

УДК 58.00 : 582.287.238
ББК 28.591
М20

М20 Мальшева Е. Ф.

Семейство больбитиевые. — СПб.: Нестор-История, 2018. — 416 с.,
ил. — (Определитель грибов России: Порядок агариковые; Вып. 2).

ISBN 978-5-4469-1452-4

Выпуск посвящен больбитиевым грибам (семейству *Bolbitiaceae*) и содержит общую характеристику семейства и трех родов — *Bolbitius* Fr., *Conocybe* Fayod, *Pholiotina* Fayod, представляющих собой так называемое «ядро» семейства. Рассматриваемые роды формируют единую, хорошо поддерживаемую и обособленную монофилетическую группу, что подтверждается молекулярными исследованиями. В книге приводятся описания родов и внутривидовых таксонов в современном понимании их объема, приведены сведения о главных таксономически значимых признаках группы и дан обзор истории систематики. Имеются определительные ключи для родов, секций, видов и внутривидовых таксонов, распространенных на территории России. В таксономической части даны подробные описания видов, сопровождаемые оригинальными рисунками микроструктур и фотографиями плодовых тел, обобщена экология и составлены карты распространения всех изученных таксонов по территории России.

Определитель представляет интерес для специалистов-агарикологов, изучающих систематику группы, студентов и аспирантов по специальности «Микология», натуралистов широкого профиля, экологов и специалистов в области охраны природы.

Библиогр. 110 назв. Ил. 117. Табл. 48.

УДК 58.00 : 582.287.238
ББК 28.591

Рецензент:
Т. Ю. Светашева

Иллюстрации:
Е. Ф. Мальшева, В. Ф. Мальшева

ISBN 978-5-4469-1452-4



9 785446 914524

© Е. Ф. Мальшева, 2018
© Издательство «Нестор-История», 2018

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемый читателям очередной выпуск «Определителя грибов России» посвящен больбитиевым грибам (семейству *Bolbitiaceae*), а именно родам *Bolbitius* Fr., *Conocybe* Fayod и *Pholiotina* Fayod. В определитель не вошли роды *Galerella* Earle и *Descolea* Singer, а также все секотииидные и гастероидные роды, входящие в состав семейства в современном (филогенетическом) понимании его объема.

Рассматриваемые в этом выпуске три рода (*Bolbitius*, *Conocybe* и *Pholiotina*) представляют собой так называемое «ядро» семейства *Bolbitiaceae*. Они формируют единую, хорошо поддерживаемую и обособленную монофилетическую группу, что подтверждается многими молекулярными исследованиями, где представители данных родов учитывались в выборке для построения филогении (Gulden et al., 2005; Moncalvo et al. 2002; Matheny et al., 2006; Tóth et al., 2013; Walther et al., 2005). Однако объем этих родов, их филогенетическая концепция и внутривидовая классификация остаются спорными в настоящее время, о чём будет сказано ниже, и являются предметом еще предстоящих исследований. Поэтому для практического удобства при составлении определителя автор опирался исключительно на морфологическую концепцию вида и общепринятую систему родов, составленную на основе морфологических критериев. В последнее время объем многих таксонов, принятых ранее (Singer, 1975, 1986; Watling, 1982), был пересмотрен, и в этом отношении наиболее полной критической сводкой, содержащей самые современные данные о двух крупнейших родах семейства (*Conocybe* и *Pholiotina*), стала монография Хаускнехта — результат

30-летнего опыта изучения группы (Hausknecht, 2009), которая явилась главным пособием при составлении определителя. К основным таксономическим работам, использованным автором, следует также отнести: Watling, 1982; Arnolds, 2005; Hausknecht, Krisai-Greilhuber, 2006; Hausknecht et al., 2009.

Род *Galerella* включает в настоящее время восемь видов сапротрофных грибов с эфемерными плодовыми телами коприноидного облика, растущих в основном на почве или разложившейся древесине и распространенных главным образом, за единственным исключением (*G. plicatella*), в тропических и субтропических регионах планеты (Hausknecht, Contu, 2003; Tkalčec et al., 2011). По причине исключительной редкости всех видов рода, а также их географического распространения данный род не включен в настоящий выпуск, поскольку его представители не найдены в России. Образцы из Прибайкалья, определенные как *Galerella plicatella* (Peck) Singer и фигурирующие в некоторых региональных флористических сводках под этим названием (Нездоймино, 1973; Петров, 1991), относятся к *Pholiotina sulcata* Arnolds & Hauskn., поскольку до 2003 года, до появления таксономической работы Арнольдса и Хаускнехта (Arnolds, Hausknecht, 2003), вид *G. plicatella* понимался многими авторами неверно, в концепции, отличавшейся от оригинального описания североамериканского *Agaricus plicatellus* Peck. Таким образом, единственная находка *G. plicatella* в Евразии известна лишь из Италии (Hausknecht, Contu, 2003). В недавней работе (Tóth et al., 2013), посвященной изучению филогенетической концепции семейства *Bolbitiaceae*, показаны полифилетическая природа рода *Galerella* и его родство с *Pholiotina*, однако для окончательного вывода необходимы дополнительные исследования с привлечением большего числа образцов.

