

Taksonomia i pozycja systematyczna grzybów tremelloidalnych

WŁADYSŁAW WOJEWODA

Pracownia Mikologii Instytutu Botaniki PAN w Krakowie

Wojewoda W.: (Laboratory of Mycology, Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, 31-512 Kraków, Lubicz 46, Poland). *Taxonomy and systematic position of tremellaceous fungi*. Acta Mycol. 16(2): 159-193, 1980.

The taxonomy of fungi from the orders *Tremellales*, *Auriculariales*, *Septobasidiales* and related groups (*Tulasnellales*, *Dacrymycetales*, *Exobasidiales*, *Sporobolomycetaceae*) and the taxonomic position of these fungi within class *Basidiomycetes* is discussed. The author also presents ideas on the origin, evolution and age of tremellaceous fungi.

WSTĘP

W polskiej literaturze mikologicznej i botanicznej taksonomię i pozycję systematyczną grzybów tremelloidalnych Polski i Europy przedstawił Wojewoda (1977) ograniczając się do ram, jakie narzuciła Flora Grzybów Polski, zaś problem pochodzenia i ewolucji grzybów tremelloidalnych poruszali jedynie Skirgiełło (1960a, 1961) oraz Szweykowska, Szweykowski (1974). O wieku tej grupy dotychczas nie wspomniano u nas w żadnej publikacji.

Pozycja systematyczna tych grzybów w klasie podstawczaków oraz w różnie ujmowanych podklasach *Basidiomycetes*, zakres rzędów i niższych taksonów, interpretacja budowy podstawki, terminologia poszczególnych elementów mikromorfologii owocnika — wszystko to w dalszym ciągu nasuwa wiele wątpliwości. Zdania mikologów dotyczące tych zagadnień często są nie tylko podzielone, ale — w skrajnych przypadkach — nawet przeciwstawne. Jeśli dany autor, pisząc np. o *Tremellales*, nie określi wyraźnie zakresu jaki nadaje temu taksonowi, może być bardzo różnie rozumiany. *Tremellales* można bowiem ujmować bardzo szeroko, gdy włącza się tam *Ceratobasidiaceae*, *Tulasnellaceae*, *Hyaloriaceae*, *Phleogenaceae*, *Auriculariaceae* i *Septobasidiaceae*, a więc zarówno grzyby z podłużnymi jak i poprzecznymi przegrodami w metabazydium, z podstawką bez przegród, ale z odgrodzonymi sterygmami, z podstawką

w kształcie litery „Y” itd. W przypadku ujęcia pośredniego, do tego rzędu zalicza się rodziny *Tremellaceae* i *Tulasnellaceae*. W najwęższym ujęciu umieszcza się w nim wyłącznie grzyby o fragnobazydium podzielonym pionowo lub ukośnie na krzyż.

W takiej sytuacji zachodzi potrzeba zebrania i przedyskutowania najważniejszych poglądów dotyczących taksonomii, pozycji systematycznej, pochodzenia i ewolucji *Tremellales*, *Auriculariales* i *Septobasidiales* oraz omówienia właściwych kryteriów taksonomicznych, które można zastosować w tej grupie. Autor pragnie również przedstawić własną opinię na temat podziału grzybów tremelloidalnych i ich miejsca w klasie *Basidiomycetes*. Zadanie to ułatwiły badania nad grzybami tremelloidalnymi Polski i Europy (Wojewoda 1977, 1979, 1980) oraz opracowanie tomu Małej Flory Grzybów, w której uwzględniono prawie wszystkie gatunki *Tremellales*, *Auriculariales* i *Septobasidiales*, opisane dotychczas na całym obszarze Ziemi (Wojewoda 1981).

Autor dziękuje prof. dr A. Skirgiełło za krytyczne uwagi.

