф, образующих более широкие слои, чем медиостратум;

гименофоральная инверсная трама – подобна билатеральной, крупные булавоподобные гифы направлены к центральной оси пластинки, при этом медиостратум не выражен;

гименофоральная неправильная (иррегулярная) трама – состоит из переплетающихся, перепутанных гиф;

гименофоральная неправильная (иррегулярная) с гнездами сфероцист трама – состоит из переплетающихся, перепутанных гиф и округлых клеток, хорошо отличимых от основной ткани;

гименофоральная правильная трама – состоит из параллельных гиф, которые направлены от основания пластинки к ее краю;

гименофоральная псевдобилатеральная трама – состоит из широкого медиостратума и отходящих от него широких вздутых к окончанию гиф.

Между трамой и гимениальным слоем располагается субгимениальный слой (субгимений). По своему строению он относительно однороден и особой роли при определении грибов не играет.

Гимениальный слой выстилает наружную поверхность пластинок и внутреннюю поверхность трубочек (рис. 8). Его строение – важнейший микроскопический признак, необходимый для систематической диагностики вида. Он состоит из базидий, на которых экзогенно, на стеригмах, образуются базидиоспоры, базидиол (недоразвитые базидии или их стерильные аналоги), а также бесплодных элементов – цистид.

Базидии – важнейший микроморфологический признак для систематики грибов. У агарикоидных грибов базидии однородны по форме (наиболее распространена булавоподобная форма), они несут четыре споры, иногда может быть и другое их количество (одна, две, три).

Базидии и споры созревают не одновременно, поэтому в гимениальном слое имеются и молодые

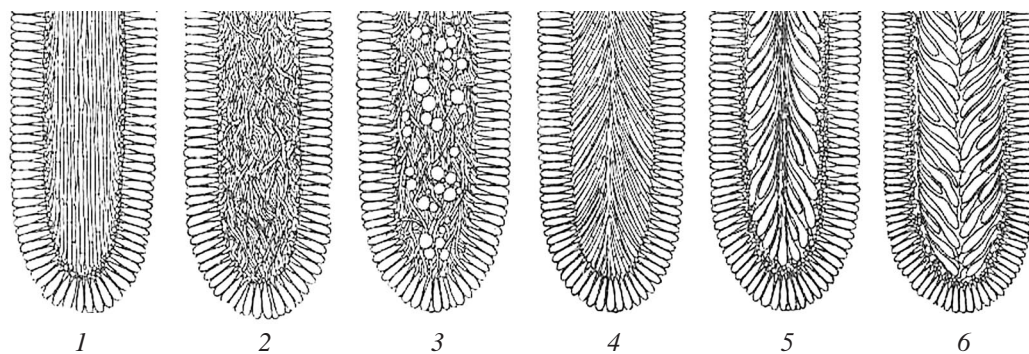


Рис. 7. Строение трамы гименофора агарикоидных грибов: 1 – правильная (регулярная); 2 – неправильная (иррегулярная); 3 – неправильная (иррегулярная) с гнездами сфероцист; 4 – билатеральная; 5 – псевдобилатеральная; 6 – инверсная

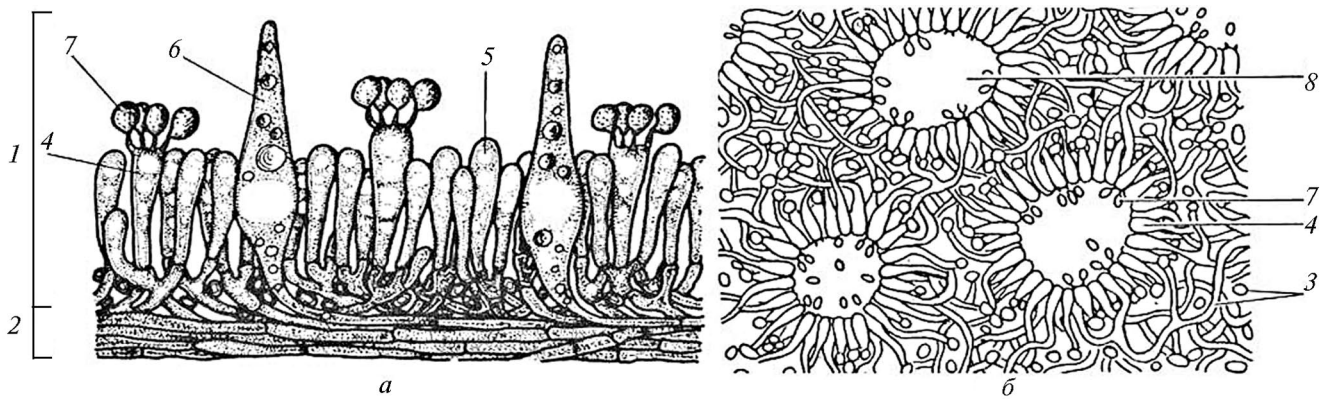


Рис. 8. Строение пластинчатого (а) и трубчатого (б) гименофора агарикоидных грибов (по Кутафьевой): 1 – гимениальный слой; 2 – субгимениальный слой; 3 – trama; 4 – базидии; 5 – базидиолы; 6 – цистиды; 7 – споры; 8 – поры

базидии (базидиолы), на которых еще не появились стеригмы, и уже сформировавшиеся. Объем базидии почти равен суммарному объему развивающихся на ней спор (Васильева, 1973).