Род *Descolea*, описанный Зингером в 1952 году (Singer, 1952), в настоящее время насчитывает около 15 видов, широко распространенных на многих континентах земного шара. Из всех известных видов рода только один вид встречается на территории России — *Descolea flavoannulata* (Lj. N. Vassiljeva) E. Horak, изначально описанный как *Rozites flavoannulata* Lj. N. Vassiljeva с территории Приморского края (Vassiljeva, 1950). Ранее род рассматривался в семействе *Cortinariaceae* из-за внешнего вида базидиом, лимоновидных и орнаментированных базидиоспор, а также эктомикоризного образа жизни всех его представителей

(Horak, 1971). Привлечение молекулярных данных не сильно проясняет положение рода: согласно одним работам, он относится к семейству *Bolbitiaceae* и близок к *Pholiotina* (Gulden et al., 2005; Matheny et al., 2006; Tóth et al., 2013), другие исследования свидетельствуют о его родстве с секотииидным родом *Setchelliogaster* Pouzar и гастероидным родом *Descomyces* Bougher & Castellano, которые относятся к *Cortinariaceae* (Peintner et al., 2001), либо о неясной позиции между «*bolbitiaceae*» и «*panaeoloideae*»-кладами (Moncalvo et al., 2002). В связи с его спорным положением в системе этот род не включен в предлагаемый определитель.

До настоящего времени сведения о большбитиевых грибах, распространенных на территории России, были немногочисленны, и специальных исследований, посвященных разнообразию и систематике группы, не проводилось, за исключением работ самого автора (Malysheva, 2011a, b; Malysheva 2012a, b; Malysheva et al., 2015). Видовой состав родов был выявлен неравномерно в разных частях страны, и скудную информацию о представителях семейства *Bolbitiaceae* можно было найти лишь в разрозненных региональных флористических сводках (Беглянова, 1972; Нездоймино, 1973; Азбукина и др., 1984; Петров, 1991; Марина, 2006; Малышева, Малышева, 2008; Сарычева и др., 2009; Попов и др., 2013; Булах, 2016; Переведенцева, 2008; Ребриев и др., 2012 и некоторые др.).

В течение последних десяти лет автором были проведены специальные исследования по биоразнообразию и систематике *Bolbitiaceae* на территории России, осуществлены интенсивные сборы образцов в различных регионах Европейской части, Сибири и Дальнего Востока, проведена работа по инвентаризации видовой состава на основе собственных коллекций и имеющегося гербарного материала из нескольких гербариев, получены сведения о географическом распространении всех выявленных видов.

Настоящий выпуск «Определителя грибов России» обобщает всю проделанную автором работу по изучению семейства *Bolbitiaceae*, хотя не претендует быть «последним словом» в исследовании этой сложной и интересной группы на территории нашей страны. Книга включает в себя оригинальные описания и иллюстрации 6 видов *Bolbitius*, 75 видов и разновидностей *Conocybe* и 24 видов и разновидностей *Pholiotina*, отмечаемых в настоящее время на территории России, а также некоторых

провизорных видов, которые могут быть найдены при проведении дальнейших исследований. Даны также определительные ключи для каждого рода, фотографии внешнего вида плодовых тел и карты распространения таксонов.

Хочется выразить глубокую благодарность Dr. A. Hausknecht (Австрия) за помощь в определении некоторых образцов и ценные консультации, а также всем коллегам и кураторам гербариев, оказавшим неоценимую помощь в предоставлении коллекций, фотографий, подготовке иллюстративного материала: особенно В. Ф. Малышевой и О. В. Морозовой, а также А. Е. Коваленко, Е. М. Булах, О. С. Ширяевой, Т. Ю. Светашевой, Ю. А. Ребриеву, Л. Ф. Волосновой, Е. Ю. Ворониной, А. А. Кияшко, Н. В. Псурцевой, Е. С. Попову, А. Г. Федосовой, Л. Г. Переведенцевой, С. Н. Арсланову, И. А. Горбуновой, Д. В. Агееву, Н. Knudsen (Дания), К. Pärtel (Эстония). Автор также благодарен Л. А. Карцевой за подготовку материала для сканирующего электронного микроскопа и получение фотографий спор.