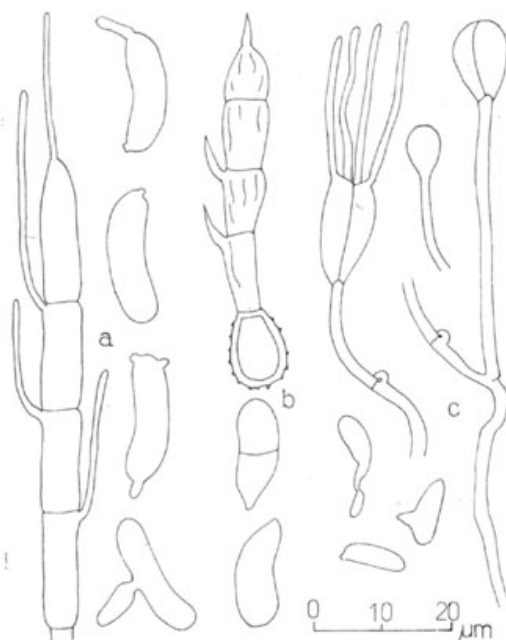
POJĘCIE „GRZYBÓW TREMELLOIDALNYCH”

W polskiej terminologii mikologicznej określenia „grzyby tremelloidalne” użył po raz pierwszy Wojewoda (1977). W tym ujęciu przez „grzyby tremelloidalne” rozumie się wyłącznie gatunki zaliczane do rzędów *Tremellales*, *Auriculariales* i *Septobasidiales*, odznaczające się metabazydium opatrzoną całkotwitymi lub częściowymi przegrodami, często występującym zjawiskiem wytwarzania zarodników wtórnych oraz konidiów (ryc. 1). Większość tych grzybów to saprofity o dość dużych, często galaretowatych, różnie ukształtowanych owocnikach. Są to więc *Tremellales*, *Auriculariales* i *Septobasidiales* sensu Kreisel (1969), McNabb (1973 a), Wojewoda (1977).

GRUPY GRZYBÓW WIĄZANE Z GRZYBAMI TREMELLOIDALNYMI

Blisko spokrewnione z grzybami tremelloidalnymi są *Uredinales* i *Ustilaginales*, które również wytwarzają fragnobazydia, ale różnią się m.in. wyspecjalizowanym pasożytnictwem oraz brakiem owocników. Rdze i głównie łatwo odgraniczyć od grzybów tremelloidalnych. Wyjątek w tym względzie stanowi rodzaj *Uredinella*, który zostanie omówiony w rozdziale poświęconym grzybom z rzędu *Septobasidiales*.

Znacznie trudniejsze do określenia jest ewentualne pokrewieństwo grzybów tremelloidalnych z grupami dość często łączonymi przez niektórych autorów z *Tremellales*, *Auriculariales* i *Septobasidiales*. Są to *Tulasnellales*, *Dacrymycetales*, *Brachybasidiales* i *Exobasidiales* (ryc. 2),



Ryc. 1 a — *Auricularia mesenterica*, b — *Septobasidium fumigatum*, c — *Myxarium nucleatum*: podstawki i zarodniki (basidia and spores); a, c — oryg., b — według Coucha 1938, (a, c. — orig., b — after Couch 1938)

a niekiedy także *Sporobolomycetaceae*. Dla lepszego zrozumienia taksonomii, pozycji systematycznej i ewolucji grzybów tremelloidalnych konieczne jest krótkie scharakteryzowanie wymienionych taksonów.

Tulasnellales. Rząd ten (w wąskim ujęciu np. McNabb 1973 b) dzieli się często na dwie dość znacznie różniące się od siebie rodziny: *Tulasnellaceae* i *Ceratobasidiaceae*. Pierwsze odznaczają się bardzo charakterystyczną, nie spotykaną poza tym w żadnej grupie budową podstawki, której metabazydium jest holobazydialne, natomiast sterygmy (o nietypowym, wrzecionowatym kształcie) są odgródzone od metabazydium ścianami. Zarodniki zawsze wytwarzają zarodniki wtórne (ryc. 2 d). *Ceratobasidiaceae* mają podstawkę pośrednią w budowie między *Tremellales* a *Aphyllorphorales*: jej metabazydium jest zwykle kuliste, ale odznacza się brakiem przegród, a sterygmy są grube i nie odgródzone ścianami od metabazydium. Większość przedstawicieli tej rodziny (także rodzaj *Thanatephorus*) wytwarza zarodniki wtórne (ryc. 2 e). Niektórzy autorzy zaliczają *Ceratobasidium* i pokrewne gatunki do *Corticaceae* w rzędzie *Aphyllorphorales* (Eriksson 1958; Parmasto 1968 a; Rattan 1977) lub umieszczają je w *Agaricales* (Shaffer 1975).

