



doi: 10.15407/ukrbotj74.02.131

## Основні тренди еволюції плодових тіл агарикоміцетів та копріноїдизація як один із них

Микола П. ПРИДЮК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна  
prydiuk@gmail.com

Prydiuk M.P. **Main trends of evolution of fruit bodies in agaricomycetes, with special reference to coprinoidization.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 131–147.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine  
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

**Abstract.** Modern views on existing trends in evolution of agaricomycetes fruit bodies are summarized. The well-known evolutionary trends of basidial mushrooms, gasteromycetization and cyphellization, are outlined. Special attention is paid to coprinoidization, a recently recognized trend of evolution of agaricoid mushrooms. The coprinoidization, an ability of fruit bodies for accelerated ontogeny, which independently evolved in several evolutionary lines of fungi of the order *Agaricales* (families *Agaricaceae*, *Bolbitiaceae* and *Psathyrellaceae*), is a way of adaptation of basidial macromycetes to extreme conditions. It enables them to colonize substrates with considerably fluctuating water content. The most noticeable common feature of coprinoid fruit bodies is their fast autolysis or collapse after sporogenesis. The main morphological changes which make possible such a mode of adaptation as well as its advantages and preferences are considered. It is shown that this way of evolutionary adaptation is the most advantageous for fimicolous macromycetes but is also beneficial for mushrooms growing on other types of substrata. The present data about origin of the first coprinoid taxa of fungi and time of their origin are considered. The presumable connection with expansion of dry open grasslands followed by evolutionary radiation and diversification of large grazing mammals during the Miocene is indicated.

**Keywords:** coprinoidization, fruit bodies morphology, autolysis, evolution

### Вступ

Процеси еволюції плодових тіл у вищих базидіомицетів мають досить складний характер. Агарикоміцети (представники класу *Agaricomycetes* Doweld відділу *Basidiomycota* R.T. Moore) мають складно організовані плодові тіла, проте шляхи їхньої еволюції все ще не повністю зрозумілі для науковців. Навіть всю різноманітність форм їхніх карпофорів непросто умістити в логічну класифікаційну схему. Проте існує кілька штучних схем типіфікації плодоношень вищих базидієвих грибів. Одну з них, найбільш поширену, згідно до якої виділяють такі основні типи карпофорів, як: агарикоїдні, пороїдні, гідноїдні, клаваріоїдні, кортиціоїдні, наземні гастероїдні та підземні гастероїдні (вони ж несправжні трюфелі) (Hibbett, Thorn, 2001) ми використовуємо у даній роботі (рис. 1). Еволюцію плодових тіл базидієвих грибів довгий час вважали досить упорядкованим процесом: із простих

розпростертих павутинчастих форм з часом розвинулися більш складні – агарикоїдні, клаваріоїдні, гастероїдні тощо. Наприклад, схему появи агарикоїдних плодових тіл (так звану "клаваріоїдну" гіпотезу) уявляли так: клаваріоїдні карпофори–гомфоїдні (рамаріоїдні) карпофори–кантарелоїдні карпофори–агарикоїдні карпофори (Zmitrovich, Wasser, 2004).

Сучасні підходи до пошуку дискримінантних елементів морфології показали, що сама по собі форма плодоношення не може бути систематичною ознакою. За допомогою молекулярних методів було виділено вісім головних клад вищих базидієвих грибів, причому в кожній опинилися щонайменше чотири основні морфотипи карпофорів. Лише серед видів *Russuloid*-клади (у більшості сучасних класифікацій – порядок *Russulales* Kreisel ex P.M. Kirk, P.F. Cannon & J.C. David) відомі всі основні морфотипи карпофорів (табл. 1). У той же час серед представників *Euagaricoid*-

© М.П. ПРИДЮК, 2017

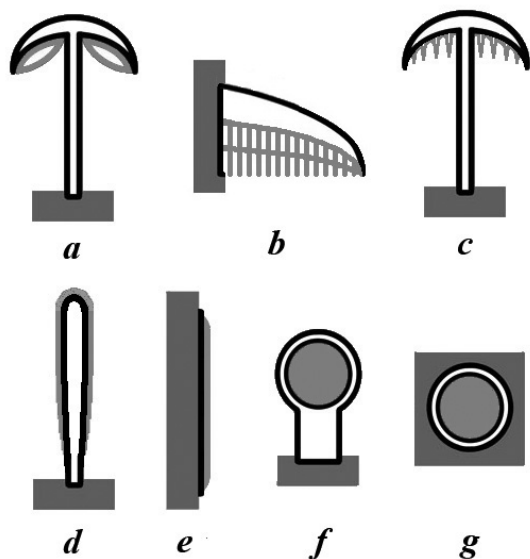


Рис. 1. Основні типи плодових тіл агарикоміцетів: *a* – агарикоїдний; *b* – пороїдний; *c* – гідноїдний; *d* – клаваріоїдний; *e* – кортиціоїдний; *f* – наземний гастероїдний; *g* – підземний гастероїдний. Спороутворювальні частини позначені світло-сірим

Fig. 1. Main types of fruit bodies of agaricomycetes: *a* – agaricoid; *b* – poroid; *c* – hydroid; *d* – clavarioid; *e* – corticioid; *f* – epigeal gasteroid; *g* – hypogeous gasteroid. Spore-forming parts are marked with light grey

Таблиця 1. Розподіл морфотипів плодових тіл серед основних клад агарикоміцетів (Hibbett, Thorn, 2001, з незначними змінами)

Table 1. Distribution of morphotypes of fruit bodies among the main clades of agaricomycetes (Hibbett, Thorn, 2001, with minor changes)

Клада	Типи плодових тіл						
	агарикоїдні	пороїдні	гідноїдні	клаваріоїдні	кортиціоїдні	гастероїдні	
						наземні	підземні
Polyporoid	*	*	*	*	*	*	—
Euagaricoid	*	*	—	*	*	*	*
Boletoid	*	*	*	—	*	*	*
Telephoroid	*	*	*	*	*	—	—
Russuloid	*	*	*	*	*	*	*
Hymenochaetoid	*	*	*	*	*	—	—
Cantharelloid	*	—	*	*	*	—	—
Gomphoid	*	—	*	*	*	—	*

клади повністю відсутні гідноїдні карпофори, в Cantharelloid- та Telephoroid-клади – гастероїдні, і так далі (Hibbett, Thorn, 2001). Це робить очевидним припущення, що в процесі еволюції одні й ті ж типи плодових тіл формувалися в різних групах грибів незалежно. Якими саме шляхами відбувалася еволюція вищих базидієвих, встановити складно. Втім з появою молекулярних методів вдалося встановити кілька цікавих фактів. Так, підтверджено, що вихідним, найбільш примітивним типом плодових тіл базидіальних макроміцетів, були розпростерті павутинчасті та кіркоподібні карпофори з гладеньким гіменієм. Доведено також, що в цілому еволюційні процеси ведуть до ускладнення будови карпофорів (Hibbett, Binder, 2002). Одночасно були одержані переконливі свідчення про існування явища вторинного спрощення будови карпофорів, чим пояснюється наявність розпростертих форм у різних неспоріднених групах агарикоміцетів. Було також встановлено, що явища паралелізму та конвергенції – звичайна річ серед вищих грибів. У цілому ж, еволюція плодових тіл у вищих гіменоміцетів виявилася настільки запутаною, що це надзвичайно об'ємне питання потребує для висвітлення більших обсягів, аніж дозволяє ця стаття. Тому в даній роботі переважно будуть розглянуті проблеми еволюції карпофорів представників порядку *Agaricales* Underw. (тобто евагарикальної класи), хоча за необхідності будуть залучатися і факти щодо еволюції інших клад агарикоміцетів.

Для більшості представників вказаної класи характерні агарикоїдні плодові тіла (діляться на шапинку та ніжку, з пластинчастим гіменофором), проте кілька молекулярних студій (Hibbett et al., 1997b; Moncalvo et al., 2002; Larsson et al., 2004; Matheny et al., 2006; Hibbett, 2004, 2007) продемонстрували два важливих факти: а) не всі види з агарикоїдними карпофорами належать виключно до неї; б) в її складі відомо чимало представників з іншими типами плодових тіл (табл. 1). Таксони з агарикоїдними карпофорами відомі, наприклад, серед представників Russuloid (роди *Lactarius* Pers. і *Russula* Pers.), Boletoid (*Gomphidius* Fr. та *Paxillus* Fr.), Cantharelloid (*Cantharellus* Adans. ex Fr.) та деяких інших клад (табл. 1). Це свідчить про те, що агарикоїдні плодові тіла незалежно утворювалися в межах класу *Agaricomycetes* щонайменше кілька разів (Hibbett et al., 1997b). І не виключено, що шляхи їхньої еволюції в кожному випадку були відмінними. Поки що вони достеменно не відомі.

Аналогічні результати були одержані й для грибів з гастероїдними, цифелоїдними та розпростертими плодовими тілами (Peintner et al., 2001; Bodensteiner et al., 2004; Larsson et al., 2004; Binder et al., 2005). Таким чином, морфологія карпофорів виявилася надзвичайно пластичною еволюційною ознакою і часто не може слугувати надійним філогенетичним індикатором. Проте вдалося встановити, що найближчий спільний предок видів порядку *Agaricales* мав агарикоїдне плодове тіло з пластинчастим гіменофором (Hibbett et al., 1997b), а також був сапротрофом або паразитом з одноядерними безбарвними спорами (Matheny et al., 2006). Зважаючи на те, що серед представників порядку відомі інші типи карпофорів (табл. 1), їх можна сміливо вважати похідними від агарикоїдного, принаймні в межах евагарикоїдної кладі. Оскільки у більшості філогенетичних дерев порядку *Agaricales* у базальній їхній частині, як правило, опиняються види родини *Hygrophoraceae* Lott, гіпотетичний спільний предок видів евагарикоїдної кладі, ймовірно, був дещо подібним до них.