Исследования были выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 10-04-01189, 12-04-31315, 13-04-00838), а также в рамках государственного задания БИН РАН (№ АААА-А18-118031290108-6).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный материал

Материалом для составления диагнозов и описаний таксонов, представленных в определителе, послужили собственные сборы автора из различных регионов России, образцы, любезно предоставленные коллегами, а также гербарные коллекции, главным образом гербариев Ботанического института им В. Л. Комарова РАН (LE), Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA), Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), University of Copenhagen (C), Institute of Agricultural and Environmental Sciences of the Estonian University of Life Sciences (TAAM). Все имеющиеся гербарные коллекции были критически пересмотрены и, при необходимости, переопределены. В общей сложности было изучено 40 образцов *Bolbitius*, более 600 образцов *Conocybe* и более 300 образцов *Pholiotina*. В тексте для каждого вида (особенно широкораспространенного) указаны лишь те коллекции, на основании которых составлялось описание и были сделаны иллюстрации. При указании распространения учитывались все изученные материалы. Распространение большинства видов на территории России всё еще остается неизученным, поэтому в тексте под распространением подразумеваются лишь регионы достоверного местонахождения образцов тех или иных видов. Собранные автором образцы хранятся в гербарии LE под соответствующими номерами.

При составлении определительных ключей для *Conocybe* и *Pholiotina* за основу были приняты ключи из работы А. Hausknecht (2009).

Описание макроскопических признаков

Описание макроскопических характеристик плодовых тел составлялось на основании свежего материала, фотографий, сделанных в природе, и только в исключительных случаях — на основании этикеточных или литературных данных (для тех видов, которые представлены лишь гербарным материалом).

Характеристика базидиом содержит детальные описания размера, цвета, степени гигрофанности, характера поверхности шляпки и ножки, признаков покрывала.

Описание микроскопических признаков

Изучение микроскопических признаков проводилось исключительно на сухом материале, с использованием микроскопов Axio Scope.A1 (Carl Zeiss) и Micmed-2 (ЛОМО). Для приготовления микропрепаратов различных частей плодовых тел использовались 5% раствор КОН и 10% раствор аммиака. Приводимые значения количественных показателей основаны на измерении не менее 30 спор для каждого вида и 10 структур одного типа (базидий, цистид) из различных коллекций. Для описания спор использованы сокращения: Q — диапазон значений отношения длины споры к ее ширине, Q* — среднее значение отношения длины споры к ее ширине по результатам измерения 30 спор.

Для некоторых видов были получены фотографии спор под сканирующим электронным микроскопом. Материал подготавливался в соответствии с рекомендациями, описанными у Пеглера и Янга (Pegler, Young, 1972). Фотографии были сделаны с использованием СЭМ марки "JEOL" JSM-6390LA.

Вся использованная в описаниях терминология структур подробно описана ниже в разделах определителя, посвященных морфологии родов. Часть описательных понятий является переводом на русский с англоязычных или латинских терминов (из основных монографий по группе: Watling, 1982; Hausknecht, 2009).

Карты распространения видов

Для каждого таксона составлены карты его распространения на территории России. Точки распространения фиксировались преимущественно на основании изученных гербарных коллекций и некоторых литературных данных. Однако информация в литературе, опубликованная до основополагающей работы А. Хаускнехта (Hausknecht, 2009), не учитывалась, поскольку из-за существенного пересмотра таксономических концепций невозможно с уверенностью говорить о правильности применения того или иного названия в старых работах, не видя образцы.

Все карты схематичны и фиксируют только наличие находок в той или иной области, но не отражают число этих находок и конкретное их местоположение.

Молекулярные данные

Для некоторых видов, включая новые таксоны, было проведено секвенирование нуклеотидных последовательностей информативного ITS-региона яДНК. В задачи предлагаемого определителя не входили филогенетические построения, однако информация о номерах в международной базе данных GenBank (GenBank accession numbers) приводится в тексте для тех видов, из образцов которых была выделена ДНК.

Методика выделения ДНК, амплификации и секвенирования подробно описана в других работах автора (Malysheva et al., 2013, 2015).

Все работы по микроскопированию, с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов, а также по секвенированию фрагментов яДНК были проведены на оборудовании ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН.

СЕМЕЙСТВО *BOLBITIACEAE*

В 1948 г. Зингер (Singer, 1948) описал семейство *Bolbitiaceae*, характеризующееся наличием у его представителей «гименовидного пилеипеллиса» с толстостенными клетками (гименодермис), а также бурых базидиоспор с крупной центральной порой. Помимо представителей современных родов *Conocybe*, *Agrocybe* Fayod и *Bolbitius*, Зингер включал в него также некоторых представителей *Naucoria* (Fr.) P. Kumm., *Pholiota* (Fr.) P. Kumm. и *Galerina* Earle. Некоторые таксономисты не приняли выделение данного семейства и предлагали, в свою очередь, рассматривать всех его представителей в семействе *Coprinaceae* Roze (цит. по: Watling, Gregory, 1981) либо редуцировать его до подразделения семейства *Strophariaceae* Singer et A. H. Sm. (Kühner, 1978). Тем не менее в основных системах агарикоидных грибов (Kreisel, 1969, 1975; Singer, 1975; Kalamees, 1978; Moser, 1978; Jülich, 1981) семейство *Bolbitiaceae* сохранялось. Правомерность выделения семейства подтвердилась и современными исследованиями, в том числе молекулярными, что отражено в многопорядковых системах 8-го, 9-го и 10-го изданий «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» (Hawksworth et al., 1995; Kirk et al., 2001, 2008), но объем его существенно и неоднократно изменялся.

