

УДК 582.284.53

ПОРЯДОК *CANTHARELLALES*: ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ

© 2022 г. М. А. Бондарцева^{1,*}, И. В. Змитрович^{1,**}¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: bondartseva@mail.ru

**e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

Поступила в редакцию 21.04.2022 г.

После доработки 25.05.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Обзор посвящен таксономической репрезентации порядка *Cantharellales* в связи с вопросами истории систематики группы и ее экологической диверсификацией. Рассмотрена история систематики кантарелловых грибов и показано, что в настоящее время порядок *Cantharellales* ограничивается не более, чем 550 видами из 31 рода и 5 семейств: *Aphelariaceae* (*Aphelaria*, *Phaeoaphelaria*, *Tumidapexus*); *Botryobasidiaceae* (*Botryobasidium* с анаморфами, *Suillosporium*); *Ceratobasidiaceae* (*Ceratoporia*, *Ceratobasidium* gr.p., *Rhizoctonia*); *Hydnaceae* (*Bergerella*, *Bryoclavula*, *Bulbilla*, *Burgella*, *Burgellopsis*, *Burgoa*, *Cantharellus*, *Clavulina*, *Craterellus*, *Gloeomucro*, *Hydnum*, *Ingoldiella*, *Membranomyces*, *Minimedusa*, *Multiclavula*, *Neoburgoa*, *Parastereopsis*, *Repetobasidiellum*, *Rogersiomyces*, *Sistotrema*, *Sistotremella*); *Tulasnellaceae* (*Pseudotulasnella*, *Stilbotulasnella*, *Tulasnella*). Обсуждены нерешенные проблемы систематики *Cantharellales*. Рассмотрена экоморфологическая и эколого-трофическая диверсификация порядка. Приводится конспект семейств и родов с идентификационными ключами и подробными оригинальными диагнозами таксонов до родового уровня. В заключение отмечается, что в эволюции порядка *Cantharellales* и других крупных групп агарикомицетов наблюдается параллелизм, связанный с освоением грибами сходных адаптивных зон, открывшихся в связи с раннемеловой диверсификацией наземной биоты: колонизацией древесного детрита с образованием гипохноидных, кортициоидных и вторичных резупинатных форм, лесной подстилки с образованием кантареллоидных, клавариоидных и рамариоидных форм, развитием спороношений среди травостоев с редукцией кантареллоидных и вторичным образованием клавариоидных форм, формированием лигнотрофными грибами эктомикориз, орхидной микоризы, колонизациям протонем мхов, пленок аэрофитных водорослей и слоевищ лишайников.

Ключевые слова: кантарелловые грибы, ключи для определения, таксономия, экология

DOI: 10.31857/S0026364822050038

ВВЕДЕНИЕ

Кантарелловые грибы, широко известные благодаря типовому роду *Cantharellus* (лисичка), издавна имевшему промысловое значение и поныне используемому в пищевой промышленности, до сих пор мало изучены по части прикладной микологии, между тем экологическая специализация многих кантарелловых грибов и специфические функции, выполняемые ими в сообществах, позволяют предположить, что биотехнологический потенциал этой группы до сих пор раскрыт не в полной мере, а создание естественной системы этих организмов, обладающей широкими прогностическими возможностями, является актуальной задачей.

Цель настоящего обзора — таксономическая репрезентация порядка *Cantharellales* в связи с вопросами истории систематики группы и ее экологической диверсификацией.

ИСТОРИЯ СИСТЕМАТИКИ КАНТАРЕЛЛОВЫХ ГРИБОВ

Род *Cantharellus* был описан французским ботаником Жюссье в 1789 г. (Jussieu, 1789) г., а в качестве типового рода нового порядка *Cantharellales* (Gäumann, 1926) был признан почти полтора столетия спустя (табл. 1).

В первой трети — середине XX в. наибольшей популярностью среди исследователей пользовалась система Донка (Donk, 1933), в которой кантарелловые грибы рассматривались в качестве подсемейства *Cantharelloideae* семейства *Aphylophoraceae*, а объем группы ограничивался родами *Cantharellus*, *Craterellus* (триба *Cantharelleae*), *Hydnum* (триба *Hydneae*), и *Clavulina* (триба *Clavulineae*). Другие роды, характеризующиеся клавариоидными или кантареллоидными плодовыми телами, были относимы Донком к другим подсемействам: *Clavarioideae* (*Clavaria*, *Clavariadelphus*, *Lachnocla-*

Таблица 1. Роды кантарелловых грибов (порядок *Cantharellales*) в ретроспективе

Год	Род	Автор рода, ссылка	Семейство
1753	<i>Hydnum</i>	Linnaeus (1753)	<i>Hydnaceae</i>
1815	<i>Rhizoctonia</i>	De Candolle (1815)	<i>Ceratobasidiaceae</i>
1821	<i>Cantharellus</i>	Fries (1821)	<i>Hydnaceae</i>
1821	<i>Sistotrema</i>	Fries (1821)	<i>Hydnaceae</i>
1822	<i>Craterellus</i>	Persoon (1822)	<i>Hydnaceae</i>
1888	<i>Clavulina</i>	Schröter (1888)	<i>Hydnaceae</i>
1888	<i>Tulasnella</i>	Schröter (1888)	<i>Tulasnellaceae</i>
1931	<i>Botryobasidium</i>	Donk (1931)	<i>Botryobasidiaceae</i>
1935	<i>Ceratobasidium</i>	Rogers (1935)	<i>Ceratobasidiaceae</i>
1937	<i>Burgoa</i>	Goidànich (1937)	<i>Hydnaceae</i>
1950	<i>Aphelaria</i>	Corner (1950)	<i>Aphelariaceae</i>
1953	<i>Phaeoaphelaria</i>	Corner (1953)	<i>Aphelariaceae</i>
1954	<i>Tumidapexus</i>	Crawford (1954)	<i>Aphelariaceae</i>
1958	<i>Suillosporium</i>	Pouzar (1958)	<i>Botryobasidiaceae</i>
1964	<i>Pseudotulasnella</i>	Lowy (1964)	<i>Tulasnellaceae</i>
1967	<i>Multiclavula</i>	Petersen (1967)	<i>Hydnaceae</i>
1971	<i>Minimedusa</i>	Weresub, LeClair (1971)	<i>Hydnaceae</i>
1972	<i>Ingoldiella</i>	Shaw (1972)	<i>Hydnaceae</i>
1975	<i>Membranomyces</i>	Jülich (1975)	<i>Hydnaceae</i>
1976	<i>Parastereopsis</i>	Corner (1976)	<i>Hydnaceae</i>
1978	<i>Rogersiomyces</i>	Crane, Schoknecht (1978)	<i>Hydnaceae</i>
1980	<i>Gloeomucro</i>	Petersen (1980)	<i>Hydnaceae</i>
1981	<i>Repetobasidiellum</i>	Eriksson et al. (1981)	<i>Hydnaceae</i>
1982	<i>Stilbotulasnella</i>	Bandoni, Oberwinkler (1982)	<i>Tulasnellaceae</i>
1984	<i>Sistotremella</i>	Eriksson et al. (1984)	<i>Hydnaceae</i>
2002	<i>Ceratoporia</i>	Ryvarden, de Meijer (2002)	<i>Ceratobasidiaceae</i>
2007	<i>Burgella</i>	Diederich, Lawrey (2007)	<i>Hydnaceae</i>
2014	<i>Bulbilla</i>	Diederich et al. (2014)	<i>Hydnaceae</i>
2014	<i>Burgellopsis</i>	Diederich et al. (2014)	<i>Hydnaceae</i>
2016	<i>Neoburgoa</i>	Lawrey et al. (2016)	<i>Hydnaceae</i>
2020	<i>Bergerella</i>	Lawrey et al. (2020)	<i>Hydnaceae</i>
2020	<i>Bryoclavula</i>	Masumoto, Degawa (2020)	<i>Hydnaceae</i>

dium, *Masseola*, *Pistillaria* и *Ramaria*) и *Phylacterioidae* (*Thelephora* spp.).

В начале 1940-х гг. А.С. Бондарцев и Р. Зингер опубликовали систему полипоровых грибов, в основу которой положили онтогенетический критерий (Bondarzew, Singer, 1941). Порядок *Aphyllophorales* в этой системе, в зависимости от типов развития плодовых тел, подразделяется на подпорядки *Corticineae* (резупинатные плодовые тела с гладким, бугорчатым или складчатым гименофором), *Cyphellineae* (чашевидные плодовые тела, расположенные одиночно или на общей подстилке), *Polyporineae* (сидячие до распростертых плодовые тела с трубчатым или реже шиповидным гименофо-

ром), *Phylacteriineae* (плодовые тела разного типа развития, производящие дымчатые бородавчатые споры), *Clavariineae* (ортотропные простые или разветвленные плодовые тела, куда отнесены все кантарелловые грибы).

В 1964 г. Донк (Donk, 1964) проводит ревизию своей системы, в частности, повышает *Aphyllophoraceae* до ранга порядка (*Aphyllophorales*), что в большей степени соответствовало консенсусу таксономического сообщества, в рамках которого выделяет, среди прочих, семейства *Cantharellaceae* (*Cantharellus*, *Craterellus*, *Pseudocraterellus*), *Hydnaceae* (*Hydnum*), а также семейство *Clavulinaceae* (*Clavulina*).

Пармасто в своем “Конспекте системы кортициевых грибов” (Parmasto, 1968) придерживается системы Донка (Donk, 1964), но включает в семейство *Clavulinaceae* род *Clavulicium*, характеризующийся распростертыми плодовыми телами. Такого рода перенос — важное событие в систематике группы, знаменующее переоценку признаков, лежащих в основе подразделения базидиальных грибов на семейства и порядки.

С середины XX в. систематики обратили внимание на группу базидиомицетов, имеющих стихобазидии (митоз происходит по продольной оси базидии) (Rogers, 1932; Linder, 1940; Donk, 1964). Как оказалось, к ним принадлежат роды как с ортотропными (*Cantharellus*, *Hydnum*, *Clavulina*), так и резупинатными (*Sistotrema*, *Tulasnella*) плодовыми телами, причем филогенетические связи между некоторыми из упомянутых родов постулировались даже при сохранении их в различных семействах искусственной системы (Donk, 1964).

Крайзель (Kreisel, 1969), продолжая линию Гоймана (Gäumann, 1926), рассматривает кантарелловые грибы в рамках порядка *Cantharellales*, но трактует этот порядок широко, включая в него все гомобазидиомицеты, имеющие ортотропные плодовые тела, т.е. семейства *Hydnaceae* (incl. *Cantharellaceae*), *Clavulinaceae*, *Gomphaceae*, *Fistulinaceae*, *Clavariaceae*, *Pterulaceae*, *Sparassidaceae*, *Bondarzewiaceae*, *Hericiaceae*, *Auriscalpiaceae*. Учитывая, что к 1969 г. филогенетические связи между некоторыми из перечисленных семейств были очевидны, система Крайзеля представляла в какой-то степени шаг назад в сравнении с системой Донка (Donk, 1964).