Подальша еволюція агарикоїдних грибів має ряд цікавих аспектів, серед яких на особливу увагу заслуговує еволюція їхніх спор. Загалом представники порядку *Agaricales*, як й інші організми, намагаються охопити якомога більше число екологічних ніш, що призводить до існування їх у суворих умовах, наприклад в аридних. Це досягається різними способами, кожен з яких включає низку морфологічних змін на макро- та мікроскопічному рівнях. Якщо на макрорівні одним із способів адаптації до суворих умов є розвиток особливих типів карпофорів (наприклад, закритих або підземних), то на мікрорівні найбільш важливим є поява спор, краще пристосованих до суворих умов. Як вважають агарикологи, вкрай важливою якістю спор є їхня стійкість до несприятливих зовнішніх факторів, зокрема висихання, механічних пошкоджень, дії ультрафіолетового випромінювання тощо (Clémenton, 2004). Згідно з дослідженнями показники живучості спор (тобто здатність до проростання) на порядок вищі у видів з товстостінними та темнозбарвленими спорами. Встановлено, що безбарвні тонкостінні спори видів роду *Mycena* (Pers.) Roussel зберігають здатність до проростання лише протягом лічених днів (Clémenton, 2004). У той же час темнозбарвлені товстостінні спори виживали від 8 місяців у роду *Suillus* (Haller) Kuntze (Fries,

1943) до 3-х років у *Conocybe* Fayod (Watling, 1963) та 9 років – у *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm. (Sussman, 1968). Таким чином наявність спор із потовщеними та забравленими стінками видається вочевидь прогресивною ознакою. Деякі дослідники давно вважали таксони агарикоміцетів з безбарвними тонкостінними спорами більш примітивними і розміщували їх ближче до кореня філогенетичного дерева *Agaricales* s. l. (Kühner, 1980; Oberwinkler, 1982). Молекулярно-філогенетичні методи аналізу засвідчили їхню правоту. Нагадаймо, що найближчий спільний предок агарикальних грибів мав саме безбарвні спори (Matheny et al., 2006). Пізніше науковці, вивчаючи кореляцію між морфологією спор та положенням таксонів, на молекулярно-філогенетичних деревах одержали надзвичайно цікаві дані (Garnica et al., 2007), дивись рис. 2. За результатами їхніх досліджень, поява товстостінних пігментованих спор була однією з ключових подій в еволюції грибів Euagaricoid-кладі. Представники останньої змогли зайняти велику кількість досі недоступних екологічних ніш внаслідок більшої стійкості товстостінних та темнозбарвлених спор до висихання, механічних пошкоджень, а також хімічних впливів. Останній чинник (здатність спор витримувати перебування в кишечнику тварин) був важливим при освоєнні такого своєрідного типу субстрату, як екскременти травоядних тварин. Безумовно, потовщені стінки спор спричинили й деякі незручності для грибів, зокрема для полегшення проростання довелося розвинути так звані ростові пори. Це місця (розташовані здебільшого на верхівці спори), де оболонка останніх дещо тонша. З рис. 2 видно, що більшість темноспорових агарикоїдних таксонів родин *Agaricaceae* Chevall., *Bolbitiaceae* Singer, *Cortinariaceae* R. Heim ex Pouzar, *Hydnangiaceae* Gaum. & C.W. Dodge, *Inocybaceae* Jülich, *Psathyrellaceae* Vilgalys, Moncalvo & Redhead та *Strophariaceae* Singer & A.H. Sm. колись давно мали спільного предка. Їх можна сміливо вважати представниками найбільш прогресивної еволюційної лінії грибів Euagaricoid-кладі. Слід зазначити, що товстостінні спори (часом з пігментованими стінками) розвинулися незалежно і в деяких інших таксонів кладі. Це зокрема роди *Fayodia* Kühner, *Leucocortinarius* (J.E. Lange) Singer, *Pluteus* Fr., *Volvariella* Speg. і *Ripartites* P. Karst. Судячи з усього, вони представляють кілька конвергентних еволюційних ліній (Garnica et al., 2007). Варто також згадати,

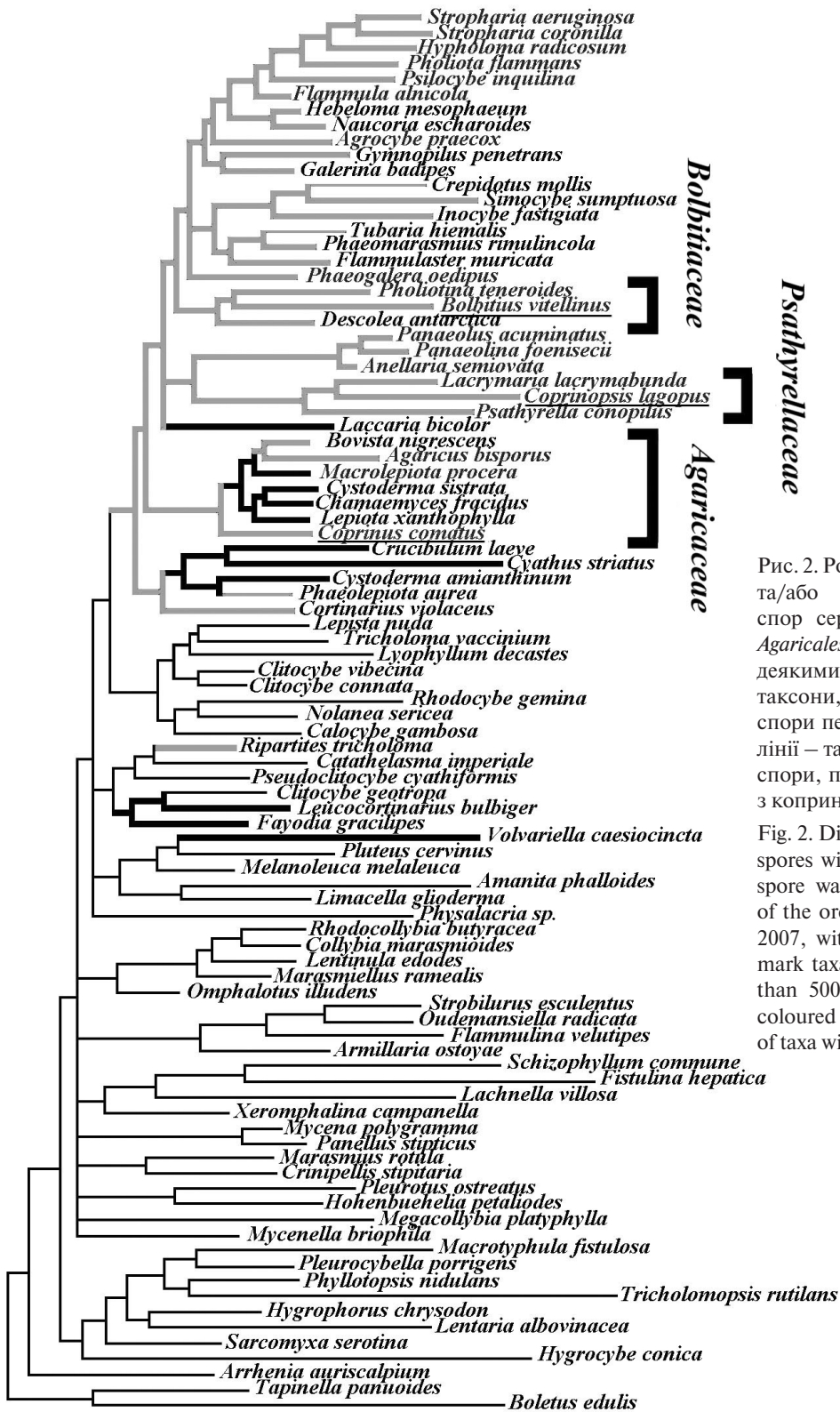


Рис. 2. Розподіл видів з потовщеними та/або забарвленими стінками спор серед представників порядку Agaricales (Garnica et al., 2007, з деякими змінами): товсті лінії – таксони, в яких товщина стінки спори перевищує 500 нм, світло-сірі лінії – таксони, що мають забарвлені спори, підкреслені – назви таксонів з коприніодними карпофорами

Fig. 2. Distribution of species possessing spores with thickened and/or coloured spore walls among the representatives of the order Agaricales (Garnica et al., 2007, with some changes): thick lines mark taxa with the spore walls thicker than 500 nm, grey lines – taxa with coloured spore walls, underlined names of taxa with coprinoid fruit bodies



що поза межами евагарикальної класи тенденція до утворення темних та товстостінних спор теж широко розповсюджена. У багатьох інших класах (руссолоїдній, телефороїдній, болетоїдній та ін.) товстостінні та темнозбарвлені спори з'явилися незалежно внаслідок конвергенції.

Повернувшись до еволюції плодових тіл грибів порядку *Agaricales*, можна константувати, що нинішнє різноманіття їхніх карпофорів можна умістити в кілька основних еволюційних трендів. Найбільш відомими з них є гастероміцетизація (утворення закритих, часто підземних плодових тіл) та цифелізація (формування кубкоподібних карпофорів з гладеньким гіменофором внаслідок редукції агарикоїдних плодових тіл). Вони також характерні для порядків *Boletales* E.-J. Gilbert та *Russulales*, як було продемонстровано М. Біндером та А. Брезінські (Binder, Bresinsky, 2002). Нещодавно дослідники почали виділяти в окремий тренд також копріноїдизацію. На останньому зупинимося докладніше.

Процес формування гастероїдних карпофорів (який тепер називають гастероміцетизацією) у порядку *Agaricales* прекрасно демонструє поширення явищ паралелізму та конвергенції в еволюції плодових тіл грибів (Hibbett et al., 1997b; Bruns et al., 1998; Binder, Bresinsky, 2002). Переважна більшість гастероїдних форм розвинулася із агарикоїдних попередників унаслідок процесів, об'єднаних під спільною назвою "секотіоїдного синдрому" (Thiers, 1984), хоча процеси гастероміцетизації ним не обмежуються. Цей синдром, згідно до гіпотези Х.Д. Тірса, є результатом пристосування агарикоїдних видів до посушливих умов внаслідок розвитку закритих карпофорів. Це відбувається як внаслідок зростання країв шапинки з ніжкою, так і в результаті посиленого розвитку загального покривала. Проміжною еволюційною ланкою виступають так звані секотіоїдні карпофори (рис. 3, *b, c, d*). Вони зберігають загальний агарикоїдний тип будови, проте їхній гіменій зазвичай залишається закритим навіть після повного дозрівання спор. Гіменофор може зберігати пластинки (хоча вони нерідко деформовані або зростаються між собою), а може бути повністю перетворений на комірчасту глебу. При цьому поступово втрачається здатність до активного відокремлення базидіоспор. Кінцевим результатом вважають види з повністю закритим та видозміненим гіменієм, перетвореним на глебу. Остання має більш-менш од-