В первую очередь, начиная с работ Уотлинга (Watling, 1968), границы семейства расширялись за счет включения в него таксонов гастероидных и секотииоидных грибов (*Gastrocybe* Watling (= *Galeropsis* Velen.), *Tubariopsis* R. Heim, *Agrogaster* D. A. Reid, *Gymnoglossum* Masee, *Cyrtarophylloopsis* R. Heim), имеющих указанные Зингером для *Bolbitiaceae* морфологические признаки (Smith, 1966; Watling, 1968). Выделение *Galeropsidaceae* Singer как отдельного семейства, содержащего гастероидные формы *Bolbitiaceae* и *Strophariaceae* (Hawksworth et al., 1995), в дальнейшем не было признано. В новейших системах (Kirk et al., 2001, 2008) в результате накопления многочисленных данных (в том числе молекулярных), свидетельствующих о тесном родстве агарикоидных таксонов и гастероидных форм (Thiers, 1984; Vaura et al., 1992; Hibbett et al., 1997), последние помещаются в соответствующие семейства агарикоидных грибов. В некоторых недавних работах высказывалось предположение, что, возможно, некоторые представители семейства *Bolbitiaceae* с эндо-

генно созревающими спорами представляют собой aberrantные формы видов рода *Conocybe*, морфологический облик которых определяется не геномными, а внешними факторами (например, бактериальным поражением) (Hallen et al., 2003). Это предположение недавно подтвердилось с помощью молекулярных данных (на основании трех генетических маркеров — ITS, LSU, TEF1-alpha) на примере одного вида *Gastrocybe*, а именно *G. lateritia* Watling, который сейчас рассматривается как член секции *Candidae* Singer в роде *Conocybe* — *Conocybe deliquescens* Hauskn. et Krisai (Hallen et al. 2003; Hausknecht, Krisai-Greilhuber, 2006; Tóth et al., 2013). Велика также вероятность того, что некоторые секотииидные роды объединяют в себе филогенетически неродственные виды, на основании лишь морфологического сходства плодовых тел, обусловленного экологическими факторами. Показано, что гастероидный облик базидиом мог возникать неоднократно в процессе эволюции разных групп агарикоидных грибов (Tóth et al., 2013). Примером может служить род *Galeropsis*, чья полифилетическая природа была недавно показана на основании анализа ДНК — часть видов, включая типовой вид *G. desertorum* Velen. & Dvořák, попали в одну кладу с *Panaeolus*, тогда как другие представители оказались родственны *Agrocybe* (Tóth et al., 2013; G. Moreno — устн. сообщение). Однако другие секотииидные и гастероидные роды в семействе *Bolbitiaceae* (такие как *Agrogaster*, *Cyttarophyllopsis*, *Gymnoglossum*, *Tympanella* E. Horak) пока сохраняют свою таксономическую независимость.

Традиционно в пределах семейства *Bolbitiaceae*, помимо *Bolbitius*, *Conocybe*, *Pholiotina* и *Agrocybe*, рассматривались также роды *Galerella*, *Descolea*, *Panaeolus* (Fr.) Quél. и *Panaeolina* Maire (Watling, Gregory, 1981; Singer, 1986). Положение о принадлежности рода *Agrocybe* к семейству *Bolbitiaceae* и его близком родстве с *Conocybe* и *Pholiotina*, долгое время бытовавшее во взглядах на систему агариковых грибов, только совсем недавно было отвергнуто (Tóth et al., 2013). Это было обусловлено главным образом успехами молекулярной филогенетики и получением первых генетических данных о больбитиевых грибах. Несмотря на то, что предпринятые филогенетические исследования включали в себя лишь некоторых представителей больбитиевых, стало очевидным предположение о полифилетической природе семейства *Bolbitiaceae* в традиционном его понимании, с филогенетически далеким положением *Agrocybe* относительно

других родов (Moncalvo et al., 2002; Rees et al., 2003; Matheny et al., 2006). Такой вывод подтвердился также в ходе изучения моделей конидиогенеза (Walther, Weiss, 2006). В результате род *Agrocybe* был отнесен к семейству *Strophariaceae* Singer & A. H. Sm.