Важную веху в таксономии кантарелловых грибов знаменовал выход работы Корнера (Corner, 1970), сделавшего морфологически более гомогенными семейства, содержащие роды клавариоидных и кантареллоидных грибов: *Amylariaceae* (*Amylaria*), *Aphelariaceae* (*Aphelaria*, *Corticirama*, *Phaeoaphelaria*, *Tumidapexus*), *Clavariaceae* (*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*, *Scytinopogon*), *Clavariadelphaceae* (*Araecoryne*, *Ceratellopsis*, *Chaetothyphula*, *Clavariadelphus*, *Мухомycidium*, *Pistillaria*, *Pistillina*, *Typhula*), *Clavicornaceae* (*Clavicornia*), *Clavulinaceae* (*Clavulina*), *Hericiaceae* (*Dentipratulum*, *Hericum*, *Mucronella*), *Hymenochaetaceae* (*Clavariachaete*), *Lachnocladiaceae* (*Lachnocladium*), *Physalacriaceae* (*Hormomitaria*, *Physalacria*, *Pseudotyphula*), *Pterulaceae* (*Allantula*, *Deflexula*, *Dimorphocystis*, *Parapterulicium*, *Pterula*, *Pterulicium*), *Ramariaceae* (*Delentaria*, *Kavinia*, *Lentaria*, *Ramaria*). Таксоном, принадлежащим к кантарелловым грибам в системе Корнера, является принимавшееся им семейство *Clavulinaceae*. Роды *Cantharellus*, *Craterellus* и *Pseudocraterellus* (*Cantharellaceae*) были рассмотрены этим автором ранее (Corner, 1966). Род *Hydnum* Корнером в его работах не рассматривался.

Оригинальная система кантарелловых грибов принадлежит Локэну (Loequis, 1984). Этот исследователь порядок *Cantharellales* понимал узко — с включением лишь двух олиготипных семейств *Cantharellaceae* и *Clavulinaceae*, однако выделял также порядки *Clavariales* (семейства *Clavariaceae*, *Hericiaceae*, *Lachnocladiaceae*, *Pterulaceae*, *Sparassidaceae*), *Hydnales* (семейство *Hydnaceae*) и *Physalacriales* (семейство *Physalacriaceae*). Эта, основанная на морфологических данных, система отражала тенденцию к девальвации рангов высших таксонов базидиомицетов, наметившуюся в начале 1980-х гг. При этом порядок *Clavariales* выглядел гетерогенным даже в свете современных Локэну данных.

Широкую известность получила система Юлиха, опубликованная им в работе “Higher taxa of Basidiomycetes” (Jülich, 1982), где была сделана “...смелая попытка синтезировать все новое, что за последнее время высказано по систематике базидиальных грибов” (Parmasto, 1983). В преамбуле Юлих объясняет свою руководящую идею: создать дробные гомогенные таксономические единицы, которые станут возможным включать в филогенетическое древо. Характеризуя это стремление автора его критик Пармасто отмечает: “Гомогенность большинства семейств и ряда порядков в системе Юлиха несомненна, но это достигнуто ценой разделения базидиомицетов на 62 порядка и 261 семейство” (Parmasto, 1983), причем 31 порядок и более 120 семейств были описаны Юлихом как новые для науки.

Таксоны кантарелловых грибов в современном понимании были размещены в этой системе в порядках *Ceratobasidiales* (*Ceratobasidiaceae*), *Tulasnellales* (*Tulasnellaceae*), *Botryobasidiales* (*Botryobasidiaceae*), *Sistotrematales* (*Sistotremataceae*), *Cantharellales* (*Clavulinaceae*, *Cantharellaceae*, *Hydnaceae*), причем последний порядок включал также чуждый собственно кантарелловым грибам элемент (семейства *Clavariaceae*, *Sparassidaceae*, *Physalacriaceae*, *Typhulaceae*, *Albatrellaceae*).

Наиболее близким к анцестральным формам гомобазидиомицетов Юлих считал порядок *Cantharellales*, что имело в спекулятивной филогенетике XX в. определенную предысторию (Corner, 1966; Zmitrovich, 2002), из которого несколькими крупными ветвями выводил все множество остальных порядков. Очень немногие положения филогенетической реконструкции Юлиха выдержали проверку временем, что нельзя сказать об описанных им таксонах. Все они остаются валидными и многие из них по необходимости используются современными авторами.

Поскольку с течением времени изменялись подходы к выбору признаков, определяющих систематическое положение видов и родов, изменялось и их положение в системе. Так, в разные периоды в состав порядка *Cantharellales* включались

Таблица 2. Роды кантарелловых грибов, изученные методами молекулярной систематики

Роды	Авторы
<i>Botryobasidiaceae</i>	
<i>Botryobasidium</i>	Moncalvo et al. (2006)
<i>Ceratobasidiaceae</i>	
<i>Rhizoctonia</i> (incl. <i>Ceratobasidium</i> spp.)	Moncalvo et al. (2006); Oberwinkler et al. (2013)
<i>Hydnaceae</i>	
<i>Bulbillia</i>	Diederich et al. (2014)
<i>Burgella</i>	Lawrey et al. (2007); Diederich et al. (2014)
<i>Burgellopsis</i>	Diederich et al. (2014)
<i>Burgoa</i>	Lawrey et al. (2007); Diederich et al. (2014)
<i>Cantharellus</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Clavulina</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Craterellus</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Hydnum</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Membranomyces</i>	Hibbett et al. (2014); Cao et al. (2021)
<i>Minimedusa</i>	Lawrey et al. (2007)
<i>Multiclavula</i>	Masumoto, Degava (2020)
<i>Neoburgoa</i>	Lawrey et al. (2016); Masumoto, Degava (2020)
<i>Rogersiomyces</i>	Psurtseva et al. (2016)
<i>Sistotrema</i>	Larsson (2007); Hibbett et al. (2014)
<i>Sistotremella</i>	Masumoto, Degawa (2020)
<i>Tulasnellaceae</i>	
<i>Tulasnella</i>	Moncalvo et al. (2006); Mack et al. (2021)
<i>Stilbotulasnella</i>	Bandoni, Oberwinkler (2011)

семейства *Clavariaceae*, *Physalacriaceae*, *Pterulaceae*, *Typhulaceae* (в настоящее время рассматриваются в составе порядка *Agaricales*), *Clavariadelphaceae* (*Gomphales*), *Sparassidaceae* (*Polyporales*, *Albatrellaceae* (*Russulales*)).

Привлечение в систематику более надежных, нежели морфологические, маркеров дивергенции групп, а именно — филогенетически значимых маркерных последовательностей ДНК (Moncalvo et al., 2006; Hibbett et al., 2014; He et al., 2019) (табл. 2), позволило, во-первых, уточнить объем порядка *Cantharellales* и подтвердить его таксономический ранг, а во-вторых — выявить основные филогене-

тические линии этого порядка, соответствующие рангу семейств: 1) *Aphelariaceae* (*Aphelaria*, *Phaeoaphelaria*, *Tumidapexus*); 2) *Botryobasidiaceae* (*Botryobasidium* с анаморфами, *Suillosporium*); 3) *Ceratobasidiaceae* (*Ceratoporia*, *Ceratobasidium* gr.p., *Rhizoctonia*); 4) *Hydnaceae* (*Bergerella*, *Bryoclavula*, *Bulbillia*, *Burgella*, *Burgellopsis*, *Burgoa*, *Cantharellus*, *Clavulina*, *Craterellus*, *Gloeomucro*, *Hydnum*, *Ingoldiella*, *Membranomyces*, *Minimedusa*, *Multiclavula*, *Neoburgoa*, *Parastereopsis*, *Repetobasidiellum*, *Rogersiomyces*, *Sistotrema*, *Sistotremella*); 5) *Tulasnellaceae* (*Pseudotulasnella*, *Stilbotulasnella*, *Tulasnella*). Таким образом, в настоящее время порядок *Cantharellales* ограничивается не более, чем 550 видами из 31 рода и 5 семейств.

НЕРЕШЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ КАНТАРЕЛЛОВЫХ ГРИБОВ

Несмотря на то, что использование данных молекулярной систематики существенно стабилизировало макросистему кантарелловых грибов, в систематике этой группы до сих пор остается нерешенным целый ряд проблем.

Прежде всего, очевидной является гетерогенность рода *Sistotrema*, который распадается минимум на 4 независимые клады: 1) сестринская роду *Hydnum* клада, включающая типовой вид *S. confluens*, а также *S. alboluteum* и *S. muscicola*; 2) независимая и пока никак не названная клада *S. raduloides*; 3) клада, включающая *S. oblongisporum*, *S. brinkmannii*, *S. resinicystidium*, внутри которой располагается род проблематического телеоморфного статуса *Rogersiomyces* (Psurtseva et al., 2016) и это название, по-видимому, в будущем закрепится за филородом; 4) клада, включающая *S. eximum*, *S. efibulatum*, *S. octosporum*, *S. sernanderi*, подходящим для которой из ныне описанных родовых названий будет *Urnobasidium* (Parmasto, 1968).

Исследования ультраструктуры септальных пор типового вида рода *Ceratobasidium* — *C. calosporum* — показали, что он существенно отличается от других представителей рода и по ряду характеристик (долипоры с неперфорированной парентосомой) сравним с представителями другого порядка — *Auriculariales*; ситуация осложняется тем, что этот вид пока не изучен в молекулярно-таксономическом отношении (Weiss, Oberwinkler, 2001; Moncalvo et al., 2006; Oberwinkler et al., 2013). Как уже отмечалось нами ранее (Bondartseva, Zmitrovich, 2021), это обстоятельство может иметь таксономические последствия: если данные молекулярной таксономии подтвердят, что *Ceratobasidium* s.str. и основанное на этом роде семейство *Ceratobasidiaceae* уже не имеют отношения к порядку *Cantharellales* и большинству остающихся в нем видов, относимых ранее к роду *Ceratobasidium* (большинство из них попадает в род *Rhizoctonia*), то для группы родов, близких или идентичных

Таблица 3. Морфотипы кантареллоидных грибов

Морфотип	Роды
В форме бульбилл	<i>Bergerella</i> , <i>Bulbilla</i> , <i>Burgella</i> , <i>Burgellopsis</i> , <i>Burgoa</i> , <i>Minimedusa</i> , <i>Neoburgoa</i>
Водные гифомицеты (ингольдианские грибы)	<i>Ingoldiella</i>
Гипохноидный	<i>Botryobasidium</i> с анаморфами, <i>Ceratobasidium</i> gr.p., <i>Repetobasidiellum</i> , <i>Rhizoctonia</i> , <i>Rogersiomyces</i> , <i>Sistotrema</i> , <i>Sistotremella</i> , <i>Suillosporium</i> , <i>Tulasnella</i>
Кортициоидный	<i>Membranomyces</i> , <i>Sistotrema</i>
Одонтоидный	<i>Sistotrema</i>
Пориоидный	<i>Ceratoporia</i> , <i>Sistotrema</i>
Клавариоидный	<i>Clavulina</i> , <i>Bryoclavula</i> , <i>Multi clavula</i>
Рамариоидный	<i>Aphelaria</i> , <i>Clavulina</i> , <i>Phaeoaphelaria</i> , <i>Tumidapexus</i>
Мукронеллоидный	<i>Gloeomucro</i>
Кантареллоидный	<i>Cantharellus</i> , <i>Craterellus</i> , <i>Parastereopsis</i> ²
Гидноидный	<i>Hydnum</i>

² Спектр переходов к клитоцибоидному – аррениоидному морфотипам.