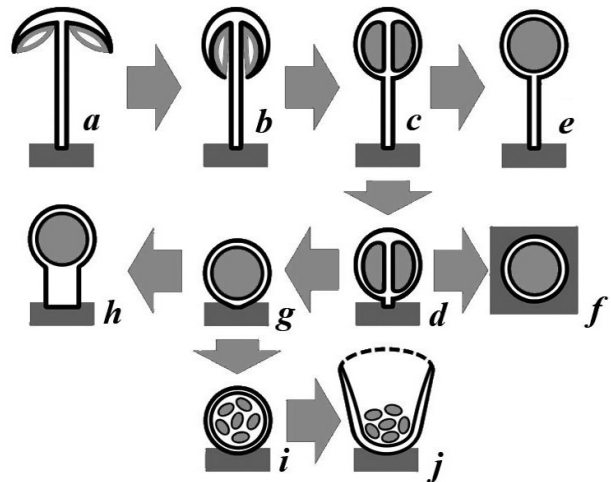


Рис. 3. Схема процесів гастероміцетизації на прикладі родини *Agaricaceae*: *a* – агарикоїдне плодове тіло; *b, c, d* – секотіоїдні плодові тіла; *e* – наземне гастероїдне плодове тіло *Tulostoma*-типу; *f* – підземне гастероїдне плодове тіло; *g* – наземне гастероїдне плодове тіло *Bovista*-типу; *h* – наземне гастероїдне плодове тіло *Lycoperdon*-типу; *i* – наземне гастероїдне плодове тіло *Mycocalia*–*Nidularia*-типу; *j* – наземне гастероїдне плодове тіло *Crucibulum*–*Syathus*-типу. Спороутворювальні частини позначені світло-сірим

Fig. 3. A scheme of gasteromycetization processes in the family *Agaricaceae*: *a* – agaricoid fruit body; *b, c, d* – secotioid fruit bodies; *e* – epigeal gasteroid fruit body of *Tulostoma*-type; *f* – hypogeous gasteroid fruit body; *g* – epigeal gasteroid fruit body of *Bovista*-type; *h* – epigeal gasteroid fruit body of *Lycoperdon*-type; *i* – epigeal gasteroid fruit body of *Mycocalia*–*Nidularia*-type; *j* – epigeal gasteroid fruit body of *Crucibulum*–*Syathus*-type. Spore-forming parts are marked with light grey

норідну структуру. Будова гастероїдних карпофорів у різних родів буває дуже відмінною навіть у межах однієї родини, а в межах класу *Agaricomycetes* у цілому їхнє різноманіття просто вражає.

Приклад різноманітності гастероїдних карпофорів, а саме процесів гастероміцетизації в межах родини *Agaricaceae* подано на рис. 3. Вихідний тип – агарикоїдний – на прикладі роду *Lepiota* (Pers.) Gray. Із нього еволюціонували види з секотіоїдними плодовими тілами – секотіоїдні види, наприклад види роду *Podaxis* Desv. (рис. 3, *b*). Від них можна досить легко вивести низку гастероїдних видів (Binder, Bresinsky, 2002). Так, у роді *Tulostoma* Pers. (рис. 3, *e*) карпофор зберігає довгу ніжку, але замість шапинки сформувалася округла голівка, заповнена спороносною глебою. Схожу будову має рід *Battarrea* Pers.,

який, проте, відрізняється низкою особливостей, зокрема наявністю добре розвиненого загального покривала. Від секотіюїдних попередників, які, на відміну від *Tulostoma*, поступово втратили ніжку, можна вивести такі роди, як *Bovista* Pers. (рис. 3, *g*) або *Lycoperdon* Pers. (рис. 3, *h*). Представники вказаних родів пристосувалися поширювати зрілі спори через отвір в оболонці плодового тіла внаслідок деформації карпофорів за дії механічних факторів. Хмарки спор випорскуються в повітря, коли на плодове тіло хтось наступає, або якщо воно деформується під ударами крапель дощу. Цікаво, що рід *Langemannia* Rostk., який на перший погляд має плодове тіла, аналогічні таким у роду *Bovista*, спори розповсюджує інакше. У його карпофорів екзоперидій не утворює отворів, а розпадається на великі луски й поступово повністю зникає, оголюючи округлу мочалкоподібну глебу. Остання відривається від ґрунту та вільно перекочується під дією вітру подібно перекоти-полю, одночасно розсіюючи спори. Своєрідну внутрішню будову мають види родів *Nidularia* Bull. і *Mycocalia* J.T. Palmer (рис. 3, *i*). Вони, очевидно, є наступною стадією трансформації плодових тіл наґрунтових гастероміцетів. У них глеба трансформована в кілька округлих тілець (перидіолей), в яких упаковані спори. Перидіолі звільняються після руйнування оболонки плодових тіл, і, очевидно, розносяться водою та вітром. Спори вивільняються після руйнування перидіолей. У більш еволюційно просунутих родів *Crucibulum* Tul. & C. Tul. і *Cyathus* Haller (рис. 3, *j*) перидіолі знаходяться в чашоподібних карпофорах, зтягнутих тонкою мембраною. Останню легко руйнують удари дощових крапель, вони ж "виплескують" перидіолі назовні, сприяючи їхньому поширенню. Останні два типи гастероїдних карпофорів (рис. 3, *i*, *j*) вже не можна прослідкувати від секотіюїдного попередника без залучення додаткових проміжних стадій (Binder, Bresinsky, 2002). Таким чином, навіть у межах однієї родини еволюція гастероїдних карпофорів має досить складний характер, а на рівні класу *Agaricomycetes* він ще складніший. Надалі стане ясно, що не всі гастероїдні таксони можна вважати результатом "секотіюїдного синдрому", який широко розповсюджений у межах порядку *Agaricales*. У більшості його родин можна знайти по кілька секотіюїдних представників. Існують достовірні свідчення про те, що в межах класу *Agaricomycetes* процеси гастероміцетизації шапин-

кових карпофорів продовжуються і нині. Так, з використанням методів молекулярної філогенії (Baura et al., 1992) було доведено, що північноамериканський вид із секотіюїдними карпофорами *Gastrosporella laricinus* (Singer & Both) Thiers (порядок *Boletales*) є прямим нащадком шапинкового гриба *Suillus grevillei* (Klotzsch: Fr.) Singer. За даними авторів, ця мутантна популяція з'явилася порівняно нещодавно, приблизно за 60 років до початку їхніх досліджень. Г. Баура зі співавторами (Baura et al., 1992) вважають, що поява секотіюїдних представників серед агарикоміцетів досить звичайна річ, проте більшість з них еволюційно не надто успішні й досить швидко зникають у результаті негативного відбору. Схоже, що лише незначна їхня частина проходить "шийку пляшки" і дає початок справжнім гастероміцетним таксонам. Очевидно, на певному етапі еволюції секотіюїдні види втрачають переваги агарикоїдних видів, не набувши більшості корисних гастероміцетних адаптацій. Додатковим свідченням широкого розповсюдження процесів гастероміцетизації є факт наявності окремих секотіюїдних представників у межах родів, в яких більшість видів має типові агарикоїдні плодове тіла. У минулому ці секотіюїдні види навіть виділяли в окремі роди, проте нині доведено їхню близьку генетичну спорідненість з характерними шапинковими видами. В межах порядку *Agaricales* у якості прикладу можна згадати *Agaricus aridicola* Geml, Geiser & Royse (раніше *Gyrophragmium dunalii* (Fr.) Zeller), *Amanita torrendii* Justo (в минулому *Torrendia pulchella* Bres.) або *Chlorophyllum agaricoides* (Czern.) Vellinga (колишній *Endoptychum agaricoides* Czern.).

Проте незважаючи на широке розповсюдження секотіюїдних таксонів, далеко не всі гастероїдні з'явилися із залученням секотіюїдних проміжних ланок. Прекрасним прикладом є морський гастероміцет *Nia vibrissa* R.T. Moog & Meyers (*Agaricales*, *Niaceae*). Він має округлі або кулясті плодове тіла, заповнені гомогенною глебою, розвивається на занурених у воду фрагментах деревини. Його поява, судячи з отриманих наукових даних (Binder et al., 2001), стала наслідком процесів так званої цифелізації агарикоїдних карпофорів (Moncalvo et al., 2002). Цей еволюційний тренд представляє собою явище вторинного спрощення шапинкових грибів (рис. 4, *a*). Через проміжні ланки з ексцентричними (рис. 4, *b*), боковими (рис. 4, *c*) та відсутніми ніжками утворюються кубко- або дзвоникоподібні плодове тіла з гладеньким гіменієм (Donk, 1959,

1964; Singer, 1986). Вони прикріплені до субстрату верхівкою та спрямовані розтрубом донизу (рис. 4, *d, e*). Цифелоїдні гриби визнаються поліфілетичною групою (Donk, 1959, 1964, 1971; Agerer, 1978; Singer, 1986), а процеси цифелізації зареєстровані не лише серед представників порядку *Agaricales*, а й в Polyporoid- та Hymenochaetoid-кладах (Moncalvo et al., 2002). Еволюція такого пристосування не повністю зрозуміла і полягає, можливо, у більш швидкому розвитку спрощених плодових тіл, а також у менших енергетичних затратах на їхнє утворення. Цікаво, що майже всі цифелоїдні види є ксилотрофами, очевидно, що для представників цієї еколого-трофічної групи цифелізація найбільш вигідна. Подальша еволюція грибів з такого роду карпофорами може призвести до появи своєрідних форм. Наприклад, коли отвір цифелоїдного плодового тіла повністю заростає, утворюється гастероїдне плодове тіло (рис. 4, *f*). Саме таким, схоже, було походження *Nia vibrissa*, що підтверджено молекулярними методами дослідження (Binder et al., 2001). Крім того, у деяких таксонів цифелоїдних грибів карпофори мають тенденцію зливатися до купи, утворюючи похідні форми досить незвичайної будови. У найпростішому випадку вони просто ростуть на спільній міцеліальній основі, наприклад, як у роду *Rectipilus* Agerer (рис. 4, *g*), а у більш складних випадках можуть зростатися між собою. Такі збірні плокові тіла можуть нагадувати зовні плевротоїдні, як у *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. (рис. 4, *h*), або пороїдні *Fistulina hepatica* (Schaeff.: Fr.) Fr. (рис. 4, *i*), хоча їхня схожість суто зовнішня, приклад конвергентної еволюції. Існує ще низка гастероїдних форм, походження яких нам поки незрозуміле, проте воно вочевидь не є наслідком секотіоїдного синдрому або цифелізації. Хороший приклад останніх – роди *Clathrus* P. Micheli ex L., *Mutinus* Fr., *Phallus* Junius ex L. та їм подібні (порядок *Phallales* E. Fisch.).