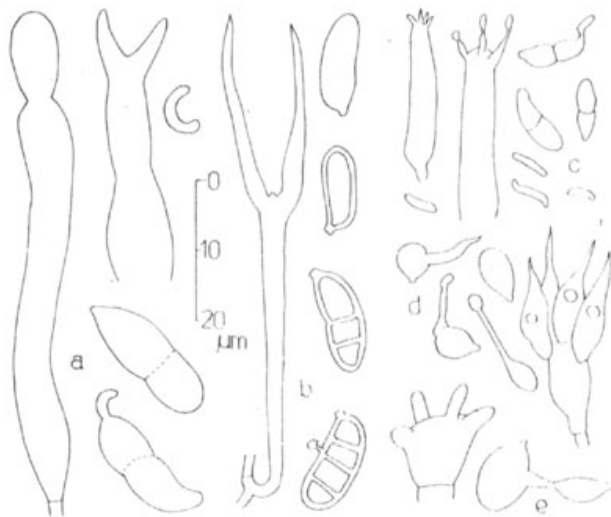
W odróżnieniu od większości autorów Webster (1970) do *Tulasnellales* oprócz typowych dla tej grupy gatunków włącza jeszcze *Auriculariaceae*, *Tremellaceae*, *Dacrymycetaceae* i *Sporobolomycetaceae*.

Dacrymycetales. Grzyby z tej grupy mają specyficzne podstawki w kształcie litery „Y”, z dwoma sztyldastymi, widlasto rozstawionymi sterygmami. Ich zarodniki zwykle są podzielone licznymi przegrodami i nie wytwarzają zarodników wtórnych, lecz drobnitkie konidia (ryc. 2 b). Owocniki mają konsystencję galaretowatą.

Brachybasidiales. Grzyby o podstawie nie podzielonej, zbliżonej w kształcie do podstawki *Dacrymycetales*. Zarodniki dwukomórkowe, wytwarzające konidia (ryc. 2 a). Grupa uboga w gatunki traktowana jako samodzielny rząd (McNabb 1973 b), zaliczana do *Exobasidiales* (Donk 1974; Shaffer 1975) lub do *Aphyllorphorales* (Parmasto 1968 b).

Exobasidiales. Zarodniki tych grzybów często są dwukomórkowe, podobnie jak w poprzedniej grupie, ale ich podstawki mają kształt cylindryczny, a liczba sterygm może dochodzić nawet do 10. Często zarodniki wytwarzają konidia (ryc. 2 c).

Sporobolomycetaceae. Są to grzyby drożdżoidalne, których komórki mogą rozmnażać się przez wytwarzanie komórek wtórnych bardzo przypominających zarodniki wtórne grzybów tremelloidalnych.



Ryc. 2. a — *Dicellomyces sirpi*, b — *Dacrymyces stillatus*, c — *Exobasidium vaccinuliginosi*, d — *Tulasnella violea*, e — *Ceratobasidium cornigerum*: podstawki, zarodniki, konidia (basidia, spores, conidia); a — według Parmasto 1968, b-e — oryg. (a — after Parmasto 1969, b-e — orig.)

Podstawki (a więc także stadia doskonałe) nie są znane. Niektórzy mikolodzy (np. Martin 1952; Alexopoulos 1964; Webster 1970) omawiają tę grupę razem z grzybami tremelloidalnymi. Hadjibi i in. (1977) zaliczają niektóre gatunki *Sporobolomyces* do „heterobasidiomycetous yeasts”. Część grzybów zaliczanych do tej rodziny być może stanowi stadium niedoskonałe grzybów tremelloidalnych.

Przedstawione wyżej cechy powinny wystarczyć do uzasadnienia przyjętego założenia, że powyższe grupy bardzo wyraźnie różnią się od właściwych grzybów tremelloidalnych i powinny być oddzielone od nich przede wszystkim przez umieszczenie w odrębnej podklasie *Heterobasidiomycetidae*.