Rhizoctonia, возникнет необходимость описания нового семейства. Пока этого не сделано, семейство *Ceratobasidiaceae* классифицируется в порядке *Cantharellales* (He et al., 2019).

Неблагополучной остается ситуация с соотношением морфо- и филовидов в родах *Hydnum*, *Cantharellus*, *Craterellus* (Dahlman et al., 2000; Ostrow, Beenken, 2004; Foltz, 2013; Buick et al., 2014; Swenie et al., 2018; Cao et al., 2021; Zhang et al., 2022), а это – широко распространенные таксоны макромицетов, активно описываемые в региональных мико-биотах, и невыработанность концепции в таких условиях затрудняет работу полевых микологов.

Род *Botryobasidium* был описан позднее, нежели некоторые анаморфные роды, входящие по молекулярным данным в его состав (*Acladium* Link, 1809; *Alysidium* Kunze, Schmidt, 1817, *Haplotrichum* Link 1824; *Allescheriella* Hennings, 1897), что может иметь номенклатурные последствия – см. McNiell et al. (2012).

Также необходим специальный анализ таксонов агонимитетов, существующих в стадии бульбилл. Очевидно, это своеобразная форма, которую приобретают вегетативные структуры гриба в условиях развития среди слоевищ лишайника или среди водорослевых пленок. Однако, пока базидиальные спороношения и дополнительные вегетативные структуры, характеризующие эти организмы, не найдены, мы не можем проводить морфологическое ограничение соответствующих родов. По сути, это формальные таксоны, сам родовой статус которых требует подтверждения. Возможно, более логичным было бы выделение в современных классификаторах таких родов в группу неясного таксономического положения. Более смелая альтернатива – провизорное вклю-

чение соответствующих видов в сестринские хорошо очерченные филороды.

Наличие мейоза в спороносном органе *Rogersiomyces*, пока что именуемом базидией, требует специального доказательства с выявлением синнаптомемальных комплексов. Некоторые особенности этого органа, в частности, апикальные “стеригмы”, не дающие каплю Буллера, развитие их в синнемах, не исключают возможности, что мы имеем дело со своеобразными конидиеносцами. Интересно, что эта стадия гриба была описана и как анаморфный род *Hyphobasidiofera* (Matsushima, Matsushima, 1996).

Интерес представляет природа крупной инсерции в ITS-области целого ряда таксонов кантарелловых грибов, затрудняющая выравнивание нуклеотидных последовательностей и ITS-штрихкодирование (Nilsson et al., 2008).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КАНТАРЕЛЛОВЫХ ГРИБОВ

Несмотря на то, что типовой род порядка характеризуется достаточно дифференцированными базидиомами, наиболее распространенным среди его представителей морфотипом является гипохноидный (распростертые по древесному или травянистому субстрату базидиомы без формирования плотного гимения) (табл. 3).

Такой морфотип свойственен представителям родов *Botryobasidium*, *Suillosporium* (*Botryobasidiaceae*), *Rhizoctonia*, (*Ceratobasidiaceae*), *Rogersiomyces*, *Sistotremella*, отдельные представители *Sistotrema* (*Hydnaceae*), *Pseudotulasnella*, *Tulasnella* (*Tulasnellaceae*). Некоторые таксоны, характеризующиеся в основе гипохноидным морфотипом, способны к формированию на поверхности мицелиального

войлока макроскопических пропагул плотной текстуры – бульбилл; такая особенность свойственна родам *Bergerella*, *Bulbilla*, *Burgella*, *Burgellopsis*, *Burgoa*, *Minimedusa*, *Neoburgoa* (*Hydnaceae*).

Известный из мелких лесных водоемов род *Ingoldiella* (*Hydnaceae*) представлен своеобразной водной экоморфой, для которой характерно формирование многоклеточных нитевидных пропагул бесполого размножения.

Морфотипы, характеризующиеся более плотной текстурой распростертых по субстрату базидиом, – кортициоидный (*Membranomyces*, *Sistotrema* spp.), одонтиоидный, или пориоидный (*Sistotrema* spp.) в порядке представлены не столь широко.

Ортотропные морфотипы также имеют распространение среди представителей порядка. Клавариоидный морфотип, характеризующийся напочвенными булавовидными или цилиндрическими одиночными базидиомами, свойствен родам *Bryoclavula*, *Clavulina* и *Multiclavula* (*Hydnaceae*); рамариоидный морфотип, отличающийся разветвленными базидиомами, свойствен части видов рода *Clavulina*, а также родам *Aphelaria* и *Paraphelaria* (*Aphelariaceae*). Мукронеллоидный морфотип, представленный мелкими множественно развивающимися поверх древесного субстрата клавариоидными базидиомами свойственен роду *Gloeomicro* (*Hydnaceae*). Кантареллоидный морфотип, характеризующийся воронковидными базидиомами с радиально-морщинистым, складчатым до почти пластинчатого гименофора свойственен родам *Cantharellus*, *Craterellus* и *Parastereopsis* (*Hydnaceae*). Гидноидный морфотип, отличающийся от кантареллоидного наличием шиповидного гименофора, свойственен роду *Hydnum* s.str. (*Hydnaceae*); редуцированный вариант базидиом гидноидного морфотипа свойственен *Sistotrema confluens* из того же семейства – ортотропные базидиомы этого вида пластичны по форме, часто с редуцированной ножкой и воронковидной, либо шпательевидной шляпкой и гидноидным до ирпикоидного гименофора.

В трофическом отношении кантарелловые грибы разнообразны. Ботриобазидиевые грибы (семейство *Botryobasidiaceae*) колонизируют валяжную древесину, древесный детрит и лесную подстилку, вызывая белую гниль с очень слабой лакказной активностью (Nagy et al., 2019; Bondartseva, Zmitrovich, 2018). Цератобазидиевые грибы (семейство *Ceratobasidiaceae*) сочетают сапротрофную, биотрофную и симбиотрофную (орхидная микориза) трофические стратегии. Анаморфный род *Rhizoctonia* включает ряд фитопатогенных видов (Bondartseva, Zmitrovich, 2021). Сходные тенденции демонстрируют представители тюляnellовых грибов (семейство *Tulasnellaceae*). Представители семейства афелариевых (*Aphelariaceae*) – гумусовые сапротрофы, способные к формиро-

ванию эктомикоризы. Семейство *Hydnaceae* более разнообразно в трофическом отношении. Высшие представители семейства способны к утилизации гумуса и формированию эктотрофной микоризы (роды *Cantharellus*, *Clavulina*, *Craterellus*, *Hydnum*) (Rinaldi et al., 2008; Cao et al., 2021). Для рода *Multiclavula* свойственна колонизация грибом пленок аэрофитных водорослей с образованием примитивного базидиолишайника. Грибы родов *Bryoclavula*, *Bergerella*, *Bulbilla*, *Burgoa*, *Burgellopsis*, *Minimedusa*, *Neoburgoa* являются лихенофилами (Bondartseva, Zmitrovich, 2020a, 2020b; Diedrich et al., 2018; Cao et al., 2021).

КОНСПЕКТ СИСТЕМЫ КАНТАРЕЛЛОВЫХ ГРИБОВ

Cantharellales Gäum., Vergl. Morph. Pilze: 495, 1926.

= *Tulasnellales* Rea, Brit. basidiomyc.: 739, 1922.

= *Ceratobasidiales* Jülich, Bibliotheca Mycol. 85: 344, 1982.

= *Botryobasidiales* Jülich, Bibliotheca Mycol. 85: 344, 1982.

= *Sistotrematales* Jülich, Bibliotheca Mycol. 85: 352, 1982.

Септы долипоровые, парентосомы сплошные, либо с немногочисленными перфорациями. Базидии, если имеются, стихического, реже хиастического типа, с 1–8 (чаще всего с 2–6) стеригмами. Прорастают базидиоспоры вторичными спорами или непосредственно мицелием. Гифальная система мономитическая или саркомономитическая, пряжки на гифах имеются или отсутствуют. Базидиомы ортотропные (клавариоидные, рамариоидные, кантареллоидные, гидноидные, клитоцибоидные, аррениоидные) или плагиотропные (гипохноидные, кортициоидные, стереоидные), иногда не образуются; бесполные формы в виде светлоокрашенного мицелия или бульбилл. Сапротрофы (гумусовые, ксилосапротрофы), симбиотрофы (эктомикориза, орхидная микориза), лихенофильные грибы, базидиолишайники.

Диагностическая таблица семейств

1. Базидии имеются, хиастического типа. Базидиомы ортотропные с желатинизированной тканью *Aphelariaceae*
- Базидии, если имеются, стихического типа. Базидиомы ортотропные или плагиотропные, но не желатинизированные 2
2. Базидиоспоры прорастают вторичными спорами 3
- Базидиоспоры прорастают непосредственно гифами 4
3. Эпибазидии отделяются от гипобазидии септообразными перетяжками *Tulasnellaceae*
- Эпибазидии, если имеются, в виде удлиненных стеригм, без перетяжек на границе с гипобазидией *Ceratobasidiaceae*
4. Граница между пробазидией и метабазидией не выражена; базидии головчатые или боченковидные; базидиомы плагиотропные, гипохноидные *Botryobasidiaceae*
- Граница между пробазидией и метабазидией выражена в виде центральной перетяжки; базидии урниформные, утриформные или цилиндрические; базидиомы плагиотропные или ортотропные *Hydnaceae*

Семейство 1. *Aphelariaceae* Corner, Beih. Nova Hedw. 33: 5, 1970.