Ще один еволюційний тренд, характерний для грибів з агарикоїдними карпофорами, був виділений досить недавно. Він став наслідком вивчення таксонів шапинкових грибів, що мали властивість до швидкого автолізу після дозрівання спор. Такі таксони були відомі здавна, проте лише в останні роки привернули особливу увагу мікологів. При детальному дослідженні грибів з такого роду карпофорами виявилось, що вони мають багато спільних морфологічних рис на макро- та мікрорівнях. Дослідники звернули увагу на види, які мали

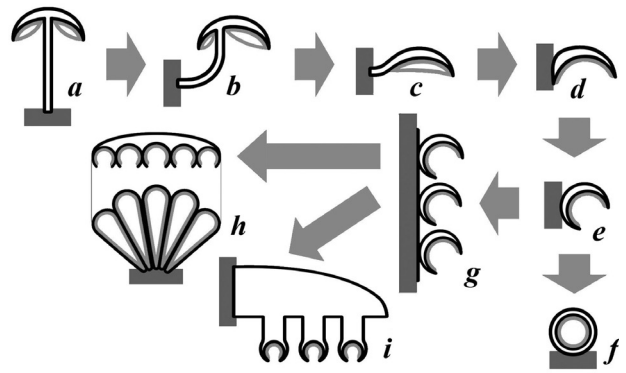


Рис. 4. Схема процесів цифелізації на прикладі порядку *Agaricales*: *a, b* – агарикоїдні плокові тіла; *c* – плевротоїдне плодове тіло; *d, e* – цифелоїдні плокові тіла; *f* – гастероїдне плодове тіло; *g* – збірне цифелоїдне плодове тіло *Rectipilus*-типу; *h* – збірне цифелоїдне плодове тіло *Schizophyllum*-типу; *i* – збірне цифелоїдне плодове тіло *Fistulina*-типу. Спороутворювальні частини позначені світло-сірим

Fig. 4. A scheme of cyphellization processes in the order *Agaricales*: *a, b* – agaricoid fruit bodies; *c* – a pleurotooid fruit body; *d, e* – cyphelloid fruit bodies; *f* – a gasteroid fruit body; *g* – a combined cyphelloid fruit body of *Rectipilus*-type; *h* – a combined cyphelloid fruit body of *Schizophyllum*-type; *i* – a combined cyphelloid fruit body of *Fistulina*-type. Spore-forming parts are marked with light grey

аналогічні морфологічні риси, хоча не проявляли здатності до класичного автолізу (натомість їхні карпофори швидко зав'ядали та колапсували після дозрівання спор). Головною особливістю всіх цих таксонів виявився надзвичайно швидкий розвиток карпофорів та короткий термін їхнього існування. Учені дійшли висновку, що утворення таких короткоживучих карпофорів – це один із способів адаптації макроміцетів до суворих природних умов, і його можна вважати однією із тенденцій еволюції агарикоїдних грибів (Hopple, Vilgalys, 1999; Hibbet, Binder, 2002; Hibbet, 2004; Nagy et al., 2011). Як вважають науковці, такі гриби є свого роду аналогом рослин-ефемероїдів, які здатні використовувати короточасні моменти сприятливих природних умов для плодоношення. Для цього способу спеціалізації карпофорів був нещодавно запропонований термін "копріноїдизація", а плокові тіла відповідної будови отримали назву копріноїдних (Nagy et al., 2009, 2010, 2011; Tóth et al., 2013). Загалом карпофори такого типу зареєстровані в трьох родинях: *Agaricaceae*, *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* (в минулому *Coprinaceae*) (рис. 2), а саме в ро-

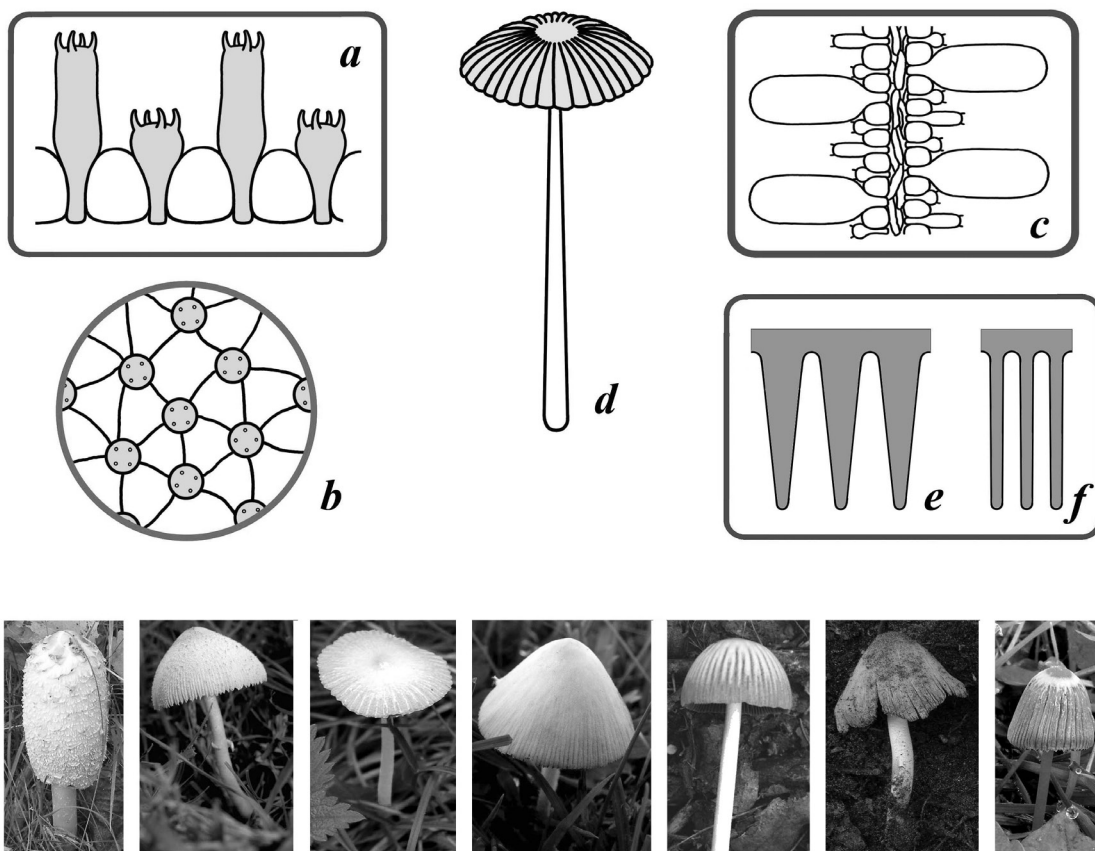


Рис. 5. Характерні морфологічні ознаки копріноїдних таксонів, а також приклади грибів з такими плодовими тілами: *a* – біморфічні базидії; *a, b* – об'ємні псевдопарафізи; *c* – великі тонкостінні гіменіальні цистиди; *d* – тендітне плодове тіло з радіально-складчастою шапінкою; *e* – поперечний зріз через пластинки некопріноїдного карпофора; *f* – поперечний зріз через пластинки копріноїдного карпофора; *g* – приклади деяких видів з копріноїдними карпофорами (зліва направо) – *Coprinus comatus*, *Leucocoprinus birnbaumii*, *Bolbitius titubans*, *Conocybe albipes*, *Coprinellus impatiens*, *Coprinopsis insignis*, *Parasola leiocephala*

Fig. 5. Characteristic morphological features of coprinoid taxa and examples of fungi with such fruit bodies: *a* – bimorphic basidia; *a, b* – presence of voluminous pseudoparaphyses; *c* – large thin-walled hymenial cystidia; *d* – slender fruit body with radially plicate pileus; *e* – cross section through lamellae of non-coprinoid carpophore; *f* – cross section through lamellae of coprinoid carpophore; *g* – examples of some species with coprinoid fruit bodies: (from left to right) – *Coprinus comatus*, *Leucocoprinus birnbaumii*, *Bolbitius titubans*, *Conocybe albipes*, *Coprinellus impatiens*, *Coprinopsis insignis*, *Parasola leiocephala*

дах *Bolbitius* Fr., *Conocybe* Fayod (секція *Candidae* Singer), *Coprinellus* P. Karst., *Coprinopsis* P. Karst., *Coprinus* Pers., *Galerella* Earle, *Leucocoprinus* Pat. та *Parasola* Redhead, Vilgalys & Hoppole (Johnson, 1999; Padamsee et al., 2008; Nagy et al., 2009, 2010, 2011, 2012; Tóth et al., 2013). Всі копріноїдні таксони мають спори з потовщеними та (за винятком роду *Leucocoprinus*) забарвленими стінками (рис. 2), і як правило, мають пору проростання.

Дослідники виділили такі морфологічні особливості (рис. 5), характерні для копріноїдних плодових тіл:

- утворення біморфічних базидій, які значно відрізняються за розмірами;
- розвиток замість базидіолей об'ємних псевдопарафіз, які відділяють базидії одну від одної;
- формування тонкостінних гіменіальних цистид великого розміру;
- відносно тендітні карпофори з радіально-складчастою шапінкою та тонкими пластинками (Nagy et al., 2010, 2011).

Необхідно окремо виділити таку спільну рису більшості копріноїдних таксонів, як малі розміри та тендітність їхніх карпофорів. Наприклад, тов-



щина м'якоті шапинки у більшості видів не перевищує 1 мм. Навіть трама пластинок, як правило, сильно редукована, через що бічні поверхні останніх практично паралельні (рис. 5, *f*) на відміну від некоприніодних таксонів, у яких пластинки на зрізі мають клиноподібну форму (рис. 5, *e*).

Практична суть всіх цих змін – забезпечити дуже швидке плодоношення з одночасним дозріванням спор. Швидкий розвиток плодових тіл – це головна вигода від коприніодизації. Для грибів посушливих місцезростань з постійними коливаннями рівня зволоженості субстратів критично важливо досягнути стадії зрілості плодового тіла, достатньої для ефективного розповсюдження спор, перш ніж висихання карпофора завадить спорношенню. Коприноїдні гриби в цьому відношенні просунулися дуже далеко. У деяких копротрофних представників роду *Coprinellus* весь цикл від появи примордія до спорношення займає лічені години. Безумовно, не у всіх коприніодних видів онтогенез настільки швидкий, проте їхні плодові тіла часто існують не довше 1–2 діб. Наприклад, для *Conocybe albipes* (G.H. Otth) Hauskn., коприніодного представника роду *Conocybe*, у Великій Британії були отримані такі погодинні дані щодо термінів існування карпофорів: зачатки плодових тіл реєструють увечері близько 20:00; протягом ночі останні повністю формуються, але спори на них починають утворюватися лише наступного ранку близько 8:00; з 9:00 до 11:00 відбувається спорношення, а опісля плодове тіло досить швидко зав'ядає та частково розпливається, швидко повністю колапсуючи (Hallen et al., 2003).