Споры. Форма и размеры базидиоспор (споры) агарикоидных грибов имеют важное таксономическое значение. Споры одноклеточные, с многослойной оболочкой (по Зингеру – у некоторых видов различают до 6 слоев) (Васильева, 1973). В оболочке спор имеются эндоспорий – тонкий и бесцветный слой, затем следует эписпорий – самый толстый (окрашенный у представителей с окрашенными спорами (розовые, ржаво- или охристо-коричневые, пурпурно- или фиолетово-бурые, черно-бурые, черные и т. п.), далее наружный слой – экзоспорий (рис. 9).

Экзоспорий определяет орнаментацию спор, которая имеет гладкую, шероховатую, бородавчатую, шиповатую, ребристую, бугристую, сетчатую поверхность, иногда отмечается амилоидная реакция (рис. 10).

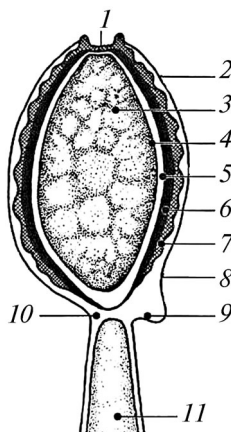


Рис. 9. Строение базидиоспоры (по Нездойминого): 1 – пора прорастания; 2 – эктоспорий; 3 – цитоплазма; 4 – эндоспорий; 5 – эписпорий; 6 – экзоспорий; 7 – периспорий; 8 – вмятина (депрессия); 9 – апикулус; 10 – рубчик (остается на споре после отделения); 11 – стеригма

Эписпорий может быть свободным на значительной части поверхности споры, образуя «пузыри». Такие споры называются калиптранными.

В протоплазме спор часто имеется одна или несколько капель масла, которые обладают флуоресценцией (Дудка, Вассер, 1987).

Как правило, базидиоспоры асимметричные, неравнобокие, брюшная сторона их слабовыпуклая, плоская, иногда даже вогнутая, а спинная – более выпуклая. Апикулус является местом прикрепления споры к стеригме. Имеется пора прорастания (каллус), – тонкостенное выпуклое место (рис. 9).

По форме споры могут быть округлыми, эллипсоидальными, овальными, лимоновидными, веретеновидными, округло-угловатыми и др. (рис. 11).

В своей совокупности споры дают споровый порошок, который имеет разнообразную окраску (белый, кремовый, охристый, бурый, черный и т. п.), и выполняют функции важного таксономического признака. При высыпании спор из пластинчатого или трубчатого базидиального гриба образуется

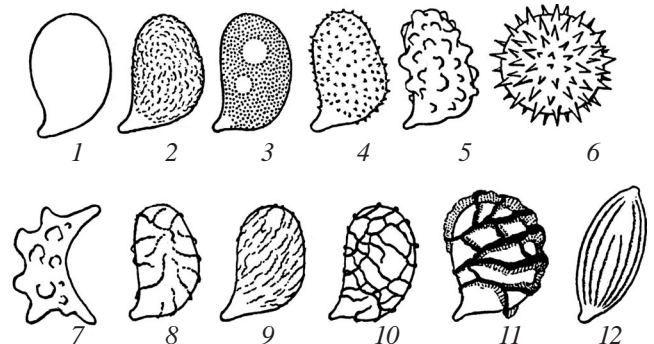


Рис. 10. Орнаментация базидиоспор (по Мозеру): 1 – гладкая; 2 – морщинистая; 3 – мелкоточечная; 4 – бородавчатая; 5 – бугорчатая; 6 – шиповатая; 7 – гребенчато-ребристая; 8 – ребристо-сетчатая; 9 – шероховатая; 10 – сетчато-ребристая; 11 – хребтовидно-сетчатая; 12 – продольно-ребристая

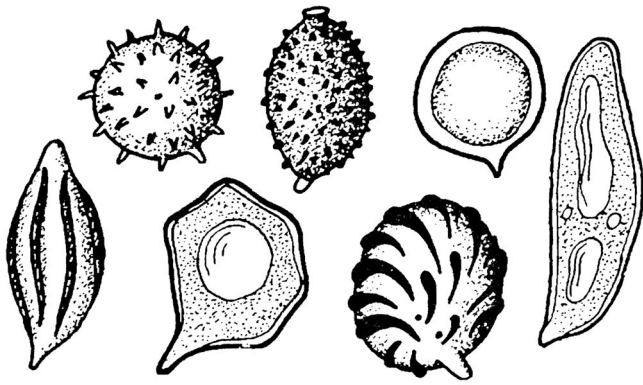


Рис. 11. Форма спор у шляпочных грибов (по Кутафьевой)

спорный отпечаток, который имеет вид тонких, радиально расположенных полосок из высыпавшихся спор (рис. 12).