Базидиомы ортотропные, разветвленные, с округлыми или уплощенными фертильными ветвями и стерильным основанием, развивающиеся на почве или древесине. Склероций имеется или отсутствует. Гифальная система мономитическая, гифы с пряжками или без пряжек. Цистиды (лептоцистиды) имеются или отсутствуют. Базидии хиастические, 4-споровые. Базидиоспоры эллипсоидальные или каплевидные, мелкие, гладкие, неамилоидные; прорастают непосредственно гифами. На почве или древесине. Сапротрофы.

Диагностическая таблица родов

1. Ветви базидиомы не уплощенные; базидиоспоры каплевидные *Tumidapexus*
— Ветви базидиомы уплощенные; базидиоспоры эллипсоидальные 2
2. Ткань белая или гиалиновая *Aphelaria*
— Ткань коричневая *Phaeoaphelaria*

Род 1. *Aphelaria* Corner, Monograph of Clavaria and allied Genera (Annals of Botany Memoirs No. 1): 180, 690, 1950.

Базидиомы ортотропные, обычно одиночные, прямостоячие, коралловидные, дихотомически или регулярно разветвленные. Ветви обычно уплощенные, покрыты гладким гимением, более или менее дихотомически ветвящиеся, белые или бледноокрашенные. Склероций имеется или отсутствует, стерильное основание мощное, пеньковидное. Ткань восковидно-мясистая или субжелатинозная до почти хрящевидной, белая или гиалиновая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, обычно с вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым. Цистиды имеются (лептоцистиды) или отсутствуют. Базидии хиастические, 4-споровые, утриформные. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, слегка неравнобокие, с выраженной стенкой и часто крупной липидной каплей, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке и древесине. Сапротрофы.

Тип рода: *Clavaria dendroides* Jungh., 1838.

Род 2. *Phaeoaphelaria* Corner, Ann. Bot., Lond., n.s. 17: 357, 1953.

Базидиомы ортотропные, обычно одиночные, прямостоячие, дихотомически или регулярно разветвленные. Ветви уплощенные, с нижней стороны покрыты гладким гимением, более или менее дихотомически ветвящиеся, бурые или серовато-коричневые. Стерильное основание имеется. Ткань кожисто-деревянистая до роговидной, коричневая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пряжек, невздутые, со слегка утолщенными стенками. Цистид нет. Базидии хиастические, 4-споровые, утриформные. Базидиоспоры эллипсоидальные с вытянутым апикулюсом, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

На древесине. Сапротрофы. Вызывают белую гниль.

Тип рода: *Phaeoaphelaria australiensis* Corner, 1953.

Род 3. *Tumidapexus* D.A. Crawford, Trans. and Proc. Roy. Soc. N.Z. 82: 626, 1954.

Базидиомы ортотропные, обычно одиночные, прямостоячие, коралловидные. Ветви округлые в сечении, с амфигенным гладким гимением, у основания трихотомически, в апикальной части дихотомически дихотомически ветвящиеся, со вздутыми вершинами, беловато-сероватые. Стерильное основание имеется. Ткань мясисто-восковидная, беловато-гиалиновая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками (часто открытыми или множественными), вздутые, со слегка утолщенными стенками. Цистид нет. Базидии хиастические, 4-споровые, утриформные. Базидиоспоры каплевидные, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

На почве. Сапротрофы.

Тип рода: *Tumidapexus ravus* D.A. Crawford, 1954.

Семейство 2. *Botryobasidiaceae* Jülich, Bibliotheca Mycol. 85: 357, 1982.

Базидиомы плагиотропные, гипохноидные до плечатых. Гифальная система мономитическая, гифы с пряжками или без пряжек. Цистиды (септоцистиды) имеются или отсутствуют. Базидии стихические, 2–8-споровые, без выраженной перетяжки. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, навикулярные, веретенновидные или каплевидные, гладкие, неамилоидные; прорастают непосредственно гифами. На древесине или в лесной подстилке. Сапротрофы.

Диагностическая таблица родов

1. Цистиды (септоцистиды) имеются; базидиоспоры веретенновидные *Suillosporium*
— Цистид нет; базидиоспоры эллипсоидальные (до почти шаровидных) или навикулярные *Botryobasidium*

Род 1 (4). *Botryobasidium* Donk, Meded. Nederl. Mycol. Vereen. 18–20: 116, 1931.

= *Botryohypochnus* Donk, Meded. Nederl. Mycol. Vereen. 18–20: 118, 1931.

Базидиомы резупинатные, гипохноидные, арахноидные, плечатые или нежно грандиноидные. Гифальная система мономитическая. Гифы с пряжками или без пряжек, дикариотические или многоядерные, имеют долипоры со сплошными парентесомы; тонкостенные или с утолщенными стенками, ветвящиеся преимущественно под прямым углом. Пряжки, если имеются, без пролиферации. Базидии субцилиндрические, короткоцилиндрические до субурновидных, тонкостенные, с 2–8 тонкими стеригмами. Базидиоспоры от узколадьевидных (навикулярных) до широколадьевидных, лимонобразные, шаровидные, овальные, изредка эллипсоидные или цилиндрические, тонко- или реже толстостенные, с гладкой, реже шиповатой (игольчатой) оболочкой. Наличие вторичных спор не отмечено, базидиоспоры прорастают ростковыми трубочками. Хламидоспоры обычно отсутствуют, но если

имеются, то у очень немногих видов в плодовых телах или в чистой культуре. Анаморфы типа *Haplotrichum* Link, характеризующиеся цепочками акропетально образующихся бластоконоидий обычно лимонovidной формы и усеянных характерными рубцами, известны для целого ряда видов.

Сапротрофы на сильно разрушенной древесине и мелких древесно-растительных остатках. Вызывают белую гниль.

Тип рода: *Corticium subcoronatum* Höhn. et Litsch., 1907.

Род 2 (5). *Suillosporium* Pouzar, Česká Mykol. 12 (1): 31, 1958.

Базидиомы резупинатные, гипохноидные, арачноидные, пленчатые. Гифальная система мономитическая. Гифы с пряжками, с удлинёнными или укороченными сегментами с выраженной стенкой, ветвящиеся преимущественно под прямым углом. Базидии вначале головчатые, затем короткоцилиндрические. В гимении имеются септоцистиды с пряжками. Базидиоспоры веретеновидные, с выраженной стенкой, гладкие, инамидные, индекстриноидные, слабоцианофильные.

Сапротрофы на сильно разрушенной древесине и мелких древесно-растительных остатках. Вызывают белую гниль.

Тип рода: *Pellicularia cystidiata* D.P. Rogers, 1943.

Семейство 3. *Ceratobasidiaceae* G.W. Martin, Lloydia 11: 114, 1948.

Базидиомы плагиотропные, гипохноидные до пленчатых и пориоидных. Гифальная система мономитическая, гифы с пряжками или без пряжек. Дендрогифиды имеются или отсутствуют. Базидии стихические, 2–4-споровые, без выраженной перетяжки; у некоторых видов базидиальная стадия отсутствует. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, каплевидные, гладкие, неамилоидные; прорастают вторичными бластоспорами. На древесине или в лесной подстилке. Сапротрофы, гембиотрофы, микоризообразователи, эндофиты.

Диагностическая таблица родов

- | | |
|---|--------------------|
| 1. Базидиомы пориоидные; пряжки на гифах имеются | <i>Ceratoporia</i> |
| – Базидиомы гипохноидные; пряжки на гифах отсутствуют | <i>Rhizoctonia</i> |

Род 1 (6). *Ceratoporia* Ryvarden et de Meijer, Syn. Fung. 15: 44, 2002.

Базидиомы пориоидные, резупинатные, пленчатые, беловатые, очень тонкие; поры крупные, нерегулярные, до 2 мм шир. Гифальная система мономитическая. Гифы с пряжками, тонкостенные, невздутые. В гимении дендрогифиды. Базидии булабовидные, длинные, с удлинёнными до 10 мкм стеригмами. Базидиоспоры веретеновидные, крупные, тонкостенные, гладкие, инамидные, индекстриноидные, ацианофильные.

Сапротрофы на сильно разрушенной древесине. Вызывают белую гниль.

Тип рода: *Ceratoporia perplexa* Ryvarden et de Meijer 2002.

Род 2 (7). *Rhizoctonia* DC. in Lamarck et DC., Fl. Franç. Edn 3, 5/6: 110, 1815; sanct. Fr., Syst. Mycol. 2 (1): 265, 1822; nom. cons., typ. cons. (Art. 14).

= *Moniliopsis* Ruhland, Arb. biol. Bund Anst. Land-u. Forstw. 6: 76, 1908.

= *Ceratobasidium* D.P. Rogers, Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 17 (5): 4, 1935 pr. p. max.

= *Thanatephorus* Donk, Reinwardtia 3: 376, 1956.

= ?*Uthatabasidium* Donk, Reinwardtia 3: 376, 1956.

= *Koleroga* Donk, Fungus, Wageningen 28: 35, 1958.

= ?*Waitea* Warcup et P.H.B. Talbot, Trans. Br. Mycol. Soc. 45 (4): 503, 1962.

= *Ceratohiza* R.T. Moore, Mycotaxon 29: 94, 1987.

Агономитетная стадия в виде субстратного мицелия или склероциев; представлена широкими гифами без пряжек. Гифальная система мономитическая. Гифы вначале тонкостенные и гиалиновые, но позднее могут становиться толстостенными и имеющими светло-бурю окраску, ветвящимися более или менее под прямым углом или канделябровидно и часто монилиоидные (четкообразные) – с везикулярными вздутиями. Склероции, если имеются, сливающиеся, черные, с многослойной пигментированной стенкой и гиалиновой медулярной частью. Базидиальная стадия представлена холобазидиями (в отдельных случаях с продольными септами), организованными в гипохноидных базидиомах. Иногда первый гипохноидный слой базидиальных кластеров зарастает последующими. Базидии укороченные (почти шаровидные или бочковидные), с широкими в базальной части стеригмами, 2–4-споровые. Базидиоспоры тонкостенные, гладкие от почти шаровидных до цилиндрических, прорастают вторичными баллистоспорами.

На почве и лесной подстилке, древесном детрите, на корнях и клубнях травянистых растений в качестве сапротрофов, фитопатогенов, эндофитов; формируют орхидную микоризу.

Тип рода: nomen conservandum, typus conservandus *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn, 1858 (CBS 739.95).

Семейство 4. *Hydnaceae* Chevall., Fl. Gén. Env. Paris 1: 270, 1826.

= *Clavulinaceae* Donk, Beih. Nova Hedwigia 1 (4): 407, 1970.

= *Cantharellaceae* J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3.1 (25–32): 413, 1888.

= *Sistotremataceae* Jülich, Bibliothca Mycol. 85: 392, 1982.

= *Pterygellaceae* Jülich, Bibliothca Mycol. 85: 386, 1982.