Варто пояснити, яким чином морфологічні особливості коприніодних грибів сприяють швидкому плодоношенню. Відомо, що агарикоїдні карпофори кардинально відрізняються за способом росту від афілофороїдних. В останніх розміри збільшуються головним чином внаслідок клітинного поділу, поступово наростаючи по краю (це добре помітно з того, як вони обростають сторонні предмети – гілочки, травинки тощо). На відміну від них плодове тіла агарикоїдного типу ростуть переважно внаслідок швидкого збільшення розмірів клітин зачатку карпофора (примордія), практично без подальшого їхнього поділу. Сторонні предмети вони не обростають, а відсувають їх убік. У коприніодних таксонів цей спосіб росту досяг свого апогею, а всі названі вище їхні характерні морфологічні ознаки сприяють карди-

нальному збільшенню швидкості розвитку плодових тіл (Kües, 2000; Nagy et al., 2011). При цьому вкрай важливим аспектом є забезпечення по можливості одномоментного дозрівання базидіоспор. У некоприніодних видів базидії формують спори не одночасно, а по чергово впродовж кількох діб. Базидії, що вже відкинули спори, колапсують, їх замінюють нові, розвиваючись із сусідніх базидіолей. У такому випадку нема проблем з наявністю вільного простору для зріючих спор. Зовсім інша справа, коли спори на сусідніх базидіях дозрівають одночасно. Тоді для їхнього нормального розвитку та вільного відділення необхідно розділити сусідні базидії в горизонтальній площині, для чого і слугують об'ємні псевдопарафізи. Схожій меті слугує формування біморфічних базидій, яке дозволяє рознести області дозрівання спор не лише в горизонтальній, а й у вертикальній площинах. Об'ємні цистиди при цьому не дають тісно упакованим у примордії пластинкам злипатися, забезпечуючи наявність між пластинками простору для активного відокремлення базидіоспор. Існує гіпотеза (Kües, 2000), що великі цистиди та псевдопарафізи можуть відігравати роль резервуарів для ензимів, необхідних для автолізу. Що стосується останнього, то форма радіально-складчастої парасолькоподібної шапинки є найвигіднішою для швидкого її розкриття в процесі онтогенезу. Слід відмітити ще одну характерну рису коприніодних карпофорів – більшу "рихлість" їхніх "тканин". Досліджуючи їхню будову, легко помітити, що в "тканинах" присутня значно більша частка великих балоніподібних клітин зі збільшеним внутрішнім об'ємом порівняно з такими у плодових тіл видів грибів, не схильних до автолізу або колапсу. Переважно це стосується шапинки, особливо пластинок, їхня трама редукована до можливої крайньої межі, фактично являючи собою вузький прошарок між гіменіальними поверхнями (рис. 5, *c*, *f*), меншою мірою – ніжки, оскільки вона має зберігати жорсткість, достатню для утримання ваги шапинки. Все це дозволяє коприніодним карпофорам швидше досягати максимальних розмірів, причому з мінімальними енергетичними затратами. Співвідношення між масою спор і рештою плодового тіла у коприніодних та некоприніодних видів завжди буде на користь перших. Це вкрай важливо для видів, що розвиваються в суворих умовах, а таким, які зростають у більш сприятливих, дає низку переваг.

Ще одна важлива риса коприніодних макроміцетів – менший ризик пошкодження карпофорів тваринами (комахами та іншими дрібними безхребетними). Гриби по-різному борються із цим фактором, а значна частина видів (особливо підземних гастеріодних таксонів) явно пристосувалися до розповсюдження спор тваринами, що поїдають їхні плодові тіла. Інші макроміцети утворюють достатньо крупні або жорсткі плодові тіла, які важко з'їсти за короткий проміжок часу, і тому встигають розповсюдити спори. Що стосується коприніодних грибів, то вони зазвичай просто встигають відплодоносити раніше, ніж тварини пошкодять їхні карпофори.

Процес автолізу карпофорів після спороношення значною мірою залишається загадкою. Науковцям досі не зрозуміло, які саме еволюційні переваги він надає (Redhead et al., 2001; Nagy et al., 2009). Не виключено, що це просто побічний наслідок фізіологічних змін, необхідних для збільшення швидкості онтогенезу плодових тіл у цих грибів. Проте цілком ймовірно, що він має і певні адаптивні функції. Так, наприклад, можна припустити, що напіврідка слизиста суспензія спор, що залишається після автолізу плодових тіл *Coprinellus*, *Coprinopsis* та *Coprinus*, може приваблювати комах, які надалі розноситимуть спори на лапках. Крім того, така суспензія легко прилипає до стебел рослин, що ростуть по сусідству. Так спори цих грибів потрапляють разом зі з'їденою травою до шлунку трав'янистих тварин, які таким чином сприяють їхньому поширенню. Варто нагадати, що всі коприніодні види мають спори з потовщеними оболонками (рис. 2), а тому здатні витримувати перебування у шлунковому тракті трав'янистих тварин без шкоди для себе. Ця здатність особливо вигідна для копротрофних представників групи, оскільки їхні спори відразу опиняються на придатному для розвитку субстраті.

Загалом, для коприніодних таксонів характерні такі ознаки: дрібні тендітні карпофори з радіально-складчастою шапинкою, швидкий розвиток та короткий термін існування плодових тіл, швидкий автоліз останніх після спороношення, темнозабарвлені товстостінні спори з порою проростання, біморфічні базидії, псевдопарафізи та великі товстостінні цистиди в гіменії. Проте не в усіх коприніодних родів наявні одночасно всі перераховані вище ознаки "коприніодності". Так, представники роду *Coprinus* s. l. та деякі види роду

*Coprinopsis* (*C. atramentaria* (Bull.: Fr.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *C. picacea* (Bull.: Fr.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *C. insignis* (Peck) Redhead, Vilgalys & Moncalvo тощо) мають досить великі плодові тіла (діаметр шапинки зазвичай перевищує 5 см). У роду *Leucocoprinus* спори безбарвні. У *Bolbitius*, *Conocybe*, *Galerella* та *Leucocoprinus* відсутні біморфічні базидії, а коприніодні представники роду *Conocybe* не мають ані біморфічних базидій, ані великих об'ємних цистид. Ступінь автолізу плодових тіл теж відрізняється у різних таксонів, наприклад у деяких представників родів *Parasola* та *Coprinellus* карпофори швидко колапсують після дозрівання, але не розпливаються в рідину. Більш того, існує думка, що автоліз плодових тіл у останніх може мати іншу фізіологічну природу (наприклад, є результатом бактеріальної активності) ніж у таксонів *Coprinus* s. l., у яких він є результатом дії спеціальних внутрішньоклітинних ферментів, у пешу чергу хітинази (Hallen et al., 2003). Практично всі ознаки коприніодності наявні лише у представників *Coprinus* s. l. (*Coprinellus*, *Coprinopsis*, *Coprinus* і *Parasola*). Так чи інакше, науковці (Tóth et al., 2013) схильні відносити до коприніодних всі види агарикоїдних грибів, які мають більшу частину названих вище ознак. Загалом, за мінімальними оцінками, в межах порядку *Agaricales* виявлено не менше 11 окремих еволюційних ліній з коприніодними плодовими тілами. Всі вони належать до родин *Psathyrellaceae* (4 лінії), *Bolbitiaceae* (5 ліній) та *Agaricaceae* (2 лінії) (Johnson, 1999; Padamsee et al., 2008; Nagy et al., 2010; Tóth et al., 2013). Таким чином, навіть у межах однієї родини коприніодні еволюційні лінії з'явилися неодноразово та незалежно одна від одної (рис. 6–8). Як і у випадку гастероміцетизації, навіть у межах одного роду можуть бути відомі як коприніодні представники, так і види з типовими агарикоїдними карпофорами. За приклад можна взяти роди *Coprinopsis* і *Parasola* (*Psathyrellaceae*), *Conocybe* (*Bolbitiaceae*) або *Leucocoprinus* (*Agaricaceae*), дивись рис. 6–8. Наскільки нам відомо, коприніодні карпофори відомі виключно в Euagaricoid-кладі, всі подібні таксони є сапротрофами, і мають товстостінні та (за єдиним винятком) темнозабарвлені спори (Matheny et al., 2006). Це наводить на думку, що, по-перше, лише у таксонів Euagaricoid-клади фізіологія та морфологія плодових тіл сприяють розвитку коприніодних карпофорів, а по-друге, лише чистим сапротрофам коприніодизація обіцяє значні еволюційні перева-

Рис. 6. Розподіл коприніодних таксонів (виділені темним) у межах родини *Psathyrellaceae* (Nagy et al., 2010, з деякими змінами)

Fig. 6. Distribution of coprinoid taxa (marked by dark) within the family *Psathyrellaceae* (Nagy et al., 2010, with some changes)