POZYCJA GRZYBÓW TREMELLOIDALNYCH W KLASIE BASIDIOMYCETES

Pozycja systematyczna grzybów tremelloidalnych w klasie *Basidiomycetes* jest do dzisiaj bardzo kontrowersyjna. Umieszcza się je w różnie nazywanych i różnie ujmowanych grupach, które najczęściej mają rangę podklas: *Heterobasidiomycetes*, *Phragmobasidiomycetes*, *Dangearidiomycetes*, *Archeobasidiés*, *Neobasidiés*. W nowszych pracach dwie pierwsze podklasy często są wymieniane z końcówkami „mycetidae”, zgodnie z zaleceniami Międzynarodowego Kodeksu Nomenklatury Botanicznej. Shaffer (1975) w ogóle nie wprowadza podziału *Basidiomycetes* na podklasy, a grzyby tremelloidalne w postaci trzech rzędów wymienia obok innych podstawczaków w tej randze.

Heterobasidiomycetes

Patouillard (1887) wprowadził podział podstawczaków na „*Basidiomycètes homobasidiés*” i „*Basidiomycètes hétérobasidiés*”. Do pierwszej grupy zaliczył grzyby o podstawce nie podzielonej, z krótkimi, wąskimi sterygmami, o zarodnikach nie wytwarzających zarodników wtórnych oraz o owocnikach nie wykazujących zasadniczo galaretowatej konsystencji. W „*Basidiomycètes hétérobasidiés*” umieścił rodziny: *Tremellaceae*, *Auriculariaceae*, *Tulasnellaceae*, *Caloceraceae* (z rodzajem *Dacrydomyces*). Jako kryterium przynależności do *Hétérobasidiés* przyjął: obecność podstawek z przegrodami, wytwarzanie zarodników wtórnych, występowanie zgrubiałych, nabrzmiiałych, dość długich sterygm oraz wytwarzanie ± galaretowatych owocników.

Nazwę *Hétérobasidiés* (stosowaną jeszcze w 1960 r. przez współczesnego mikologa francuskiego, Chadeaud) zastąpiono łacińskim terminem *Heterobasidiae* (Bessey 1952; Donk 1966), *Heterobasidiomycetes* (Cejp 1958; Christiansen 1959; Heim 1969; Donk

1972) lub *Heterobasidiomycetidae* (Alexopoulos 1964; Ubrizsy, Vörös 1966; Rajtvijr 1967; Lowy 1968; Moore-Landecker 1972). Moore (1977) daje tej grupie wysoką rangę nadklasy („superclass”) *Heterobasidiomychia*.

Patouillard, jak wyżej wspomniano, jako kryterium przynależności do *Heterobasidiomycetes* przyjął m.in. obecność podstawki z przegrodami oraz wytwarzanie zarodników wtórnych. Obydwie te cechy niesłusznie przypisał przedstawicielom *Caloceraceae*; grzyby te odznaczają się obecnością holo- a nie fragmobazydium, a ich zarodniki wytwarzają konidia, a nie zarodniki wtórne. Odnosi się to np. do *Dacrymyces* (ryc. 2 b).

Według najnowszego ujęcia podklasy *Heterobasidiomycetidae* Pat. em. Donk (1972) zalicza się tu *Uredinales*, *Septobasidiales*, *Auriculariales* (z podrzędami *Auriculariineae* i *Tremelliineae*). Jak widać, ujęcia Patouillarda i Donka różnią się dość znacznie: u pierwszego autora do *Heterobasidiomycetidae* nie wchodziły rdze i głównie, natomiast były tam zaliczone *Dascrymycetales*. Donk podaje następującą definicję podklasy w swoim zmienionym ujęciu „podstawczaki, bardzo często wytwarzające zarodniki wtórne; podstawka może być fragmobazydialna lub holobazydialna; przeważnie z zarodnikami wtórnymi”. Warto w tym miejscu zaznaczyć, że nazwa *Heterobasidiomycetidae* nie jest synonimem *Phragmobasidiomycetidae*, oraz że ma ona znacznie szerszy zakres.

Alexopoulos (1964) do *Heterobasidiomycetidae* zalicza *Ceratobasidiaceae*, *Tulasnellaceae*, *Sirobasidiaceae*, *Dacrymycetaceae*, *Tremellaceae*, *Hyaloriaceae*, *Phleogenaceae*, *Auriculariaceae* i *Septobasidiaceae*, *Uredinales* i *Ustilaginales* oraz *Sporobolomycetaceae*, natomiast *Exobasidiales* umieszcza w podklasie *Homobasidiomycetidae*. Blanz (1978) jest jednak zdania, że zarówno *Exobasidiales* jak i *Dacrymycetales* powinny być zaliczane do *Heterobasidiomycetes*. Pogląd swój opiera na wynikach badań tych grzybów pod mikroskopem elektronowym. Chodzi tu w szczególności o sposób powstawania konidiów wytwarzanych przez zarodniki. Opinia Blanza jest więc sprzeczna ze zdaniem Donka (1972).