Panaeolus, *Panaeolopsis* Singer и *Panaeolina* во всех современных филогенетических построениях, так же как и *Agrocybe*, формируют довольно изолированную от других представителей большитиевых группу. Морфологически эти роды довольно близки к «монофилетическому ядру» *Bolbitiaceae* (*Bolbitius*, *Conocybe*, *Pholiotina*) и обладают таксономически значимыми признаками семейства, такими как структура пилеипеллиса, структура поверхности базидиоспор, а также сходными экологическими особенностями, что было причиной их исторической позиции в пределах *Bolbitiaceae* (Kühner, Romagnesi, 1953; Watling, 1965; Watling, Largent, 1977; Singer, 1986). Вместе с тем у представителей панеолоидной клады значимым морфологическим отличием от большитиевых грибов можно считать цвет спорового порошка — красно-бурый или черно-бурый, в противоположность желто-коричневому или оранжево-бурому. Истинные филогенетические взаимоотношения рассматриваемых родов с другими группами темноспоровых агариковых остаются неясны из-за недостатка накопленных к настоящему времени данных. Исследования, основанные на использовании только nrLSU (Moncalvo et al., 2002; Walther et al., 2005), показали близкое родство между *Panaeolus/Panaeolina* и *Conocybe/Bolbitius*, хотя мультигенные филогении демонстрируют более близкое родство панеолоидных родов с *Tubaria* (W. G. Sm.) Gillet, чем с «ядром» *Bolbitiaceae* (Bodensteiner et al., 2004; Matheny et al., 2006).

Bolbitius, *Conocybe* и *Pholiotina* составляют основу семейства *Bolbitiaceae* (Moncalvo et al., 2002; Gulden et al., 2005; Matheny et al., 2006). Однако вопрос о независимом статусе *Conocybe* и *Pholiotina* как отдельных родов остается открытым. Несмотря на многолетние дебаты по этому поводу, никаких специальных молекулярных исследований проведено не было. В последней работе (Tóth et al., 2013), в которой авторы вовлекли в анализ наибольшее число представителей *Conocybe* и *Pholiotina*, на основе трех генетических маркеров (nrITS, nrLSU, TEF1-alpha) было показано, что виды *Conocybe* формируют единую монофи-

летическую группу, тогда как *Pholiotina*, вероятно, представляет собой филогенетически гетерогенный конгломерат. Всё же для окончательного решения этих вопросов необходимы дополнительные исследования с привлечением большего числа таксонов.

Наиболее типичными морфологическими признаками базидиом больбитиевых грибов являются их обычно небольшой размер, тонкомясистая и хрупкая структура, гигрофанность, колокольчатая форма шляпки, коричневый или ржаво-бурый споровый порошок, а также гименовидный пилеипеллис, состоящий из округлых или широкобулавовидных элементов. Некоторые виды семейства содержат токсины и галлюциногенные вещества (Hallen et al., 2004), однако большого практического значения не имеют. В последнее время появляется всё больше данных об анаморфах *Bolbitiaceae*. Многие виды рода, за немногими исключениями, демонстрируют в моноспоровой культуре конидиальное спороношение (таллический конидеогенез) (Walther, Weiss, 2006). Ранее имеющиеся отдельные сведения (Watling, 1976; Clémenton, 2004 и нек. др.) констатировали лишь факт присутствия конидиального спороношения в культурах некоторых представителей *Bolbitiaceae*. Недавние исследования, посвященные этому вопросу (Walther et al., 2005; Walther, Weiss, 2006), выявили морфологические особенности конидиогенеза и его специфику для представителей отдельных родов. Показано, что виды родов *Bolbitius*, *Conocybe* и *Pholiotina* характеризуются сходными анаморфами, тогда как *Agrocybe* сильно отличается от них морфологией конидиогенных структур. Конидиогенные структуры, например, у рода *Conocybe* достаточно видоспецифичны и, вероятно, могут иметь таксономическое значение.

Все представители семейства *Bolbitiaceae* ведут сапротрофный образ жизни. Обычными для них питательными субстратами являются почва, подстилка, разложившаяся древесина и помет животных.

РОД *BOLBITIUS*

Общие данные. История систематики

Род *Bolbitius* был описан Фризом в 1838 г. (Fries, 1838) с типовым видом *Bolbitius vitellinus* (Pers.) Fr., который в настоящее время рассматривается как синоним *Bolbitius titubans* (Bull.) Fr.