Базидиомы ортотропные – клавариоидные, рамириоидные, кантареллоидные, гидноидные, клитоцибоидные, аррениоидные, либо плагиотропные – гипохноидные, кортициоидные, грандиниоидные, одонтоидные, либо отсутствуют, а пропативная стадия представлена бульбилами. Базидии стихические, с выраженной центральной перетяжкой – урновидные, утриформные, цилиндрические, 2–8-споровые; у некоторых видов базидиальная стадия отсутствует. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, веретеновидные, каплевидные, гладкие, неамилоидные; прорастают непосредственно гифами. На древесине, в лесной подстилке, на слоевищах лишайников и пленках аэрофитных водорослей. Сапротрофы (подстилочные, ксилотрофы) эктомикоризообразователи, лихенофильные грибы.

Диагностическая таблица родов

1. Базидиомы расплывающиеся в воде..... *Gloeomucro*
– Базидиомы не расплывающиеся в воде 2
2. Базидиомы ортотропные (клавариоидные, рамариоидные, кантареллоидные до клитоцибоидно-аррениоидных, гидноидные) 3
– Базидиомы плагиотропные (гипохноидные, кортициоидные, грандиниоидные, одонтоидные) или отсутствуют; иногда гриб проявляется в виде бульбилл 5
3. Базидиомы растут на почве..... *Clavulina*
– Базидиомы появляются на пленках аэрофитных водорослей или протонем мхов 5
4. Грибы формирует на субстрате чешуевидно-пустуловидные лишайниковые вегетативные структуры *Multiclavula*
– Лишайниковые вегетативные структуры на субстрате отсутствуют..... *Bryclavula*
5. Конидии имеются 6
– Конидии отсутствуют 8
6. Конидии почти шаровидные; базидиомы трубковидные *Parastereopsis*
– Конидии иной формы; базидиомы не образуются..... 7
7. Конидии узкие, гифовидные, часто разветвленные; конидиеносцы до 120 мкм дл. *Ingoldiella*
– Конидии цилиндрические, конидиеносцы короткие, <10 мкм дл. *Burgella*
8. Бульбиллы отсутствуют 15
– Бульбиллы имеются 9
9. Бульбиллы <100 мкм шир. 10
– Бульбиллы >100 мкм шир. 12
10. Бульбиллы рыхло расположены 11
– Бульбиллы плотно прикреплены к субстрату или погружены в него *Neoburgoa*
11. Беловатые бульбиллы присутствуют *Burgoa*
– Беловатые бульбиллы всегда отсутствуют *Bryclavula*
12. Бульбиллы <200 мкм шир. 13
– Бульбиллы 200–500 мкм шир. *Bulbilla*
13. Бульбиллы белые, 100–200 мкм шир. *Burgellopsis*
– Бульбиллы буровато-красноватые, 25–35 мкм шир. *Bergerella*
14. Базидиомы гипохноидные без выраженной подстилки, гифиды имеются 15
– Базидиомы с развитой подстилкой или ортотропные, гифиды отсутствуют 16
15. Цистиды имеются; базидиоспоры эллипсоидальные *Sistotremella*
– Цистид нет; базидиоспоры веретеновидно-аллантоидные *Repetobasidiellum*
16. Спороносцы (базидии?) в синнемах *Rogersiomyces*
– Спороносцы в синнемах отсутствуют 17
17. Без пружек; базидиомы кортициоидные, пленчатые *Membranomyces*
– Базидиомы разнообразной формы; пружки имеются у плагиотропных форм (у ортотропных – имеются или отсутствуют) 18
18. Гименофор шиповидный; базидиомы ортотропные или плагиотропные 19
– Шиповидный гименофор отсутствует; базидиомы ортотропные 20
19. Базидиомы ортотропные, гидноидные *Hudnum, Sistotrema (confluens)*
– Базидиомы плагиотропные – гипохноидные, кортициоидные, грандиниоидные, одонтоидные *Sistotrema*

20. Шляпка с центральным отверстием; ножка поляя *Craterellus*
– Шляпка без центрального отверстия; ножка выполенная *Cantharellus*

Род 1 (8). *Bergerella* Diederich et Lawrey in Lawrey, Sikaroodi, Gillevet et Diederich, *Bryologist* 123 (2): 159, 2020.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие агрегации бульбилл – четко оформленных клубеньков 20–45 мкм в сечении с плотной медулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы темно-красные, разбросаны на рыхлом мицелии.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пружек, нередко со вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкулярической части с утолщенными стенками, короткоклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые.

На слоевищах лишайников рода *Physcia*.

Тип рода: *Bergerella atrofusca* Diederich et Lawrey, 2020.

Род 2 (9). *Bryoclavula* H. Masumoto et Y. Degawa, *Mycol. Progr.* 19 (7): 708, 2020.

Базидиомы ортотропные, растут на субстратах, покрытых протонемами мхов и аэрофитных водорослей, мелкие, клавариоидные, неразветвленные или слегка разветвленные в апикальной части. Стерильное основание имеется, голое. Бульбиллы на субстрате не образуются. Ткань восковидно-мясистой, гигрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пружками. Цистиды отсутствуют. Базидии стихические, 4 (6)-споровые, утриформные или почти урно-видные. Базидиоспоры эллипсоидальные, гладкие, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

Базидиолишайник.

Тип рода: *Bryoclavula phycophila* H. Masumoto et Y. Degawa, 2020.

Род 3 (10). *Bulbilla* Diederich, Flakus et Etayo, *Lichenologist* 46 (3): 340, 2014.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие погруженные в таллом хозяина одиночные бульбиллы – четко оформленные клубеньки 200–700 мкм в сечении с плотной медулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы кремовые до серовато-коричневатых, без субкулярического мицелия.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пружек, тонкостенные, короткоклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые.

На слоевищах и в гимении лишайников.

Тип рода: *Bulbilla applanata* Diederich, Flakus et Etayo, 2014.

Род 4 (11). *Burgella* Diederich et Lawrey, *Mycol. Progr.* 6 (2): 62, 2007.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие агрегации бульбилл – четко оформленных клубеньков 60–300 мкм в сечении с плотной ме-

дулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы желтые, собраны в коралловидные агрегации.

Гифальная система мономитическая. Гифы с нерегулярными пряжками, нередко со вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, короткоклеточные или длиноклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

На слоевищах лишайников (часто в гимении апотециев).

Тип рода: *Burgella flavoparmeliae* Diederich et Lawrey, 2007.

Род 5 (12). *Burgellopsis* Diederich et Lawrey, Lichenologist 46 (3): 344, 2014.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие агрегации бульбилл – четко оформленных клубеньков 60–150 мкм в сечении с плотной медулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы белые, беспорядочно разбросанные среди соредиев лишайника-хозяина.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пряжек, нередко со вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, короткоклеточные или длиноклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

На слоевищах лишайников (среди соредиев).

Тип рода: *Burgellopsis nivea* Diederich et Lawrey, 2014.

Род 6 (13). *Burgoa* Goid., Boll. R. Staz. Patalog. Veget. Roma, N.S. 17: 354, 1937.

Анаморфный род, объединяющий агонимецеты, образующие бульбиллы – четко оформленные клубеньки 60–400 мкм в сечении с плотной медулярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы разбросаны на воздушном мицелии.

Гифальная система мономитическая. Гифы с пряжками или без пряжек, нередко со вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, короткоклеточные или длиноклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

На коре деревьев и мелких растительных остатках.

Тип рода: *Burgoa verzuoliana* Goid., 1937.

Род 7 (14). *Cantharellus* Adans. ex Fr., Syst. Mycol. 1: 316, 1821.

= *Goossensia* Heinem., Bull. Jard. bot. État Brux. 28: 424, 1958.

= *Afrocantharellus* (Eyssart. et Buyck) Tibuhwa in Tibuhwa, Savić, Tibell et Kivaisi, IMA Fungus 3 (1): 33, 2012.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, воронковидные до клинотрибоидных, простые, обычно окрашенные в желтые, оранжевые, розовые, красные, черноватые или оливковые тона. Стерильная ножка имеется. Гименофор складчатый или почти пластинчатый. Ткань мясистая или хрящевато-мясистая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, обычно со слегка вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками; иногда со смолистой инкрустацией. Цистиды имеются (лептоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2–6-споровые, цилиндрические или утриформные, иногда с адвентивными септами, образующимися после спороношения. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, гладкие, с выраженной стенкой и часто гетерогенным содержимым, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз.

Тип рода: *Cantharellus cibarius* Fr., 1821.

Род 8 (15). *Clavulina* J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3 (25–32): 442, 1888.

= *Stichoramaria* Ulbr. in Lindau, Krypt.-Fl. Anfäng. 3 (1): 83, 1928.

= ?*Corallofungus* Kobayasi, J. Jap. Bot. 58: 174, 1983.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, коралловидные, простые или регулярно дихотомически-разветвленные. Ветви округлые в сечении или уплощенные, покрыты гладким гимением, более или менее дихотомически ветвящиеся и обычно с притупленными, но при этом иногда бахромчатыми вершинами; нередко окрашенные. Стерильное основание имеется или отсутствует, голое или опушенное. Ткань восковидно-мясистая до почти хрящевидной, гигрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, обычно с вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками; иногда со смолистой инкрустацией. Цистиды имеются (лептоцистиды, септоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2 (4)-споровые, цилиндрические или утриформные, обычно с адвентивными септами, образующимися после спороношения, и крупными изогнутыми стеригмами. Базидиоспоры широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, слегка неравнобокие, с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и часто крупной липидной каплей, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников, нередко среди мхов. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз (Argüelles-Moyao et al., 2017).

Тип рода: *Ramaria cristata* Holmsk., 1790.

Род 9 (16). *Craterellus* Pers., Mycol. Eur. 2: 4, 1825.

= *Pseudocraterellus* Corner, Beih. Sydowia 1: 268, 1958.

= *Pterygellus* Corner, Monogr. Cantharelloid Fungi: 166, 1966.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, воронковидные простые, обычно окрашенные в желтые, оранжевые, сероватые, черноватые или оливковые тона. Стерильная ножка имеется. Гименофор гладкий или радиально-

складчатый. Ткань мясистая или хрящевато-мясистая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, с сильно вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или с отчетливо утолщенными стенками; иногда со смолистой инкрустацией. Цистиды имеются (лептоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2–6-споровые, цилиндрические или утриформные, иногда с адвентивными септами, образующимися после спороношения. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, гладкие, с выраженной стенкой и часто гетерогенным содержимым, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз.

Тип рода: *Craterellus cornucopioides* (L.) Pers., 1825.

Род 10 (17). *¹*Gloeomucro* R.H. Petersen, Mycologia 72 (2): 303, 1980.