Jak wyżej wspomniano, Moore (1977)* wprowadził grupę *Heterobasidiomychia*, którą podzielił na dwie klasy: *Holobasidiomycetes* (!) z rzędami *Dacrymycetales* i *Tulasnellales* i *Phragmobasidiomycetes*. Tę ostatnią klasę podzielił na podklasy *Stichophragmobasidiomycetidae* i *Chiastophragmobasidiomycetidae*. Moore włącza więc *Phragmobasidiomycetes* do *Heterobasidiomycetes*, jeszcze bardziej komplikując i tak już zawikłaną systematykę tych grzybów. Nadklasie *Heteromychia* przeciwstawia on nadklasę *Homobasidiomychia* (z klasami *Hymenomyces* i *Gasteromyces*).

* Także: Moore R. T. 1978, *Mycologia* 70: 1007-1024.

Protobasidiomycetes

Brefeld (1888) zastosował podział zbliżony do systemu Patouillarda, lecz przyjął inną nomenklaturę. Podzielił on *Basidiomycetes* na *Auto-* i *Protobasidiomycetes*. Ta ostatnia grupa w jego ujęciu obejmuje grzyby wytwarzające fragnobazydium; *Dacrymycetales* i *Tulasnellales*, formujące podstawki bez przegród, umieścił on w podklasie *Autobasidiomycetes*. *Ustilaginales* zostały przez niego zaliczone do specjalnej grupy *Hemibasidii*. Möller (1895) w *Protobasidiomycetes* pozostawił *Auriculariaceae*, *Uredinaceae*, *Pilacraceae* (= *Phleogenaceae*), *Sirobasidiaceae*, *Tremellaceae*, *Hyaloriaceae*. Podział na *Auto-* i *Protobasidiomycetes* stosował m.in. Gäumann (1926), a w polskiej literaturze mikologicznej Chelchowski (1898).

Protobasidiomycetes w ujęciu Moreau (1953) mają inny zakres niż u wyżej wymienionych autorów: obejmują wyłącznie *Uredinales* i *Ustilaginales*, podczas gdy grzyby tremelloidalne autor ten umieszcza w grupie *Dangeardiomycetes* (patrz dalej).

Phragmobasidiomycetes

Pojęcie „*Phragmobasides*” wprowadził van Tieghem (1893), który tak właśnie nazwał grzyby o podstawkach podzielonych przegrodami na dwie lub więcej komórek. Termin ten dał początek nazwie *Phragmobasidiomycetes*, który dla określenia podklasy podstawczaków używali m.in. Gäumann (1949, 1964) i Skirgiełło (1960a, 1961). Talbot (1968) oraz Moore (1977) użyli tej samej nazwy, ale w randze klasy. Nazwę *Phragmobasidiomycetidae* dla podklasy zastosowały Arx (1968), Kreisel (1969), McNabb (1973 a), Szweykowska i Szweykowski (1974) oraz Wojewoda (1977, 1981). Większość cytowanych autorów we *Phragmobasidiomycetidae* umieszcza tylko te grzyby, które mają fragnobazydia, niektórzy jednak (np. Gäumann) pozostawiają w tej grupie także *Tulasnellaceae* i *Dacrymycetaceae*, a więc grzyby o podstawie holobazydialnej. To ostatnie ujęcie jest sprzeczne z zasadniczą definicją, a nawet z samą nazwą tego taksonu.

Podklasie *Phragmobasidiomycetidae* przeciwstawia się podklasę *Holobasidiomycetidae* (Ainsworth 1973) lub podklasy *Gasteromycetidae* i *Hymenomycetidae* (Kreisel 1969).

Dangeardiomycetes

Wspomniany wyżej Moreau (1953) podzielił podstawczaki na: *Protobasidiomycetes*, do których zaliczył *Uredinales* i *Ustilaginales*, a więc grzyby nie wytwarzające owocników, *Dangeardiomycetes*, w których

umieścił rzędy *Auriculariales*, *Tremellales*, *Dacrymycetales*, *Tulasnellales* i *Eubasidiomycetes* z rzędami *Aphyllophorales*, *Boletales*, *Agaricales* i *Gasteromycetales* w *Aphyllophorales* umieścił rodzinę *Exobasidiaceae*.