Строение оболочки спор, их форма и цвет спорового порошка являются важными микроморфологическими признаками при описании и определении вида.

Цистиды (стерильные элементы) у шляпочных грибов имеют разнообразное строение, происхождение и местоположение. Варибельность их формы и важность этого признака в систематике агариковых грибов подчеркивает необходимость тщательно проводить микроскопический анализ их структур. Форма цистид может быть веретеновидной, цилиндрической, булавовидной, бутылковидной (с сильно вытянутой или наоборот укороченной шейкой, со вздутой вершиной и т. п.). Иногда имеются перегородки, часто с пряжками. Стенки цистид также бывают разной толщины: от очень тонких (истонченные) до сильно утолщенных. Цистиды у подавляющего большинства шляпочных грибов бесцветны, у многих видов отмечается инкрустация вершин различными по размеру и форме комочками или кристаллами (рис. 13).

В зависимости от происхождения цистиды подразделяются на гимениальные (возникают наравне с базидиями в субгимениальном слое) и тра-

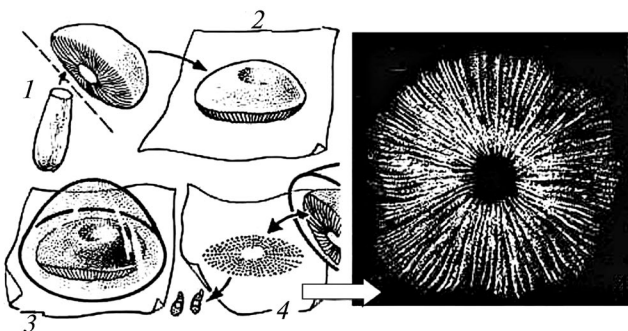


Рис. 12. Стадии получения спорового отпечатка (по Грюнерту)

матические (начинают формироваться в траме, затем постепенно продвигаются к гимениальному слою, проникают в него и в конце развития выступают за его пределы).

Описаны следующие виды цистид (Singer, 1975):

1. На гименофоре: а) на внутренней стороне пор или боковой поверхности пластинок – *Pleurocystidia* (плевроцистиды); б) на краю пор или пластинок – *Cheilocystidia* (хейлоцистиды).

2. На стерильной поверхности шляпки или ножки: а) на шляпке – *Pilocystidia* (пилеоцистиды); б) на ножке – *Caulocystidia* (каулоцистиды).

Анатомические и морфологические особенности строения цистид широко используются при определении родов и видов. Особое внимание необходимо обращать на их апикальный конец. Апикус может быть широкоовальным, заостренным, лопатовидным, вильчатым, с выростами в виде рогов или клюва, бородавчатым, гарпуновидным, древовидным, головчатым, с верхушкой из кристаллов или слизи (с различными включениями). Содержимое цистид бывает зернистым, амилоидным, окрашивается под воздействием КОН, аммиака в различные цвета и т. п. (Кутафьева, 2003).

Траматические цистиды с маслянистым содержанием называются глеоцистидами (Дудка, Вассер, 1987).

Стерильные элементы гимения, морфологически сходные с гифами трамы, называются цистидиолями. Они выступают за пределы гимениального слоя, часто на конце несут «шапочку» из аморфного смолистого вещества.

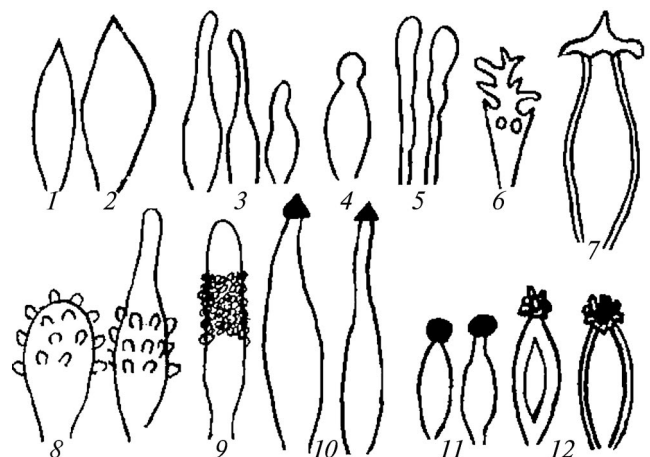


Рис. 13. Цистиды гимениального слоя базидиом агарикальных грибов (по Мозеру, Кутафьевой): 1 – ланцетовидные; 2 – широколанцетовидные; 3 – бутылковидные; 4 – головчатые; 5 – булавовидные; 6 – ветвистые; 7 – толстостенные с выростами; 8 – бородавчатые; 9 – цилиндрические с инкрустацией; 10 – метулоидные с гарпуновидной шапочкой кристаллов; 11 – тонкостенные с шапочкой кристаллов; 12 – толстостенные с шапочкой кристаллов