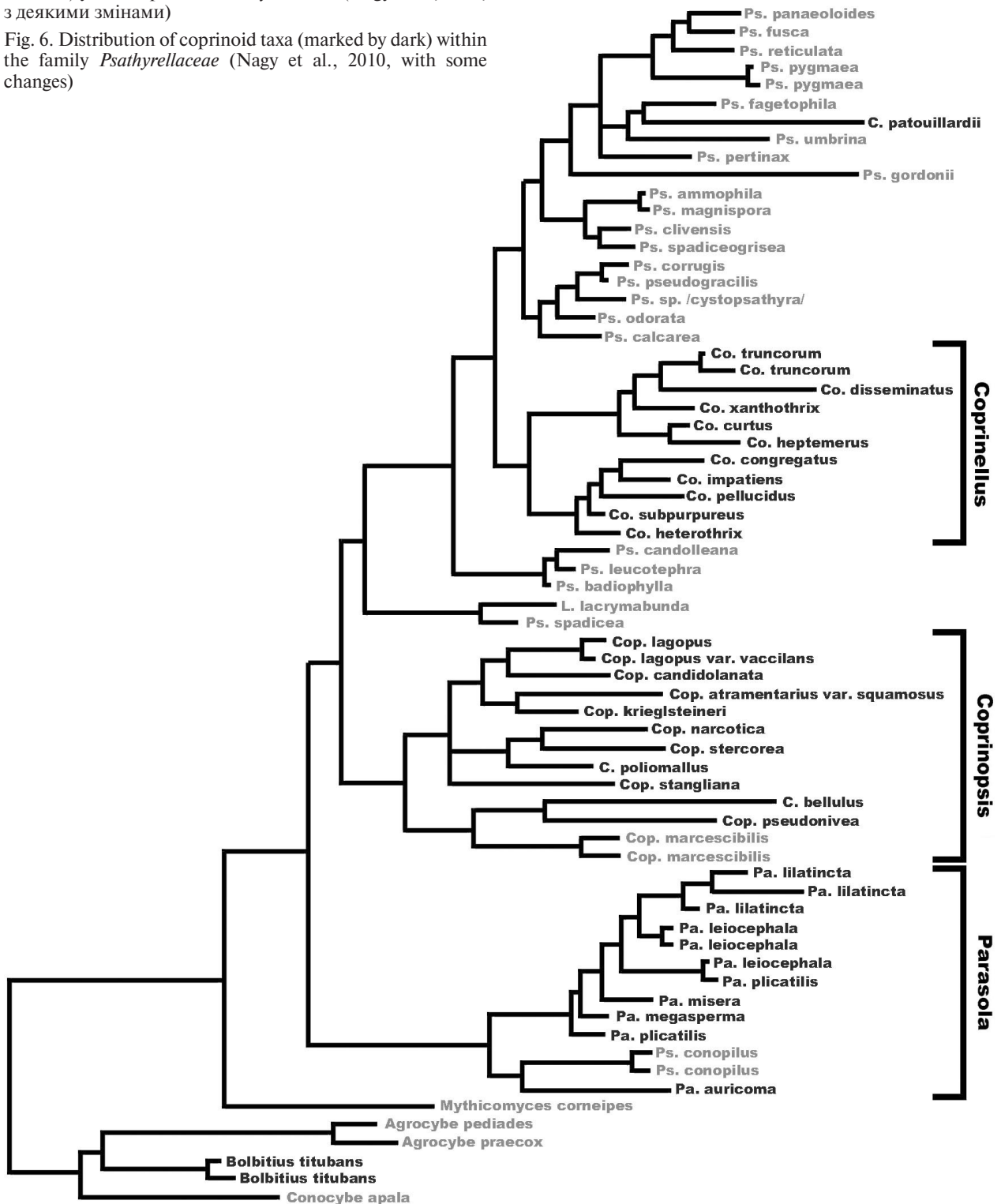
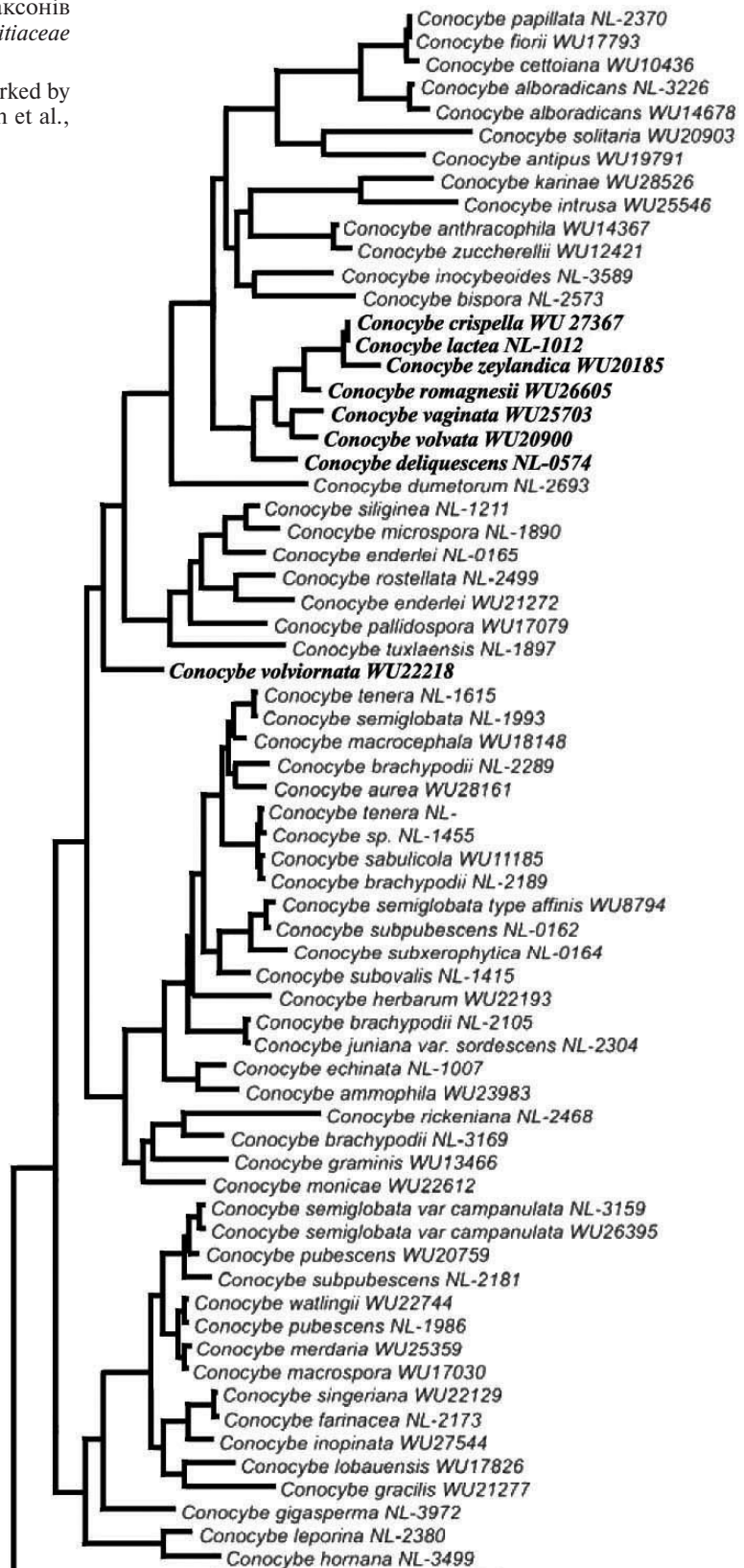
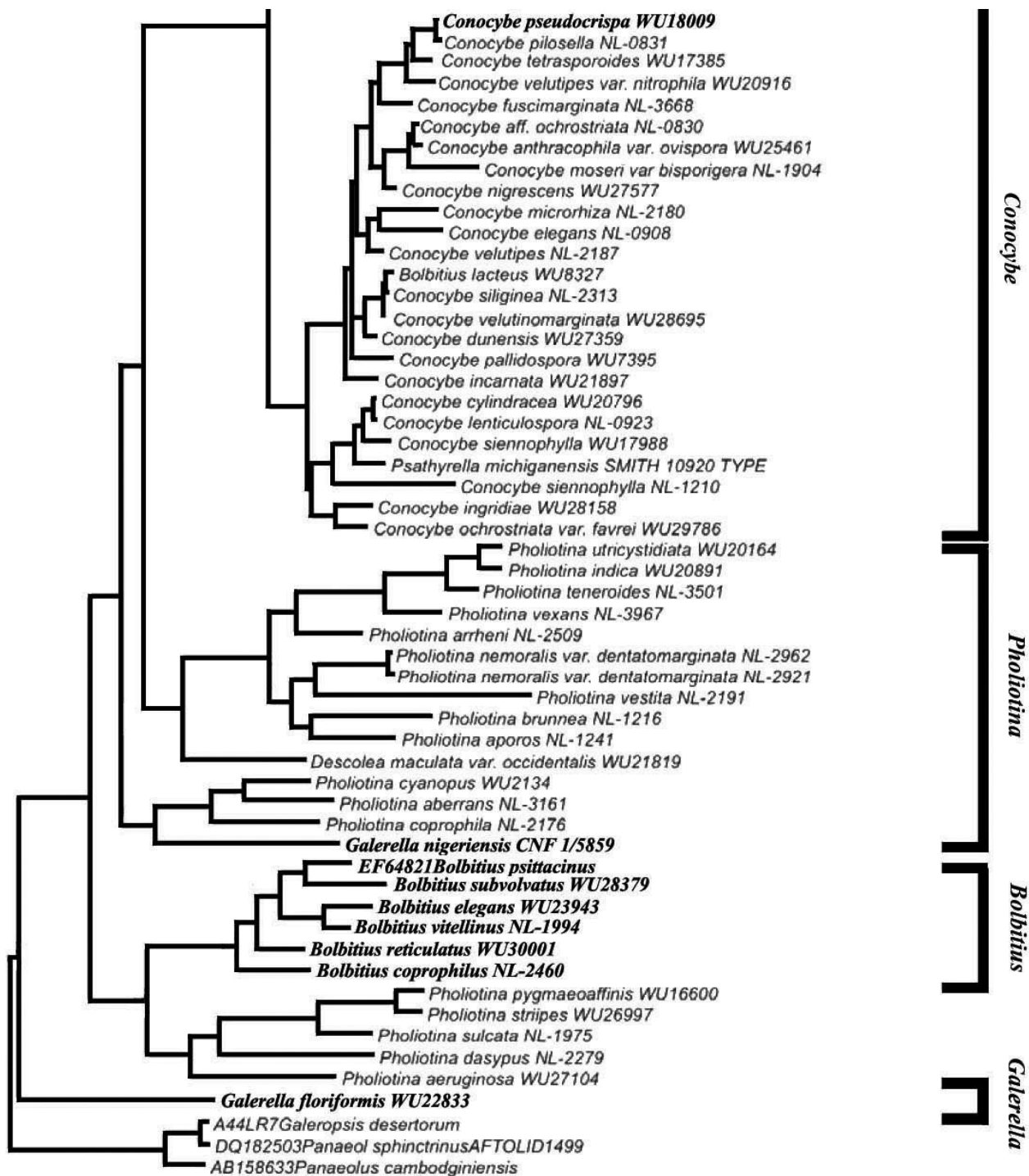


Рис. 7. Розподіл коприніодних таксонів (виділені темним) у межах родини *Bolbitiaceae* (Tóth et al., 2013, з деякими змінами)

Fig. 7. Distribution of coprinoid taxa (marked by dark) within the family *Bolbitiaceae* (Tóth et al., 2013, with some changes)







Продовження. Розподіл коприніодних таксонів (виділені темним) у межах родини *Bolbitiaceae* (Tóth et al., 2013, з деякими змінами)

Continuation. Distribution of coprinoid taxa (marked by dark) within the family *Bolbitiaceae* (Tóth et al., 2013, with some changes)