Archeobasidiés i *Neobasidiés*

Chadefaud (1960) w obrębie *Basidiomycetes* wyróżnił dwie grupy *Archeobasidiés* (*Uredinales*, *Ustilaginales*, *Septobasidiales*, *Auriculariales*), a więc grzyby odznaczające się podstawką z przegrodami poprzecznymi (fragmobazydium o charakterze stichobazydium) i *Neobasidiés*. Te ostatnie rozdzielił na *Heterobasidiés* — *Tremellales* z *Tulasnella* i *Dacrymyces* — oraz *Homobasidiés*, czyli grzyby wytwarzające podstawki z przegrodami podłużnymi (fragmobazydia o charakterze chiasmobazydiów) lub podstawki bez przegród — holobazydia. Od sticho- lub chiasmobazydium wzięły nazwy podklasy w systemie Moore (1977).

TAKSONOMIA RZĘDÓW I NIŻSZYCH TAKSONÓW GRZYBÓW TREMELLOIDALNYCH

Tremellales

Do rzędu *Tremellales* zalicza się grzyby o metabazydiach zasadniczo podzielonych podłużnymi lub niekiedy ukośnymi przegrodami na 2-4 komórki; wyjątkowo mogą się tu trafiać podstawki o metabazydiach i prawie poziomymi przegrodami (zdarza się to czasem np. u *Tremella foliacea*, *T. exigua*, *T. simplex*, *T. mycophaga*, ale gatunki te jednak mają podstawki przeważnie z przegrodami podłużnymi lub ukośnymi). Metabazydia w tym rzędzie są ± kuliste, znacznie rzadziej cylindryczne (taki kształt występuje u *Tremellodendropsis* — rodzaju pośredniego między *Tremellales* i *Aphyllophorales*). Większość przedstawicieli rzędu wytwarza zarodniki wtórne.

Rząd jest rozmaicie ujmowany przez współczesnych autorów. Martin (1952) zalicza do niego *Auriculariaceae*, *Ceratobasidiaceae*, *Tremellaceae* i *Tulasnellaceae*. Jest to ujęcie najszersze. Donk (1966) podzielił *Tremellales* na dwa podrzędy: *Auriculariineae* z rodziną *Auriculariaceae* oraz na *Tremellineae* z rodzinami *Tremellaceae* i *Tulasnellaceae*. Ten sam autor (1972) odwrócił układ i podrząd *Tremellineae* zaliczył do rzędu *Auriculariales*. Moore (1977) dzieli *Tremellales* na inne podrzędy: *Tremellineae* i *Exidiineae*. McNabb (1973 a) i Wojewoda (1981) w obrębie tego rzędu wyróżniają tylko 3 rodziny: *Hyaloriaceae*,

Sirobasidiaceae i *Tremellaceae* *. Pierwsza rodzina odznacza się zarodnikami symetrycznymi bez dziobka, druga łańcuszkowatym (paciorkowatym) ustawieniem podstawek, powstających jedna nad drugą, trzecia ma podstawki luźne, owocnik gymnokarpiczny i zarodniki asymetryczne, z dziobkiem. Shaffer (1975) wszystkie te rodziny włącza do jednej — *Tremellaceae*.

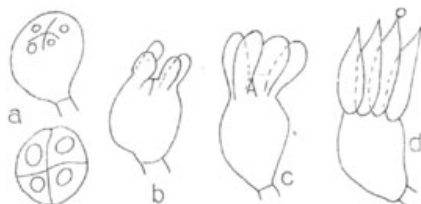
Hyaloriaceae i *Sirobasidiaceae* są bardzo ubogie w taksony niższej rangi: z obu tych rodzin opisano dotychczas 11 gatunków, natomiast *Tremellaceae* liczą przeszło 200 gatunków i wiele rodzajów. Próbowano tę rodzinę rozdzielać na podrodziny. G ü m a n n (1926) wymienia aż 5 takich podrodziny: *Stypelleae*, *Exidiopsidae*, *Tremelleae*, *Protopolyporeae*, *Protohydneae*. Podział ten oparty jest głównie na makromorfologii owocników: np. w *Exidiopsidae* znalazły się grzyby z rozpostartymi, płaskimi owocnikami (*Sebacina*, *Exidiopsis*), a w *Protohydneae* gatunki z rodzajów o hydnoidalnym hymenoforze (*Tremellodon* = *Pseudohydnum*). Pilát (1957), opierając się na podobnych kryteriach, przyjmuje 4 podrodziny: *Sebacinoideae*, *Tremelloideae*, *Gyrocephaloideae* i *Protohydnoideae*.