Некоторую путаницу в традиционное понимание рода внес Жилле (Gillet, 1876), возведя в ранг рода фризский подрод рода *Agaricus* — *Pluteolus* Fr., с типовым видом *Pluteolus reticulatus* (Pers.) Gillet. Некоторое время два рода (*Bolbitius* и *Pluteolus* (Fr.) Gillet) рассматривались как отдельные. Высокая степень сходства морфологических признаков у их основных представителей в конце концов привела к рассмотрению *Pluteolus* в качестве синонима *Bolbitius* (Arnolds, 2005). Однако в XIX и начале XX века было описано довольно много видов в роде *Pluteolus*, таксономические концепции которых всё еще ждут своего уточнения. Как писал еще Зингер (Singer, 1975), род *Bolbitius* довольно слабо и неравномерно изучен в различных частях планеты, и по сей день не существует мировой монографии или сколько-нибудь обобщающей сводки, аккумулирующей наши знания о роде. Следует заметить, что новые молекулярные данные (Malysheva et al., 2015) еще более подчеркивают сложность в разграничении близких видов и таксонов в крупных видовых комплексах, особенно тех, которые характеризуются космополитным распространением.

На данный момент в роде *Bolbitius* описано около 80 видов (по данным Index Fungorum database, www.indexfungorum.org на 20 сентября 2016 г.), обитающих практически на всех континентах земного шара. Вместе с тем принципы разграничения видов в пределах рода до сих пор не стабильны, и многие авторы еще раньше указывали на необходимость уточнения границ некоторых таксонов и изучения вариабельности морфологических критериев (Watling, 1982; Enderle et al., 1985; Arnolds, 2005).

Род *Bolbitius* является типовым родом семейства *Bolbitiaceae* Singer. От других близких родов его отличают такие признаки, как ломкие, часто подверженные автолизу базидиомы обычно светлой окраски, клейкие или слизистые шляпки с ребристым краем, свободные ржаво-охряные пластинки, наличие крупных бутылковидных или мешковидных цистид, присутствие псевдопарафиз в гимении, а также гименовидный пилеипеллис.

Внутриродовая систематика к настоящему времени не устоялась. По экологии, окраске плодовых тел и цвету спорового порошка Зингер (Singer, 1975) объединял виды в пределах рода в два подразделения: stirps *Reticulatus* и *Vitellinus*. Уотлинг в своих классификациях (Watling, 1982, 1993) выделял два подрода: *Bolbitius* и *Pluteolus* (Fr) Watling. Однако другие авторы не склонны выделять внутриродовые категории в *Bolbitius* (Arnolds, 2005; Hausknecht, Vesterholt, 2012). В предлагаемом определителе я также избегаю выделения внутриродовых таксонов.

Как было показано выше, молекулярный анализ подтвердил монофилию рода *Bolbitius* и его обособленность от других родов «ядра» семейства *Bolbitiaceae* — *Conocybe* и *Pholiotina* (Moncalvo et al., 2002; Matheny et al., 2006; Tóth et al., 2013).

Морфология

Макроскопические признаки базидиом и их таксономическое значение

Базидиомы обычно мелких или средних размеров, редко довольно крупные, четко дифференцированные на ножку и шляпку, хрупкие, миценоидного или коприноидного облика.

Шляпка в молодом возрасте яйцевидная, наперстковидная или цилиндрическая, затем раскрывающаяся до колокольчатой, выпукло-распростертой и распростертой, тонкомясистая, гигрофанная, обычно клейкая или слизистая, с возрастом подверженная автолизу. Окраска обычно светлая, разнообразная — от беловатой, коричневатой, розовой до серо-коричневой, желто-коричневой, оливково-коричневой, оранжевой, желтой или оливково-желтой. По мнению Кюнера (цит. по: Singer, 1975), у представителей *Bolbitius* пигмент, обуславливающий цвет шляпки, имеет внутриклеточное расположение, в отличие от *Conocybe* и *Pholiotina*, у которых отсутствуют вакуолярные пигменты. Важной морфологической особенностью, свойственной видам рода, является также радиально-ребристая складчатость края либо всей поверхности шляпки, центр которой у некоторых видов может иметь к тому же венозную сеточку. Разграничение видов в пределах рода основано в большей степени на окраске шляпки и характере ее

поверхности, наряду с микроскопическими и эколого-трофическими характеристиками таксонов (Watling, 1982; Arnolds, 2005; Hausknecht, Vesterholt, 2012).

Пластинки обычно узкоприсосшие или свободные, частые или очень частые, оранжево-охряные или ржаво-бурые, при созревании спор частично или полностью расплывающиеся (deliquescent) вследствие автолиза. Край пластинок ровный либо мелкозубчатый. Цвет спорового порошка ржаво-бурый или красновато-бурый.

Ножка обычно прямая и центральная, цилиндрическая, полая, ломкая. Практически у всех видов поверхность ножки покрыта тонким белом налетом (pruinose), по крайней мере, в верхней ее части, и мелкими чешуйками в нижней половине, что является характерным признаком рода. Окраска обычно бледных тонов, светлее окраски шляпки.