Базидиомы агеотропные, мелкие, клавариоидные, неразветвленные, булавовидные, субжелатинозные, лимонно-желтого цвета. Стерильное основание имеется, голое. Бульбиллы на субстрате не образуются. Ткань восковидно-мясистая, гидрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пружками. Цистиды отсутствуют. Базидии булавовидные, 2–4-споровые. Базидиоспоры эллипсоидальные, гладкие, тонкостенные, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

На древесине и мелких растительных остатках. Вызывает визуальную белую гниль.

Тип рода: *Mухомycidium nodosum* Linder, 1934.

Род 11 (18). *Hydnum* L., Sp. Pl. 2: 1178, 1753.

= *Malacodon* Bataille, Bull. Soc. Mycol. France 39 (3): 203, 1923.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, дифференцированные на шляпку и ножку, белые или окрашенные в желтые или оранжево-охряные тона. Гименофор шиповидный. Ткань мясистая или хрящевато-мясистая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пружками и ампуловидными вздутиями, обычно со слегка вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками. Цистиды имеются (лептоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2–6-споровые, цилиндрические или утриформные, иногда с адвентивными септами, образующимися после спороношения. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, гладкие, с выраженной стенкой и часто гетерогенным содержимым, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз.

Тип рода: *Hydnum repandum* L., 1753.

¹ Звездочкой отмечены роды, не изученные в молекулярно-филогенетическом отношении.

Род 12 (19). **Ingoldiella* D.E. Shaw, Trans. Br. Mycol. Soc. 59 (2): 258, 1972.

Грибы, развивающиеся конидиальное и базидиальное спороношение на полупогруженных в воду листьях.

Гифальная система мономитическая. Гифы гиалиновые, септированные, с пружками. Конидиеносцы прямостоячие, простые, бесцветные. Конидии глоблостического типа, одиночные, терминальные, гиалиновые, разветвленные; их главная ветвь изогнутая, с 4–7-ю перегорodkaми, вторичные ветви с 2–4 перегорodkaми, не перетянутыми в основании, отходят от основной симподиально. Базидии булавовидные, 4-споровые, с пружкой у основания, в больших кластерах. Базидиоспоры эллипсоидальные, тонкостенные, инамилоидные, ацианофильные.

На полупогруженных в воду листьях.

Тип рода: *Ingoldiella hamata* D.E. Shaw, 1972.

Род 13 (20). *Membranomyces* Jülich, Persoonia 8 (3): 296, 1975.

Базидиомы резупинатные, кортициоидные, пленковидные. Гименофор гладкий, на ранних стадиях развития рыхлый и порулесный, хатем сплошной, белый или кремовый. Край плесневидный, мелкобахромчатый. Подстилка рыхлая и тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, тонкостенные или с отчетливо утолщенными стенками. Лептоцистиды гифовидные, слабо выступающие за пределы гимения, гиалиновые. Базидии утриформные, 2 (4)-споровые, с крупными изогнутыми стеригмами, без пружки у основания. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, с выраженной стенкой и центральной глобулой, гладкие, неамилоидные слабоцианофильные.

На мертвой древесине, сапротрофы.

Тип рода: *Corticium spurium* Bourdot, 1922.

Род 14 (21). *Minimedusa* Weresub et P.M. LeClair, Can. J. Bot. 49 (12): 2210, 1971.

Анаморфный род, объединяющий агоницеты, образующие бульбиллы – четко оформленные клубеньки 40–100 мкм в сечении с плотной медуллярной частью угловатой или глобулярной текстуры. Бульбиллы разбросаны в виде порошачих коричневатых кластеров.

Гифальная система мономитическая. Гифы без пружек, нередко со вздутиями у перегоронок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

На коре деревьев, мелких растительных остатках, лосевицах лишайников.

Тип рода: *Papulaspora polyspora* Hotson, 1912.

Род 15 (22). *Multiclavula* R.H. Petersen, Am. Midl. Nat. 77: 207, 1967.

Базидиомы ортотропные, растут на субстратах, покрытых протонемами мхов и аэрофитных водорослей, мелкие, клавариоидные, простые или разветвленные в апикальной части. Стерильное основание имеется, голое. На субстрате образует бульбиллы. Ткань восковидно-мясистая, гидрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками. Цистиды отсутствуют. Базидии стихические, (2)4–6-споровые, утриформные или почти урновидные. Базидиоспоры эллипсоидальные, гладкие, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные.

Базидиолишайник.

Тип рода: *Clavaria corynoides* Peck, 1878.

Род 16 (23). *Neoburgoa* Diederich, E. Zimm. et Lawrey in Lawrey, Zimmermann, Sikaroodi et Diederich, *Bryologist* 119 (4): 344, 2016.

Анаморфный род, объединяющий агоницеты, образующие бульбиллы – четко оформленные клубеньки 150–700 мкм в сечении с плотной медуллярной частью угловатой текстуры. Бульбиллы желтовато-оранжевые, субжелатинозно-восковидные, погружены в таллом лишайника или образуются на его поверхности. Воздушный мицелий образуется только в культуре.

Гифальная система мономитическая. Гифы в бульбиллах без пряжек, в культуре с пряжками и иногда вздутыми клетками (?хламидоспоры), гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой.

Лихенофильный гриб (субстрат – *Cladonia rangiferina*).

Тип рода: *Neoburgoa freyi* Diederich, Zimmermann et Lawrey 2016.

Род 17 (24). **Parastereopsis* Corner, *Nova Hedwigia* 27: 331, 1976.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, воронковидные, простые, обычно окрашенные в сероватые или оливковые тона. Стерильная ножка имеется. Гименофор гладкий или нерегулярно морщинистый. Ткань хрящевато-мясистая. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками и сильно вздутыми сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым. Цистид нет. Базидии стихические, 4-споровые, цилиндрические или утриформные. Базидиоспоры эллипсоидальные гладкие, неамилоидные, недекстриноидные, ацианофильные. На поверхности шляпки образуются шаровидные алевриоспоры.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников. Подстилочные и гумусовые сапротрофы.

Тип рода: *Parastereopsis borneensis* Corner, 1976.

Род 18 (25). **Repetobasidiellum* J. Erikss. et Hjortstam in J. Erikss., Hjortstam et Ryvarde, *Cortic. N. Eur.* 6: 1247, 1981.

Базидиомы резупинатные, очень тонкие, пленковидные, следующие за неровностями субстрата. Гименофор мучнистый. Край мелкоплесневидный. Подстилка очень тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, невздутые, тонкостенные, ветвящиеся часто и б.ч. под острым углом, гиалиновые. Имеются дендрогифиды. Базидии стихические, повторяющиеся (последующая базидия вырастает внутри разрушающей предыдущей), вначале яйцевидные затем урновидные, с 2–4 стеригмами. Базидиоспоры аллантоидно-веретеновидные, гладкие, тонкостенные, неамилоидные, ацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль.

Тип рода: *Repetobasidiellum fusisporum* J. Erikss. et Hjortstam, 1981.

Род 19 (26). *Rogersiomyces* J.L. Crane et Schokn., *Am. J. Bot.* 65: 903, 1978.

= *Hyphobasidiofera* K. Matsush. et Matsush., *Matsush. Mycol. Mem.* 9: 33, 1996.

Базидиомы (конидиомы?) резупинатные, в виде разбросанных на арахноидной подстилке клубочков-синнем. Гименофор рыхлый и порулезный. Край паутинисто-плесневидный, бахромчатый, иногда с обильными мицелиальными шнурами. Подстилка рыхлая и тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, невздутые или вздутые, тонкостенные, достаточно длинноклеточные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые. Цистид нет. Базидии или конидиеносцы¹ стихические, вначале урновидные затем цилиндрические, с 1–5 адвентивными септами и 2–4 короткими стеригмами. Базидиоспоры (конидии?) яйцевидные, с симметричным рубцевидным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой, неамилоидные, ацианофильные или слабоацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль.

Тип рода: *Rogersiomyces okefenokeensis* J.L. Crane et Schokn., 1978.

Род 20 (27). *Sistotrema* Fr., *Syst. Mycol.* 1: 426, 1821.

Базидиомы резупинатные или реже ортотропные, шпательобразные, нередко с дифференцированной ножкой; резупинатные базидиомы гипохноидные, кортициоидные, грандиниодные или пориоидные, белые, желтые, сероватые или буроватые. Гименофор гладкий, мелкобородчатый, зубчатый или изредка трубчатый; как правило, рыхлый и порулезный, особенно на ранних стадиях развития. Край плесневидный, мелкобахромчатый, иногда с обильными мицелиальными тяжами. Подстилка рыхлая и обычно тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, нередко с ампуловидными вздутиями у перегородок, тонкостенные или в субкуляриной части с утолщенными стенками, короткоклеточные или длинноклеточные, ветвящиеся б.ч. под прямым углом, гиалиновые или желтоватые, нередко с гетерогенной протоплазмой. Глеоцистиды мешковидные, цилиндрические или веретеновидные, слабо выступающие за пределы гимения, с желтоватым или буроватым содержимым. Базидии стихические, с выраженной вздутой гипобазидией, вначале яйцевидные или боченковидные, затем урновидные до утриформных, с выраженной центральной перетяжкой и 2–4–6–8-ю длинными, слегка искривленными стеригмами; развиваются в кластерах. Базидиоспоры от почти шаровидных до веретеновидных, нередко эллипсоидные, цилиндрические, в исключительных случаях тетраэдрические, иногда слегка согнутые, обычно неравнобокие, с выраженным апикулюсом, гиалиновые, нередко с липидными глобулами, гладкие, тонкостенные

или со слегка утолщенной стенкой, инамилоидные, ацианофильные или слабоацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль; напочвенные виды способны к формированию эктомикоризы.

Тип рода: *Sistotrema confluens* Pers., 1794.

Род 21 (28). *Sistotremella* Hjortstam in J. Erikss, Hjortstam et Ryvarde, Cortic. N. Eur.: 1379, 1984.

Базидиомы резупинатные, гипохноидные, следующие за неровностями субстрата. Гименофор порулезный. Край плесневидный. Подстилка тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пружками, невздутые, тонкостенные, достаточно длинноклеточные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые. Цистид нет. Базидии стихические, вначале яйцевидные затем урновидные, с (4) 6–8 стеригмами. Базидиоспоры яйцевидные до почти шаровидных, гладкие, с выраженной стенкой, инамилоидные, слабоацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль.

Тип рода: *Sistotremella perpusilla* Hjortstam, 1984.

Семейство 5. *Tulasnellaceae* Juel, Bih. K. Svenska Vetensk Akad. Handl., Afd. 3 23 (10): 21, 1897.