Wojewoda (1981) w obrębie *Tremellales* podał 35 rodzajów (tab. 1). Są one wyróżnione na podstawie kombinacji cech mikro- i makromorfologicznych. Niektóre z nich (np. *Sirobasidium*, *Xenolachne*, *Basidiendron*) wybitnie różnią się od pozostałych, wiele rodzajów odznacza się dość wyraźnymi cechami odróżniającymi, są jednak i takie, które nasuwają wiele wątpliwości co do ich rangi i zakresu. Nad taksonomią rodzaju w tym rzędzie (jak zresztą w wielu innych grupach taksonomicznych) ciągle jeszcze ciąży sugerowanie się makromorfologią w przypadkach, gdy cechy mikromorfologiczne, chemiczne i inne, są słabo zaznaczone. Odnosi się to np. do *Exidia* i *Exidiopsis*, które różnią się prawie wyłącznie kształtem owocników: pierwszy ma owocniki dość grube, mózgowato pofaldowane, listkowate lub płatowate do miseczkowatych, drugi bardzo cienkie, kortycjoidalne. Podobnie przedstawia się sprawa w przypadku grzybów o hymenoforze kolczastym, np. *Protodontia* lub *Pseudohydnum*. Ze względu na całkowitą odrębność morfologii owocników *Tremiscus* traktowany jest jako dobry rodzaj. Jednak budowa podstawek i innych elementów hymenium tego grzyba wskazują na jego bliskie pokrewieństwo z *Myxarium*, *Protodontia* i innymi rodzajami o miksarioidalnej podstawie. Być może część rodzajów powinna być połączona ze sobą.

Problem stanowią rodzaje wykazujące cechy pośrednie między typowymi przedstawicielami *Tremellales* a grupami pokrewnymi, *Tula-*

* Jülich (Personia 10: 325, 1979) zaproponował nową rodzinę: *Heteroscyphaceae*, z rodzajem *Heteroscypha* Oberw. et Agerer apud Agerer et Oberw.

nellales i Aphyllophorales. *Metabourdotia* i *Pseudotulasnella* (rys. 3, 9, 11) odznaczają się tylko częściowo rozwiniętymi przegrodami i budową podstawki (szczególnie u *Pseudotulasnella*) zbliżoną do *Tulasnellales*. Lowy (1964) zaliczył *Metabourdotia* do *Tremellaceae*, a *Pseudotulasnella* do *Tulasnellaceae*. Ten sam autor (Lowy 1971) obydwie rodzaje umieścił już w *Tulasnellaceae* i w opisanym przez siebie rzędzie *Metatremellales*, uważając, że zarówno słabo zaznaczone przegrody metabazydium jak i morfologia podstawki, a w szczególności obecność tulasnelloidalnych sterygm, wskazuje na przynależność tych grzybów do *Tulasnellaceae*.



Ryc. 3. *Pseudotulasnella guatemalensis* Lowy (1964)

a-b — młode metabazydia z niekompletnymi przegrodami; c-d — dojrzałe metabazydia bez przegród
a-b — young metabasidia with incomplete septa; c-d — mature metabazydia without septa

Cechy pośrednie między *Tremellales* i *Polyporaceae* wykazuje rodzaj *Aporpium*, którego owocniki mają budowę typową dla grzybów żagwiowatych, natomiast metabazydia odznaczają się obecnością podłużnych przegród, nie zawsze całkowicie rozwiniętych. Wielu autorów (m.in. Teixeira, Rogers 1955; Donk 1966; McNabb 1973 a) umieszcza ten rodzaj w rzędzie *Tremellales*. Bondarcev i Bondarceva (1960) utworzyli dla tego rodzaju nowy rząd *Aporpiales* i nową rodzinę *Aporpiaceae*. Komarova (1964) pozostawiła jednak *Aporpium* w *Polyporaceae*. Takiego samego zdania był Pilát (1971), który uważał, że *Aporpium* nie jest spokrewnione z rodzajem *Tremella*, a jego przegrody powstały niezależnie od *Tremellales* na drodze równoległej ewolucji.