Частное покрывало отсутствует.

Мякоть, как правило, тонкая, хрупкая, одноцветная со шляпкой или светлее, с возрастом разрушающаяся (collapsing).

Запах и вкус не имеют таксономического значения и у большинства видов не выражены.

Развитие базидиом гемиангиокарпное, паравелангиокарпное или гименокарпное (Reijnders, 1963; Singer, 1975).

Микроскопические признаки базидиом и их таксономическое значение

Споры различны по размеру, но в среднем довольно крупные, эллипсоидальные, овальные, яйцевидные, зерновидные, миндалевидные, часто слегка бобовидные. Обычно слегка или значительно толстостенные, с выраженной порой прорастания, окрашенные в КОН — от желто-коричневых до ржаво — или красновато-бурых. Поверхность спор всегда гладкая.

Базидии главным образом 4-споровые, реже 2-споровые, при этом нередким явлением бывает одновременное наличие 1-, 2- и 4-споровых базидий даже в одном плодовом теле. Форма базидий в основном широкобулавовидная.

Пряжки в основном отсутствуют, но могут иметься у некоторых видов.

Трама гименофора параллельная.

Гимений состоит из палисадного слоя базидий в сочетании со стерильными элементами, к которым относятся псевдопарафизы («pavement cells») — булавовидные или округлые клетки, — а также хейлоцистиды. Плевроцистиды отсутствуют или очень редкие, одинаковые по форме с хейлоцистидами.

Совсем недавно было показано (Nagy et al., 2011), что существует целый комплекс фенотипических изменений, эволюционно коррелирующий с так называемой «коприноидизацией», т. е. приобретением способности базидиомы к частичному расплыванию (ослизнению) вследствие автолиза или быстрому разрушению, и проявляющийся во многих линиях агарикоидных грибов, а не только у *Coprinus* s. l. В отличие от представителей рода *Coprinus* s. l., характеризующихся набором ферментов для быстрого автолиза с выделением «чернильной жидкости» (inky fluid), у других грибов этот комплекс включает развитие псевдопарафиз, практически полностью замещающих собою базидиоли, складчато-ребристую поверхность шляпки, а также значительное увеличение размера гимениальных цистид. Все эти признаки характерны для рода *Bolbitius*, и в связи с этим представителей рода можно рассматривать как имеющие коприноидную стратегию развития. Подобная коприноидная жизненная форма обнаружена также у видов секции *Candidae* рода *Conocybe* и в целом у десяти независимых филогенетических линий в пределах нескольких семейств темноспоровых агарикоидных грибов (*Psathyrellaceae*, *Bolbitiaceae* и *Agaricaceae*). Хотя непосредственное адаптивное преимущество коприноидизации пока не вполне ясно, некоторые исследователи полагают (Kües, 2000; Nagy et al., 2011), что наличие вышеперечисленных морфологических признаков может способствовать ускорению онтогенеза, более быстрому раскрытию шляпки и рассеиванию спор.

Хейлоцистиды крупные, обычно булавовидные, бутылковидные, почти цилиндрические, часто мешковидные (utriform) — имеющие вздутое основание и короткую толстую шейку; как правило, гиалиновые и тонкостенные.

В отличие от *Pholiotina* и *Conocybe*, у *Bolbitius* морфология хейлоцистид не имеет столь существенного таксономического значения. При разграничении видов из всех микроскопических признаков наибольший вес придается форме и размерам спор.

Пилеипеллис состоит из многослойных рядов отдельных клеток, располагающихся перпендикулярно. Большинство авторов

(Singer, 1948, 1962; Arnolds, 2005; Hausknecht, 2009) определяют такой тип пилеипеллиса, характерный для многих представителей семейства *Bolbitiaceae*, как гименодермис. По мнению других исследователей (Kits van Waveren, 1970; Watling, Largent, 1977), данный тип пилеипеллиса не может быть назван гименодермисом, поскольку формирующие его клеточные элементы, различающиеся по форме и размерам, расположены в нескольких слоях. Только верхний слой клеток лежит примерно на одном уровне и состоит из вздутых элементов. Авторы относят данный тип пилеипеллиса к палисадодермису. Характерной особенностью всех представителей *Bolbitius* (как и некоторых представителей *Conocybe* и *Pholiotina*) является наличие желатинозного слоя, в который погружены элементы пилеипеллиса и который при высушивании становится незаметен (Watling, Largent, 1977). Однако существует точка зрения, что подобный желатинозный слой при применении специальных химических методов исследования может быть выявлен в той или иной степени у всех представителей *Bolbitiaceae* и имеет мукополисахаридную природу (Disbrey, Watling, 1967), поэтому пилеипеллис может быть также назван иксопалисадодермисом. Согласно же классификации Клеменсона (Clémenton, 2004), подобный тип пилеипеллиса нужно относить к физало-палисадодермису из-за наличия верхнего плотного слоя вздутых клеток.