Базидиомы плагиотропные, гипохноидные. Гифальная система мономитическая, гифы с пружками или без пружек. Лептоцистиды имеются или отсутствуют. Базидии стихические, 2–6-споровые, с выраженными границами между эпibasидиями и гипобазидией. Базидиоспоры эллипсоидальные до почти шаровидных, цилиндрические, аллантаидные; прорастают вторичными бластоконодиями. На древесине или в лесной подстилке. Сапротрофы, микоризообразователи, эндофиты.

Диагностическая таблица родов

1. Гипобазидия до появления эпibasидий крестовидно-септированная..... *Pseudotulasnella*
– Гипобазидия несептированная 2.
2. Базидиальное спороношение развивается в конидиомах – спородохиях *Stilbotulasnella*
– Базидиальное спороношение развивается на резупинатных базидиомах *Tulasnella*

Род 1 (29). *Pseudotulasnella* Lowy, Mycologia 56 (5): 696, 1964.

Базидиомы резупинатные, очень тонкие, пленковидные, следующие за неровностями субстрата. Гименофор мучнистый. Край мелкоплесневидный. Подстилка очень тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, невздутые, тонкостенные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые. Базидии вначале крестовидно септированные в апикальной части, затем, после обособления 4-х metabазидий цельные с небольшими перетяжками между пробазидией и metabазидиями. Базидиоспоры эллипсоидально-каплевидные,

прорастают вторичными бластоконодиями, гладкие, тонкостенные, инамилоидные, ацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль.

Тип рода: *Pseudotulasnella guatemalensis* Lowy, 1964.

Род 2 (30). *Stilbotulasnella* Oberw. et Bandoni in Bandoni et Oberwinkler, Can. J. Bot. 60 (10): 1875, 1982.

Базидиальное спороношение развивается в конидиомах – спородохиях.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, с невздутыми или вздутыми сегментами, тонкостенные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые или желтоватые. Конидии в аннелидах. Базидии цельные, с 4 вздутыми metabазидиями (с небольшими перетяжками между пробазидией и metabазидиями). Базидиоспоры почти эллипсоидальные, прорастают вторичными бластоконодиями или почкуются, гладкие, тонкостенные, инамилоидные, ацианофильные.

На растительном детрите.

Тип рода: *Stilbotulasnella conidiophora* Bandoni et Oberw., 1982.

Род 3 (31). *Tulasnella* J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3.1 (25–32): 397, 1888.

= *Gloeotulasnella* Höhn. et Litsch., Wiesner Festschrift: 57, 1908.

= *Epulorhiza* R.T. Moore, Mycotaxon 29: 94, 1987.

Базидиомы резупинатные, очень тонкие, пленковидные, следующие за неровностями субстрата. Гименофор мучнистый – сухой или слизистый. Край мелкоплесневидный. Подстилка очень тонкая.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пружек, с невздутыми или вздутыми сегментами, тонкостенные, ветвящиеся б.ч. под острым углом, гиалиновые или желтоватые. Базидии цельные, с 2–6 вздутыми metabазидиями (с небольшими перетяжками между пробазидией и metabазидиями). Базидиоспоры почти шаровидные, эллипсоидальные, цилиндрические, аллантаидные, сигмовидные, прорастают вторичными бластоконодиями, гладкие, тонкостенные, инамилоидные, ацианофильные.

На мертвой древесине и растительном детрите в верхних слоях лесной подстилки; вызывают визуальную белую гниль; образуют орхидные микоризы.

Тип рода: *Tulasnella lilacina* J. Schröt., 1888.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в эволюции порядка *Cantharellales* и других крупных групп агарикомицетов наблюдается параллелизм, связанный с освоением грибами сходных адаптивных зон, открывшихся в связи с раннемеловой диверсификацией наземной биоты (Zmitrovich, Wasser, 2004): колонизация древесного детрита с образованием гипохноидных, кортициоидных и вторичных резупинатных форм, лесной подстилки с образованием кантареллоидных, клавариоидных и рамариоидных форм, развитие спороношений среди травостоев с

редукцией кантареллоидных и вторичным образованием клавариоидных форм, формирование лигнотрофными грибами эктомикориз, орхидной микоризы, колонизация протонем мхов, пленок аэрофитных водорослей, слоевищ лишайников.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 122011900033-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bandoni R.J., Oberwinkler F. Stilbotulasnella: a new genus in the Tulasnellaceae. Can. J. Bot. 1982. V. 60 (10). P. 1875–1879.*
<https://doi.org/10.1139/b82-234>
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. The genus Botryobasidium in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2018. V. 52 (4). P. 231–242 (in Russ.).*
<https://doi.org/10.1134/S0024114818040034>
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. The genus Sistotrema in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2020a. V. 54. N 1. P. 3–15 (in Russ.).*
<https://doi.org/10.31857/S0026364820010043>
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. The genus Clavulina (Cantharellales, Hydnaceae) in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2020b. V. 54. N 6. P. 414–425 (in Russ.).*
<https://doi.org/10.31857/S0026364820060045>
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V. Genus Rhizoctonia (Cantharellales) in Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (6). P. 396–404.*
<https://doi.org/10.31857/S0026364821060052>
- Bondarzew von A., Singer R. Zur Systematik der Polyporaceae. Ann. Mycol. 1941. V. 39 (1). P. 43–65.*
- Buyck B., Kauff F., Eyssartier G. et al. A multilocus phylogeny for worldwide Cantharellus (Cantharellales, Agaricomycetidae). Fungal Diversity. 2014. V. 64. P. 101–121.*
<https://doi.org/10.1007/s13225-013-0272-3>
- Cao T., Hu Y.-P., Yu J.-R. et al. A phylogenetic overview of the Hydnaceae (Cantharellales, Basidiomycota) with new taxa from China. Stud. Mycol. 2021. V. 99. P. 1–61.*
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2021.100121>
- Corner E.J.H. A monograph of Clavaria and allied genera. Oxford Univ. Press, London, 1950.*
- Corner E.J.H. Addenda Clavariaceae. III. Annals of Botany. 1953. V. 17. P. 347–368.*
- Corner E.J.H. A monograph of cantharelloid fungi. Oxford Univ. Press., Oxford, 1966.*
- Corner E.J.H. Supplement to “A monograph of Clavaria and allied genera”. Beih. Nova Hedwigia. 1970. V. 33. P. 1–299.*
- Corner E.J.H. Further notes on cantharelloid fungi and Thelephora. Nova Hedwigia. 1976. V. 27. P. 325–342.*
- Crane J.L., Schoknecht J.D. Rogersiomyces, a new genus in the Filobasidiaceae (Homobasidiomycetes) from an aquatic habitat. Amer. J. Bot. 1978. V. 65 (8). P. 902–906.*
- Crawford D.A. Studies in New Zealand Clavariaceae. I. Trans. Proc. Royal Soc. New Zealand. 1954. V. 82. P. 617–631.*
- Dahlman M., Danell E., Spatafora J.W. Molecular systematics of Craterellus: cladistic analysis of nuclear LSU rDNA sequence data. Mycol. Res. 2000. V. 104 (4). P. 388–394.*
- De Candolle A.P. Flore Française. 1815. V. 6. P. 1–62.*
- Diederich D., Lawrey J.D. New lichenicolous, muscicolous, corticolous and lignicolous taxa of Burgoa s.l. and Marchandiomyces s.l. (anamorphic Basidiomycota), a new genus for Omphalina foliacea, and a catalogue and a key to the non-lichenized, bulbiferous basidiomycetes. Mycol. Progress. 2007. V. 6 (2). P. 61–80.*
- Diederich P., Lawrey J.D., Capdet M. et al. New lichen-associated bulbil-forming species of Cantharellales (Basidiomycetes). The Lichenologist. 2014. V. 46. P. 333–347.*
<https://doi.org/10.1017/S0024282913000583>
- Diederich P., Lawrey D.J., Ertz D. The 2018 classification and checklist of lichenicolous fungi, with 2000 non-lichenized, obligately lichenicolous taxa. The Bryologist. 2018. V. 121. P. 340–425.*
- Diederich P., Lawrey J.D., Capdet M. et al. New lichen-associated bulbilforming species of Cantharellales (Basidiomycetes). Lichenologist. 2014. V. 46. P. 333–347.*
<https://doi.org/10.1017/S0024282913000583>
- Donk M.A. Revisie van de Nederlandse Heterobasidiomycetae en Homobasidiomycetae – Aphyllphoraceae I. Meded. Ned. Mycol. Vereeniging. 1931. V. 18–20. P. 67–200.*
- Donk M.A. Revision der Niederländischen Homobasidiomycetae-Aphyllphoraceae. II. Med. Bot. Mus. Herb. Rijksuniversiteit te Utrecht. 1933. V. 9. P. 1–278.*
- Donk M.A. A conspectus of the families of Aphyllphorales // Persoonia. 1964. Vol. 3., pt. 2. P. 199–324.*
- Foltz M.J., Perez K.E., Volk T.J. Molecular phylogeny and morphology reveal three new species of Cantharellus within 20 m of one another in western Wisconsin, USA. Mycologia. 2013. V. 105, (2). P. 447–461.*
<https://doi.org/10.3852/12-181>
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. V. 6. Fungiflora, Oslo, 1981.*
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. V. 7. Fungiflora, Oslo, 1984.*
- Fries E.M. Systema Mycologicum. V. 1. Uppsala, 1821.*
- Gäumann E. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena, 1926.*
- Gäumann E.A. Vergleichende Morphologie der Pilze. Gustav Fischer, Jena, 1826.*
- Goidànich G. Studi sulla microflora fungina della pasta di legno destinata alla fabbricazione della carte. Bolletino della Stazione di Patologia Vegetale di Roma. 1937. V. 17. P. 305–399.*
- He M.-Q., Zhao R.-L., Hyde K.D. et al. Notes, outline and divergence times of Basidiomycota // Fungal Diversity. 2019. V. 59. P. 1–263.*
<https://doi.org/10.1007/s13225-019-00435-4>
- Hennings P. Beiträge zur Pilzflora Südamerikas. II. Hedwigia. 1897. V. 36. P. 190–246.*
- Hibbett D.S., Bauer R., Binder M. et al. Agaricomycetes. In: The Mycota VII part A (eds D.J. McLaughlin and J.W. Spatafora). Springer-Verlag, Berlin, 2014. P. 373–412.*
- Jülich W. Studies in resupinate basidiomycetes – III. Persoonia. 1975. V. 8 (3). P. 291–305.*
- Jülich W. Higher taxa of Basidiomycetes. Bibl. Mycol. 1982. V. 85. P. 1–485.*