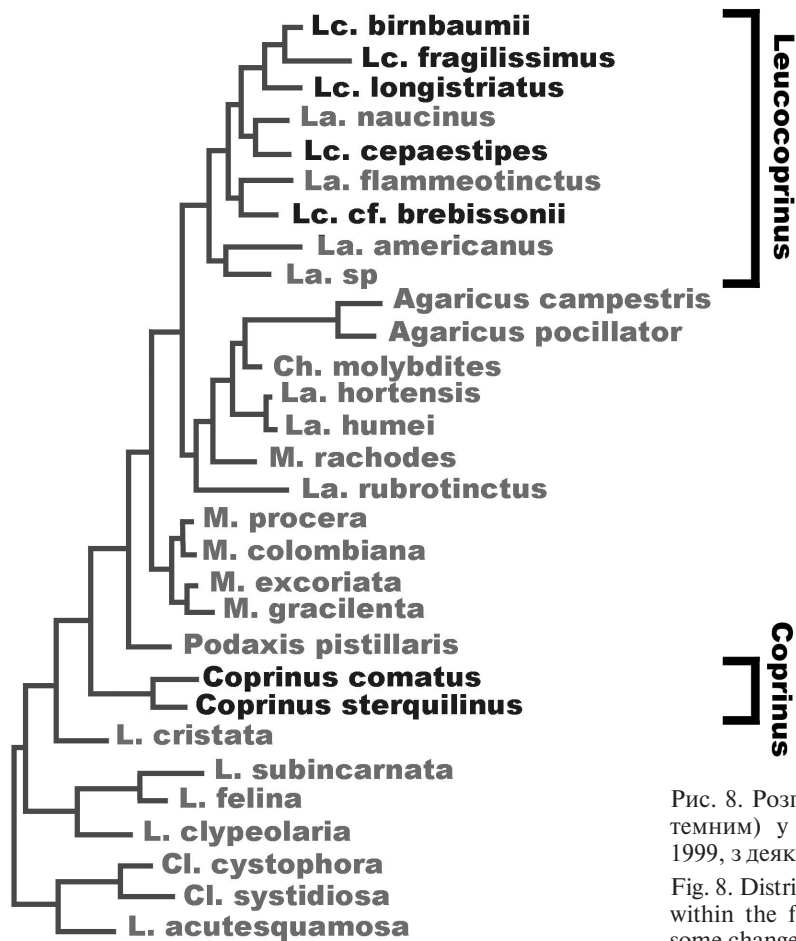


Рис. 8. Розподіл копріноїдних таксонів (виділені темним) у межах родини *Agaricaceae* (Johnson, 1999, з деякими змінами)

Fig. 8. Distribution of coprinoid taxa (marked by dark) within the family *Agaricaceae* (Johnson, 1999, with some changes)

ги. Абсолютне переважання серед них представників з темними товстостінними спорами може свідчити про те, що їхня початкова еволюція відбувалася в місцезростаннях з суворими природними умовами.

Існують деякі підстави вважати, що як мінімум значна частина копріноїдних таксонів розвинулася в ході пристосування агарикоїдних грибів до розвитку на такому специфічному субстраті, як екскременти травоядних тварин. По-перше, частка копротрофних видів серед макроміцетів з копріноїдними карпофорами занадто висока, особливо виділяється у цьому відношенні так звана "Core Setulosi" клада роду *Coprinellus* (Nagy et al., 2012), близько 50% видів якої є копротрофними. По-друге, адаптації копріноїдних таксонів особливо ефективні під час розвитку на субстратах невеликих об'ємів, з відносно незначним терміном існування та дуже мінливим вмістом вологи. Це повною мірою стосується екскрементів травояд-

них, які швидко висихають, часто бувають затоптані великими тваринами, а також активно поїдаються комахами, зокрема жуками-гноювиками. За таких обставин швидкий онтогенез карпофорів видається особливо вигідним для грибів-копротрофів. Проте слід вказати, що на сьогоднішній день більша частина копріноїдних таксонів розвивається на інших типах субстратів. Серед них відомо багато ксилотрофів, гумусових та підстилочних сапротрофів і навіть кілька карботрофних видів. Це можна пояснити тим, що гриби-копріноїди, які здатні ефективно використовувати періоди короткочасної наявності вологи для вибухового плодоношення, отримують ряд важливих переваг над іншими видами грибів-макроміцетів, особливо за умов дефіциту вологи. Наприклад можна згадати такий копріноїдний вид, як *Coprinellus xanthothrix* (Romagn.) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson, який в усіх літературних джерелах позначається як ксилотроф, характерний для лісових або чагарникових

угруповань. Проте автор даної статті неодноразово знаходив його і в піщаному степу, де вид зростав на старих здерев'янилих коренях деяких видів полину. Вочевидь саме здатність витримувати швидкі коливання рівня зволоженості дозволяє йому однаково успішно існувати в таких відмінних місцезростаннях, як ліс та піщаний степ.

На жаль, нам мало відомо про час і місце появи перших копріноїдних таксонів. Найстаріші безсумнівні викопні залишки плодових тіл агарикоїдних гомобазидіоміцетів походять із середини Крейдяного періоду, але результати датування з використанням молекулярного годинника та інші непрямі дані свідчать про існування групи вже в пізньому Тріасі (Verbee, Taylor, 1993; Hibbett et al., 1997a). Викопні рештки плодових тіл агарикоїдних макроміцетів надзвичайно рідкісна річ. Зважаючи на короткий час існування їхніх карпофорів утворення скам'янілостей із них можна сміливо вважати унікальним явищем. Це особливо справедливо для копріноїдних плодових тіл, термін існування яких ще коротший. Із менше десятка викопних решток агарикоїдних грибів (переважно збережених у бурштині) лише *Coprinites dominicana* Poinar & Singer (верхній еоцен) можна з деякою певністю віднести до складу *Coprinus* s. l. (Poinar, Singer, 1990), проте його систематичне положення залишається дискусійним. Дослідники сходяться на тому, що вказаний таксон з однаковою ймовірністю може належати як до родини *Agaricaceae* (подібно роду *Leucocoprinus*), так і до одного з родів родини *Psathyrellaceae* (Hibbett et al., 1997a; Nagy et al., 2011). Наявні дані дозволяють лише припустити, що перші копріноїдні таксони з'явилися на межі між Крейдяним та Третинним періодами (Nagy et al., 2011). Крім того, для родини *Psathyrellaceae* вдалося отримати дані щодо відносного віку її копріноїдних таксонів. Так, найстарішим з них є рід *Coprinosis*, далі йдуть роди *Parasola* та *Coprinellus*, в той час як вид *Coprinus patouillardii* Qué. (систематичне положення якого в родині досі залишається дискусійним) з'явився останнім (Nagy et al., 2011). Крім того, колектив дослідників (Nagy et al., 2012), використовуючи методи філогенетичного та статистичного аналізів, отримали свідчення на користь того, що найбільш інтенсивна іррадіація видів роду *Coprinellus* мала місце в Міоцені. Автори пов'язали це із кардинальними змінами у складі рослинності та фауни на той період. Саме тоді почали набувати широкого розповсюдження

відкриті сухі трав'янисті ценози (саванного та степового типу), що супроводжувалося збільшенням видового різноманіття великих трав'янистих ссавців (Janis et al., 2000; Didukh et al., 2016). Останнє, безумовно, сприяло накопиченню великої кількості субстратів, придатних для розвитку грибів-копротрофів, і могло посприяти їхньому інтенсивному видоутворенню.

Загалом, коротко підсумовуючи все відоме нам про копріноїдизацію, можна стверджувати наступне:

- а) копріноїдизація – це спосіб адаптації агарикоїдних макроміцетів до суворих (зокрема посушливих) природних умов шляхом екстремального прискорення онтогенезу карпофорів. Він включає цілий ряд змін у морфології та фізіології цих грибів;
- б) копріноїдні таксони неодноразово з'являлися в різних еволюційних лініях грибів *Euagaricoid*-клади внаслідок конвергенції, що дозволяє говорити про існування відповідного тренду;
- в) всі вони є сапротрофними видами з товстостінними та здебільшого темнозбарвленими спорами; жоден копріноїдний таксон досі не відомий поза межами *Euagaricoid*-клади гомобазидіоміцетів;
- г) орієнтовний час появи перших копріноїдних грибів – межа між Крейдяним і Третинним періодами;
- д) можна вважати, що значна частина копріноїдних таксонів розвинулася в ході пристосування агарикоїдних макроміцетів до розвитку на екскрементах великих трав'янистих тварин;
- е) заслуговує на увагу гіпотеза, що найбільш інтенсивне видоутворення копріноїдних таксонів (принаймні, у деяких з них) було наслідком двох взаємно пов'язаних подій: поширення сухих злакових рослинних угруповань і масової іррадіації великих трав'янистих ссавців.

## Подяки

Автор висловлює щирі вдячність Л.Г. Надь (L.G. Nagy, Hungary) за люб'язно надану можливість ознайомитися з його працями, присвяченими концепції копріноїдизації, а також чл.-кор. НАН України І.О. Дудці та С.Л. Мосякіну за цінні поради під час підготовки рукопису статті.

## СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Agerer R. *Lachnella-Crinipellis*, *Stigmatolemma-Fistulina*: zwei Verwandtschaftsreihen? *Z. Mykol.*, 1978, 44: 51–70.
- Baura G., Szaro T.M., Bruns T.D. *Gastrosporella laricinus* is a recent derivative of *Suillus grevillei*: molecular evidence. *Mycologia*, 1992, 84(4): 592–597.
- Berbee M.L., Taylor J.W. Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Can. J. Bot.*, 1993, 71: 1114–1127.
- Binder M., Bresinsky A. Derivation of a polymorphic lineage of *Gasteromyces* from boletoid ancestors. *Mycologia*, 2002, 94: 85–98.
- Binder M., Hibbett D.S., Larsson K.H., Larsson E., Langer E., Langer G. The phylogenetic distribution of resupinate forms across the major clades of mushroom-forming fungi (*Homobasidiomycetes*). *Syst. Biodiv.*, 2005, 3: 113–157.
- Binder M., Hibbett D.S., Molitoris H.P. Phylogenetic relationships of the marine gasteromycete *Nia vibrissa*. *Mycologia*, 2001, 93(4): 679–688.
- Bodensteiner P., Binder M., Moncalvo J.M., Agerer R., Hibbett D.S., Phylogenetic relationships of cyphelloid homobasidiomycetes. *Mol. Phylog. Evol.*, 2004, 33: 501–515.
- Bruns T.D., Szaro T.M., Gardes M., Cullings K.W., Pan J.J., Taylor D.L., Horton D.R., Kretzer A., Garbelotto M., Li Y. A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. *Mol. Ecol.*, 1998, 7: 257–272.
- Cléménçon H. Cytology and Plectology of the *Hymenomycetes*, Stuttgart: J. Cramer, 2004, 488 pp.
- Didukh Ya.P., Romashchenko K.Y., Futorna O.A. *Ukr. Bot. J.*, 2016, 73(1): 21–32. doi: 10.15407/ukrbotj73.01.021. [Дідух Я.П. Ромашенко К.Ю., Футорна О.А. Етапи еволюції роду *Stipa* і формування степів. *Укр. бот. журн.*, 2016, 73(1): 21–32].
- Donk M.A. Notes on 'Cyphellaceae'. I. *Persoonia*, 1959, 1: 25–110.
- Donk M.A. A conspectus of the families of the *Aphylophorales*. *Persoonia*, 1964, 3: 199–324.
- Donk M.A. Progress in the study of the classification of higher basidiomycetes. In: *Evolution in the higher basidiomycetes*. Ed. R.H. Petersen, Knoxville: Univ. Tennessee Press, 1971, pp. 3–25.
- Fries N. Untersuchungen über Sporenkeimung und Mycelentwicklung bodenbewohnender Hymenomyceten. *Symb. Bot. Upsal.*, 1943, 6: 1–81.
- Garnica S., Weiss M., Walther G., Oberwinkler F. Reconstructing the evolution of agarics from nuclear gene sequences and basidiospore ultrastructure. *Mycol. Res.*, 2007, 111: 1019–1029.
- Hallen H.E., Watling R., Adams G.C. Taxonomy and toxicity of *Conocybe lactea* and related species. *Mycol. Res.*, 2003, 107(8): 969–979.
- Hibbett D.S. Trends in morphological evolution in homobasidiomycetes inferred using maximum likelihood: a comparison of binary and multistate approaches. *Syst. Biol.*, 2004, 53: 889–903.
- Hibbett D.S. After the gold rush, or before the flood? Evolutionary morphology of mushroom-forming fungi (*Agaricomycetes*) in the early 21st century. *Mycol. Res.*, 2007, 111: 1001–1018.
- Hibbett D.S., Binder M. Evolution of complex fruiting-body morphologies in homobasidiomycetes. *Proc. Biol. Sci.*, 2002, 269: 1963–1969.
- Hibbett D.S., Grimaldi D., Donoghue M.J. Fossil mushrooms from Miocene and Cretaceous ambers and the evolution of homobasidiomycetes. *Amer. J. Bot.*, 1997a, 84: 981–991.
- Hibbett D.S., Pine E.M., Langer E., Langer G., Donoghue M.J. Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1997b, 94: 12002–12006.
- Hibbett D.S., Thorn R.G. *Basidiomycota: Homobasidiomycetes*. In: *Mycota. Systematics and evolution*. Eds D.J. McLauhlin, E.G. McLauhlin, P.A. Lemke, Berlin: Springer Verlag, 2001, vol. 7, pp. 121–168.
- Hopple J.S.Jr., Vilgalys R. Phylogenetic relationships in the mushroom genus *Coprinus* and dark-spored allies based on sequence data from the nuclear gene coding for the large ribosomal subunit RNA: divergent domains, outgroups, and monophyly. *Mol. Phylog. Evol.*, 1999, 13: 1–19.
- Janis C.M., Damuth J., Theodor J.M. Miocene ungulates and terrestrial primary productivity: where have all the browsers gone? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, 97: 7899–7904.
- Johnson J. Phylogenetic relationships within *Lepiota* sensu lato based on morphological and molecular data. *Mycologia*, 1999, 91(3): 443–458.
- Kües U. Life history and developmental processes in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Microb. Mol. Biol. Rev.*, 2000, 64: 316–353.
- Kühner R. Les Hyménomycètes agaricoides (*Agaricales*, *Tricholomatales*, *Pluteales*, *Russulales*). *Bull. Soc. Linn. Lyon.*, 1980, Num. spéc. 49: 1–1027.
- Larsson K.H., Larsson E., Kõljalg U. High phylogenetic diversity among corticioid homobasidiomycetes. *Mycol. Res.*, 2004, 108: 983–1002.
- Matheny P.B., Curtis J.M., Hofstetter V., Aime M.C., Moncalvo J.M., Ge Z.W., Yang Z.L., Slot J.C., Ammirati J.F., Baroni T.J., Bougher N.L., Hughes K.W., Lodge D.J., Kerrigan R.W., Seidl M.T., Aanen D.K., DeNitis M., Daniele G.M., Desjardin D.E., Kropp B.R., Norvell L.L., Parker A., Vellinga E.C., Vilgalys R., Hibbett D.S. Major clades of *Agaricales*: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia*, 2006, 98: 982–995.
- Moncalvo J.M., Vilgalys R., Redhead S.A., Johnson J.E., James T.Y. One hundred and seventeen clades of euagarics. *Mol. Phylog. Evol.*, 2002, 23: 357–400.
- Nagy L.G., Házi J., Szappanos B.B., Koscubé S., Bálint B., Rákhely G., Vágvölgyi C., Papp T. The evolution of defense mechanisms correlate with the explosive diversification of autodigesting *Coprinellus* mushrooms (*Agaricales*, Fungi). *Systematic Biology Advance Access*, 2012, vol. 61, 13 pp. doi: 10.1093/sysbio/sys002, available at: <http://sysbio.oxfordjournals.org/> (accessed 31 January 2012).
- Nagy L.G., Koscubé S., Papp T., Vágvölgyi C. Phylogeny and character evolution of the coprinoid mushroom genus *Parasola* as inferred from LSU and ITS nrDNA sequence data. *Persoonia*, 2009, 22: 28–37.
- Nagy L.G., Urban A., Örstadius L., Papp T., Larsson E., Vágvölgyi C. The evolution of autodigestion in the



- mushroom family *Psathyrellaceae* (*Agaricales*) inferred from Maximum Likelihood and Bayesian methods. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2010, 57: 1037–1048.
- Nagy G.L., Walther G., Házi J., Vágvölgyi C., Papp T. Understanding the evolutionary processes of fungal fruiting bodies: correlated evolution and divergence times in the *Psathyrellaceae*. *Syst. Biol.*, 2011, 60(3): 303–317.
- Oberwinkler F. The significance of the morphology of the basidium in the phylogeny of basidiomycetes. In: *Basidium and Basidiocarp*. Eds K. Wells, E.K. Wells, New York: Springer Verlag, 1982, pp. 9–35.
- Padamsee M., Matheny P.B., Dentinger B.T.M., McLaughlin D.J. The mushroom family *Psathyrellaceae*: Evidence for large-scale polyphyly of the genus *Psathyrella*. *Mol. Phylogenet. and Evol.*, 2008, 46: 415–429.
- Peintner U., Bougher N.L., Castellano M.A., Moncalvo J.M., Moser M.M., Trappe J.M., Vilgalys R. Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* (*Cortinariaceae*). *Amer. J. Bot.*, 2001, 88: 2168–2179.
- Poinar G.O., Singer R. Upper Eocene gilled mushroom from the Dominican Republic. *Science*, 1990, 248: 1099–1101.
- Redhead S.A., Vilgalys R., Moncalvo J.M., Johnson J., Hopple J.S. *Coprinus* Persoon and the disposition of *Coprinus* species sensu lato. *Taxon*, 2001, 50: 203–241.
- Singer R. *The Agaricales in modern taxonomy*, Königstein: Koeltz Sci. Books, 1986, 981 pp.
- Sussman A.S. Longevity and survivability of fungi. In: *The Fungi. An Advanced Treatise*. Eds G.C. Ainsworth, A.S. Sussman, New York: Acad. Press, 1968, vol. 3, pp. 447–486.
- Thiers H.D. The secotioid syndrome. *Mycologia*, 1984, 76: 1–8.
- Tóth A., Hausknecht A., Krisai-Greilhuber I., Papp T., Vágvölgyi C., Nagy L.G. Iteratively refined guide trees help improving alignment and phylogenetic inference in the mushroom family *Bolbitiaceae*. *PLoS ONE*, 2013, 8(2): 1–14.
- Watling R. Germination of basidiospores and production of fructifications of members of the agaric family *Bolbitiaceae* using herbarium material. *Nature*, 1963, 197: 717–718.
- Zmitrovich I.V., Wasser S.P. Modern view on the origin and phylogenetic reconstruction of homobasidiomycetes fungi. In: *Evolutionary theory and processes: modern horizons, papers in honour of Eviatar Nevo*. Ed. S.P. Wasser, Kluwer: Kluwer Acad. Publ., 2004, pp. 231–263.

Рекомендує до друку В.П. Гелюта Надійшла 13.02.2017

**Придюк М.П. Основні тренди еволюції плодових тіл агарикоміцетів та копріноїдизація як один із них.**

Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 131–147.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

У статті підсумовано сучасні наукові погляди на існуючі тенденції еволюції карпофорів агарикоїдних базидіоміцетів. У загальних рисах розглянуті такі загальновідомі еволюційні тренди агарикоїдних грибів, як гастеромі-

цетизація та цифелізація. Особливу увагу приділено нещодавно виділеному тренду еволюції агарикоїдних грибів – копріноїдизації. Остання є способом адаптації базидіальних макроміцетів до екстремальних умов, що незалежно розвинувся у кількох еволюційних лініях грибів порядку *Agaricales* (у *Agaricaceae*, *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*) і полягає в здатності плодових тіл до надшвидкого онтогенезу. Це дозволяє їм колонізувати субстрати зі значними коливаннями вмісту вологи в них. Найбільш помітна загальна ознака копріноїдних карпофорів – їх швидкий автоліз після спороношення. Розглянуті основні морфологічні зміни, які роблять можливим такий спосіб адаптації, а також його вигоди та переваги. Продемонстровано, що цей спосіб еволюційної адаптації найбільш вигідний для копротрофних макроміцетів, але корисний і для грибів, які розвиваються на інших типах субстратів. Розглянуті наявні відомості про походження та час появи перших копріноїдних таксонів грибів. Вказано на їхній гіпотетичний зв'язок з поширенням сухих відкритих трав'янистих ценозів у міоцені та пов'язаною з цим масовою іррадіацією видів великих трав'янистих ссавців.

**Ключові слова:** копріноїдизація, еволюція плодових тіл, автоліз, копротрофні макроміцети

**Придюк Н.П. Основные тренды эволюции плодовых тел агарикоміцетов и копріноїдизация как один из них.**

Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 131–147.

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

В статье подытожены современные научные данные о существующих тенденциях эволюции карпофоров агарикоидных базидиоміцетов. В общих чертах рассмотрены такие общеизвестные эволюционные тренды агарикоидных грибов, как гастероміцетизация и цифеллизация. Особое внимание уделено недавно выделенному тренду эволюции агарикоидных грибов – копріноїдизации. Последняя – это способ адаптации базидиальных макроміцетов к экстремальным условиям, который независимо развился у нескольких эволюционных линий грибов порядка *Agaricales* (у *Agaricaceae*, *Bolbitiaceae* и *Psathyrellaceae*.) и заключается в способности плодовых тел к сверхбыстрому онтогенезу. Это позволяет им колонизировать субстраты со значительными колебаниями содержания влаги в них. Наиболее заметный общий признак копріноїдных карпофоров – их быстрый автолиз после спороношения. Рассмотрены основные морфологические изменения, делающие возможным такой способ адаптации, а также его выгоды и преимущества. Продемонстрировано, что этот способ эволюционной адаптации наиболее выгоден для копротрофных макроміцетов, но полезен и для грибов, развивающихся на других типах субстратов. Рассмотрены имеющиеся сведения о происхождении и времени появления первых копріноїдных таксонов грибов. Указана их гипотетическая связь с распространением сухих открытых травянистых ценозов в миоцене и связанной с этим массовой иррадиацией видов больших травянистых млекопитающих.

**Ключевые слова:** копріноїдизация, эволюция плодовых тел, автолиз, копротрофные макроміцеты