В данной работе я рассматриваю пилеипеллис *Bolbitiaceae* как гименодермис, вслед за основным монографом группы Хаускнехтом (Hausknecht, 2009).

Клетки пилеипеллиса у видов *Bolbitius*, как правило, булаво-видные, грушевидные или округлые, в цепочках, тонко- или слегка толстостенные. Часто в верхних слоях клеток пилеипеллиса имеются редкие или многочисленные пилеоцистидоподобные элементы, обычно возвышающиеся над поверхностью. Они не классифицируются как истинные пилеоцистиды, но сильно отличаются по морфологии и размерам от остальных клеток пилеипеллиса и могут быть цилиндрическими, узкобулавовидными, бутылковидными или иной формы и часто содержащими пигмент. Хотя во внутриродовой классификации данные элементы не имеют особого значения, тем не менее их характеристики могут быть важны при разграничении видов в качестве дополнительного признака.

Стипипеллис представляет собой кулис, состоящий из параллельно расположенных удлиненных цилиндрических клеток.

Каулоцистиды у представителей *Bolbitius* довольно сильно варьируют по форме и размерам и обычно располагаются на поверхности ножки кластерами. По форме они могут быть подобны хейлоцистидам либо сильно отличаться от них — бывают округлыми, узко- или широкобулавовидными, цилиндрическими, бутылковидными либо неправильной формы с разнообразными боковыми выростами, обычно гиалиновые и тонкостенные. За некоторыми исключениями (например, *Bolbitius pallidus* E. F. Malysheva & Svetash.), морфология каулоцистид не имеет большого таксономического значения в рассматриваемом роде.

Экология

По имеющимся на сегодня данным, виды *Bolbitius* — сапротрофы. Представители рода формируют одиночные или в небольших группах плодовые тела на широком диапазоне субстратов — помете, почве, опилках, разрушенной древесине, подстилке (Watling, 1982; Arnolds, 2005) — и произрастают в различных типах местообитаний, включая рудеральные.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	5
Материал и методы	9
Семейство <i>Bolbitiaceae</i>	12
Род <i>Bolbitius</i>	16
Общие данные. История систематики	16
Морфология.....	17
Экология	21
Роды <i>Conocybe</i> и <i>Pholiotina</i>	22
Общие данные. История систематики	22
Морфология.....	25
Экология	33
Система рода <i>Conocybe</i>	33
Система рода <i>Pholiotina</i>	34
Таксономическая часть.....	35
Семейство <i>Bolbitiaceae</i>	35
Ключ для определения родов	36
Род <i>Bolbitius</i>	37
Ключ для определения видов, распространенных на территории России	38
Морфологическая характеристика видов.....	38
Род <i>Conocybe</i>	61
Ключ для определения секций.....	62
Ключ для определения видов, распространенных на территории России	63
Морфологическая характеристика видов	71
Род <i>Pholiotina</i>	308
Ключ для определения секций.....	309
Ключ для определения видов, распространенных на территории России	309
Морфологическая характеристика видов	312
Литература	393
Словарь терминов.....	401
Указатель латинских названий грибов	404

Научное издание

Екатерина Фёдоровна Мальшева

**Определитель
грибов России**

Порядок агариковые.
Вып. 2. Семейство большитиевые

Корректоры *В. Н. Вересиянова, М. А. Иванова*
Оригинал-макет *А. А. Крыласов*
Дизайн обложки *А. А. Крыласов*

Подписано в печать 21.11.2018. Формат 60×90/16
Бумага офсетная. Печать офсетная
Усл.-печ. л. 25,75
Тираж 300 экз. Заказ № 1396

Отпечатано в типографии
издательства «Нестор-История»
Тел. (812)235-15-86



Таблица 1. Внешний вид плодовых тел *Bolbitius titubans*:
a – LE 303576, *б* – LE 303575 (фото Т.Ю. Светашевой), *в* – LE 289428 (фото Т.Ю. Светашевой), *г* – LE 303577 (фото Т.Ю. Светашевой). Масштабная линейка = 10 мм.



Таблица 2. Внешний вид плодовых тел:
a – *Bolbitius coprophilus*, LE 287244 (фото Ю. А. Ребриева), *б* – *Bolbitius reticulatus*,
LE 303560, *в* – *Bolbitius reticulatus*, LE 303561. Масштабная линейка = 10 мм.



Таблица 3. Внешний вид плодовых тел:
a – *Conocybe intrusa*, VLA M-21356 (фото Е. М. Булах), *b* – *Conocybe confundens*,
LE 313077. Масштабная линейка = 10 мм.