- Jussieu A.L. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Paris, 1789.
- Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Gustav Fischer, Jena, 1969.
- Kunze G., Schmidt J.C. Mykologische Hefte. V. 1. Leipzig, 1817.
- Larsson K.H. Re-thinking the classification of corticioid fungi. Mycol. Res. 2007. V. 111. P. 1040–1063. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.08.001>
- Lawrey J.D., Binder M., Diederich P. et al. Phylogenetic diversity of lichen-associated homobasidiomycetes. Molec. Phylog. Evol. 2007. V. 44. P. 778–789. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.12.023>
- Lawrey J.D., Zimmermann E., Sikaroodi M. et al. Phylogenetic diversity of bulbil-forming lichenicolous fungi in *Cantharellales* including a new genus and species. The Bryologist. 2016. V. 119. P. 341–349. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.341>
- Lawrey J.D., Sikaroodi M., Gillevet P.M. et al. A new species of bulbil-forming lichenicolous fungi represents an isolated clade in the *Cantharellales*. The Bryologist. 2020. V. 123 (2). P. 155–162. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-123.2.155>
- Linder D.H. Evolution of the *Basidiomycetes* and its relation to the terminology of the basidium. Mycologia. 1940. V. 32. P. 419–447.
- Link H.F. Observationes in ordines plantarum naturales. Dissertatio I. Magazin der Gesellschaft Naturforschenden Freunde Berlin. 1809. V. 3 (1). P. 3–42.
- Link H.F. Caroli a Linné Species Plantarum exhibentes Plantas Rite Cognitas ad Genera Relatas. 1824. V. 6 (1). P. 1–162.
- Linnaeus C. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. T. 2. L. Salm, Holm, 1753.
- Locquin M. Mycologie générale et structurale. Masson, Paris, 1984.
- Lowy B. A new genus of the *Tulasnellaceae*. Mycologia. 1964. V. 56. P. 696–700.
- Mack J., Assabgui R.A., Seifert K.A. Taxonomy and phylogeny of the basidiomycetous hyphomycete genus *Hormomyces*. Fungal Systematics and Evolution. 2021. V. 7. P. 177–196. <https://doi.org/10.3114/fuse.2021.07.09>
- Masumoto H., Degawa Y. *Bryoclavula phycophila* gen. et sp. nov. belonging to a novel lichenised lineage in *Cantharellales* (*Basidiomycota*). Mycol. Progress. 2020. V. 19. P. 705–714. <https://doi.org/10.1007/s11557-020-01588-2>
- Matsushima K., Matsushima T. Fragmenta Mycologica II. Matsushima Mycol. Mem. 1996. V. 9. P. 31–40.
- McNeill J., Turland N.J., Barria F.R. et al. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). Regnum Vegetabile 154. Koeltz Scientific Books, Königstein, 2012.
- Moncalvo J.-M., Nilsson R.H., Koster B. et al. The cantharelloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods. Mycologia. 2006. V. 98 (6). P. 937–948. <https://doi.org/10.1080/15572536.2006.11832623>
- Nagy L.G., Riley R., Tritt A. et al. Comparative genomics of early-diverging mushroom-forming fungi provides insights into the origins of lignocellulose decay capabilities. Mol. Biol. Evol., 2015. V. 33 (4). 959–970. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv337>
- Nilsson R.H., Kristiansson E., Ryberg M. et al. Intraspecific ITS variability in the kingdom *Fungi* as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification. Evolutionary Bioinformatics. 2008. V. 4. P. 193–201. <https://doi.org/10.4137/ebo.s653>
- Oberwinkler F., Riess K., Bauer R. et al. Taxonomic re-evaluation of the *Ceratobasidium* – *Rhizoctonia* complex and *Rhizoctonia butinii*, a new species attacking spruce. Mycol. Progress. 2013. V. 12. P. 763–776. <https://doi.org/10.1007/s11557-013-0936-0>
- Ostrow H., Beenken L. *Hydnum ellipsosporum* spec. nov. (*Basidiomycetes*, *Cantharellales*) – a double of *Hydnum rufescens* Fr. Z. Mykol. 2004. V. 70 (2). P. 137–156.
- Parmasto E. [review.] W. Jülich. Higher Taxa of Basidiomycetes. J. Cramer. Vaduz. 1981: 1–485. Mikologiya i fitopatologiya. 1983. V. 17 (1). P. 73–74.
- Parmasto E. Conspectus systematis Corticiacearum. Inst. Zool. Bot., Tartu, 1968.
- Persoon Ch.H. Mycologia Europea seu completa omnium fungorum in variis europaeae regionibus detectorum enumeratio. I. J. Palm, I. Erlang, 1822.
- Petersen R.H. Notes on clavarioid fungi. VII. Redefinition of the *Clavaria vernalis* (*C. mucida* complex). The American Midland Naturalist. 1967. V. 77. P. 205–221.
- Petersen R.H. Gloeomucro and a note on *Physalacria cinnina*. Mycologia. 1980. V. 72 (2). P. 301–311.
- Pouzar Z. Nova genera macromycetum II. Česká Mykologie. 1958. V. 12 (1). P. 31–36.
- Purtseva N.V., Zmitrovich I.V., Malysheva V.F. Taxonomy and developmental morphology of *Rogersiomyces malaysianus* comb. nov. (*Cantharellales*, *Agaricomycetes*). Botany. 2016. V. 94. P. 579–592. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0240>
- Rinaldi A.C., Comandini O., Kuyper T.W. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. Fungal Diversity. 2008. V. 33. P. 1–45.
- Rogers D.P. A cytological study of *Tulasnella*. Bot. Gaz. 1932. V. 94. P. 86–105.
- Rogers D.P. Notes on the lower basidiomycetes. Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 1935. V. 17 (1). P. 1–43.
- Ryvarden L., Meijer A.A.R. de. Studies in neotropical polypores 14. New species from the state of Paraná, Brazil. Synopsis Fungorum. 2002. V. 15. P. 34–69.
- Schröter J. Kryptogamen-Flora von Schlesien. V. 3-1 (4). Breslau, 1888.
- Shaw D.E. *Ingoldiella hamata* gen. et sp. nov., a fungus with clamp connexions from a stream in north Queensland. Trans. Brit. Mycol. Soc. 1972. V. 59 (2). P. 255–259.
- Swenie R.A., Baroni T.J., Matheny P.B. Six new species and reports of *Hydnum* (*Cantharellales*) from eastern North America. MycoKeys. 2018. V. 42. P. 35–72. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.42.27369>
- Weiss M., Oberwinkler F. Phylogenetic relationships in *Auriculariales* and related groups – hypotheses derived from nuclear ribosomal DNA sequences. Mycol. Res. 2001.

- V. 105 (4). P. 403–415.
<https://doi.org/10.1017/S095375620100363X>
- Weresub L.K., LeClair P.M. On *Papulaspora* and bulbilliferous basidiomycetes *Burgoa* and *Minimedusa*. Can. J. Bot. 1971. V. 49 (12). P. 2203–2213.
- Zhang M., Wang C.-Q., Gan M.-S. et al. Diversity of *Cantharellus* (*Cantharellales*, *Basidiomycota*) in China with description of some new species and new records. J. Fungi. 2022. V. 8 (5). P. 483.
<https://doi.org/10.3390/jof8050483>
- Zmitrovich I.V. Cornerian “*Clavaria*-hypothesis” and the modern phylem of hymenomycetes. In: I Congress of Mycologists of Russia. Abstracts of reports. Moscow, 2002, p. 40.
- Zmitrovich I.V., Wasser S.P. Modern view on the origin and phylogenetics reconstruction of Homobasidiomycetes fungi. In: S.P. Wasser (ed.). Evolutionary theory and processes: Modern Horizons. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht etc., 2004, pp. 230–263.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В. (Bondartseva, Zmitrovich) Род *Botryobasidium* в России // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 4. С. 231–242.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В. (Bondartseva, Zmitrovich) Род *Sistotrema* (*Cantharellales*, *Hydnaceae*) России // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 1. С. 3–15.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В. (Bondartseva, Zmitrovich) Род *Clavulina* (*Cantharellales*, *Hydnaceae*) России // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 6. С. 414–425.
- Змитрович И.В. (Zmitrovich) “*Clavaria*-гипотеза” Корнера и современная филема гименомицетов // I Съезд Микологов России. Тезисы докладов. М., 2002. С. 40.
- Пармасто Э. [рец.] W. Jülich. Higher Taxa of Basidiomycetes. J. Sramer. Vaduz. 1981: 1–485 // Микология и фитопатология. 1983. Т. 17. № 1. С. 73–74.

***Cantharellales*: Taxonomical and Ecological Diversification**

M. A. Bondartseva^{a,#} and I. V. Zmitrovich^{a,##}

^a*Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia*

[#]*e-mail: bondartseva@mail.ru*

^{##}*e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru*

The review is devoted to the taxonomic representation of the *Cantharellales* order in connection with problems of taxonomical history of the group and problems of its ecological diversification. The history of the taxonomy of *Cantharellales* is considered and it is shown that at present the order is limited to no more than 550 species from 31 genera and 5 families: *Aphelariaceae* (*Aphelaria*, *Phaeoaphelaria*, *Tumidapexus*); *Botryobasidiaceae* (*Botryobasidium* with anamorphs, *Suillosporium*); *Ceratobasidiaceae* (*Ceratoporia*, *Ceratobasidium* pr.p., *Rhizoctonia*); *Hydnaceae* (*Bergerella*, *Bryoclavula*, *Bulbilla*, *Burgella*, *Burgellopsis*, *Burgoa*, *Cantharellus*, *Clavulina*, *Craeterellus*, *Gloeomucro*, *Hydnum*, *Ingoldiella*, *Membranomyces*, *Minimedusa*, *Multiclavula*, *Neoburgoa*, *Parastereopsis*, *Repetobasidiellum*, *Rogersiomyces*, *Sistotrema*, *Sistotremella*); *Tulasnellaceae* (*Pseudotulasnella*, *Stilbotulasnella*, *Tulasnella*). The unresolved problems of the *Cantharellales* taxonomy are discussed. The ecomorphological and ecological-trophic diversification of the order is considered. A synopsis of families and genera is given with identification keys and detailed original taxa diagnoses down to the generic level. It is concluded that during the evolution of the order *Cantharellales* and other large groups of *Agaricomycetes*, there is a parallelism associated with the development by fungi of similar adaptive zones that opened up in connection with the Early Cretaceous diversification of the terrestrial biota: the colonization of wood debris with the formation of hypochnoid, corticioid and secondary resupinate forms, forest litter with the formation of clavarioid and ramarioid forms, the development of sporulation within grasses with a reduction of cantarelloid and secondary formation of clavarioid forms, the formation of ectomycorrhizae and orchid mycorrhiza by lignotrophic fungi, colonization of mosses protonemata, films of aerophytic algae, and lichen thalli.

Keywords: cantharellaceous fungi, ecology, identification keys, taxonomy