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Принятые сокращения	8
Введение в историю развития микологии как науки	10
ОБЩАЯ ЧАСТЬ	16
Структуры базидиальных грибов и их размножение	16
Анатомическое и морфологическое строение базидиом	18
Экология грибов	25
Сбор, гербаризация и хранение агарикоидных грибов	33
СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ	36
ПОРЯДОК BOLETALES (БОЛЕТАЛЬНЫЕ)	36
Систематическое положение	36
Анатомо-морфологическое строение	38
Ключ для определения семейств порядка <i>Boletales</i>	40
Семейство Болетовые	40
Ключ для определения родов семейства <i>Boletaceae</i> Chevall.	40
Род Болет	41
Ключ для определения видов рода <i>Boletus</i>	41
Описание видов рода <i>Boletus</i>	42
Род Лекцидум (Обабок, Подберезовик, Подосиновик)	48
Ключ для определения видов рода <i>Leccinum</i>	48
Описание видов рода <i>Leccinum</i>	49
Род Тилопилус	55
Род Моховик (Козляк)	56
Ключ для определения рода <i>Xerocomus</i>	56
Описание видов рода <i>Xerocomus</i>	57
Семейство Масленковые	60
Род Масленок	60
Ключ для определения рода <i>Suillus</i>	60
Описание видов рода <i>Suillus</i>	61
Семейство Гиропоровые	66
Род Гиропорус	66
Ключ для определения видов рода <i>Gyroporus</i>	66
Описание видов рода <i>Gyroporus</i>	66
Семейство Гигрофоропсисовые	67
Род Гигрофоропсис	67
Семейство Тапинелловые	68
Род Тапинелла	68
Ключ для определения рода <i>Tapinella</i>	68
Описание видов рода <i>Tapinella</i>	69
Семейство Свинушковые (Паксилловые)	69
Ключ для определения родов семейства <i>Paxillaceae</i> Lotsy	70
Род Свинушка (Паксиллус)	70
Ключ для определения видов рода <i>Paxillus</i>	70
Описание видов рода <i>Paxillus</i>	70
Род Гиродон	71
Семейство Мокруховые	71
Ключ для определения родов семейства <i>Gomphidiaceae</i> Maire ex Jülich	72
Род Мокруха	72

Ключ для определения видов рода <i>Gomphidius</i>	72
Описание видов рода <i>Gomphidius</i>	72
Род Хроогомфус	73
ПОРЯДОК AMANITALES (АМАНИТАЛЬНЫЕ)	75
Ключ для определения семейств порядка <i>Amanitales</i>	76
Семейство Аманитовые (Мухоморовые)	76
Ключ для определения родов семейства <i>Amanitaceae</i> R. Heim ex Pouzar	76
Род Мухомор	76
Ключ для определения рода <i>Amanita</i>	77
Описание видов рода <i>Amanita</i>	79
Род Лимацелла	86
Ключ для определения видов рода <i>Limacella</i>	86
Описание видов рода <i>Limacella</i>	87
Семейство Плютеевые	88
Ключ для определения родов семейства <i>Pluteaceae</i> Kotl. & Pouzar	88
Род Плютей	88
Ключ для определения видов рода <i>Pluteus</i>	89
Описание видов рода <i>Pluteus</i>	90
Род Вольвариелла	96
Ключ для определения видов рода <i>Volvariella</i>	96
Описание видов рода <i>Volvariella</i>	97
ПОРЯДОК RUSSULALES (РУССУЛЯЛЬНЫЕ)	99
Семейство Сыроежковые	99
Систематическое положение	99
Анатомо-морфологическое строение	100
Ключ для определения родов семейства <i>Russulaceae</i> Lotsy	101
Ключ для определения видов рода <i>Lactarius</i>	101
Описание видов рода <i>Lactarius</i>	106
Ключи для определения видов рода <i>Russula</i>	127
Описание видов рода <i>Russula</i>	136
Словарь терминов	170
Указатель латинских названий грибов	176
Указатель русских названий грибов	187
Указальнік беларускіх назваў грыбоў	190
Указатель латинских и русских названий растений	193
Литература	194