Rodzaj *Tremellodendropsis* łączy w sobie cechy *Aphelaria* (*Aphelariaceae*, *Aphyllophorales*) i grzybów tremelloidalnych. Zarówno morfologia owocników jak i podstawki przypomina *Aphyllophorales*, ale część metabazydiów opatrzona jest przegrodami. Donk (1966), McNabb (1973 a) i Wojewoda (1977, 1981) umieszczają ten rodzaj w rzędzie *Tremellales*.

Odrębnym zagadnieniem jest taksonomia gatunku w tym rzędzie. Wśród blisko 235 gatunków występuje szereg takich, których ranga jest

niejasna. Odnosi się to np. do niektórych gatunków pasożytniczych. *Tremella mycophaga* i *T. simplex* różnią się od siebie liczbą komórek, na które podzielone jest ich metabazydium, oraz obecnością lub brakiem sprzążek. Prawdopodobnie różnice te mają charakter cytologiczny i związane są z podziałem komórek w podstawie. *Tremella encephala* i *T. steidleri* różnią się innymi wymaganiami ekologicznymi i związkiem z innymi żywicielami bezpośrednimi i pośrednimi. Jest bardzo prawdopodobne, że zarówno pierwsza para gatunków jak i druga są tylko odmianami lub formami. Część przedstawicieli rzędu *Tremellales* to gatunki słabo poznane, opisane tylko z materiału zebranego na jednym stanowisku. Wiele z nich zapewne stanowi tylko taksony o randze niższej od gatunku. Przykładem może być *Sebacina banatica* Pil. et Lindtn., która najprawdopodobniej jest jedynie formą *S. incrustans* (Wojewoda 1977).

W dalszym ciągu można spotkać się z powtórным opisywaniem gatunków już wcześniej opisanych. Reid (1970) opisał *Tremella polyporina*, gatunek pasożytujący w hymenoforze *Tyromyces*. Hauerslew (1977) znał pracę Reida (cytuje ją w swojej publikacji), widział zamieszczone tam ryciny, a mimo to opisał ten gatunek jako nowy, pod nazwą *Sebacina polyporophaga*. Identyczność obu taksonów nie może budzić żadnych wątpliwości: świadczy o tym zarówno specyficzne podłoże, jak i bardzo charakterystyczna morfologia podstawek, zgodna na ilustracjach i w opisach obu autorów. Takie powtórzenie opisu jeszcze częściej zdarzało się w czasach dawniejszych. O wielu takich kilkakrotnie opisywanych taksonach mamy dzisiaj dobre informacje, ale nie jest wykluczone, że niektóre z nich ukryte są w niedokładnym opisie lub wynikają m.in. z wielkiej zmienności wewnątrzgatunkowej *Tremellales*.

Przytoczone przykłady świadczą niewątpliwie o konieczności przeprowadzenia jeszcze dokładniejszych badań nad taksonomią gatunku w rzędzie *Tremellales*. Należy się oprzeć na obfitszych materiałach zgromadzonych z możliwie licznych stanowisk na całej Ziemi.

Auriculariales

Grzyby zaliczane do *Auriculariales* odznaczają się cylindrycznymi metabazydiami podzielonymi przegrodami poprzecznymi na 2—4 komórki. Zazwyczaj występują tu zarodniki wtórne, a u niektórych gatunków probazydia (niekiedy grubościennie). Owocniki są różnorodnie ukształtowane, a nieliczne gatunki w ogóle nie wytwarzają owocników. Bardzo często występują konidia.

Jest to grupa rozmaicie ujmowana. Martin (1952) traktuje ją jako rodzinę zaliczaną do rzędu *Tremelales*, Donk (1966) jako podrząd *Auri-*

culariineae w rzędzie Tremellales. Ostatni autor (1972) do Auriculariales włączył podrząd Tremellineae z rodzinami Tremellaceae i Tulasnellaceae. Wielu autorów (np. G ä u m a n n 1926 czy Pilát 1957) do Auriculariales włącza również rodzinę Septobasidiaceae. Kreisel (1969), Mc N a b b (1973 a), Shaffer (1975), W o j e w o d a (1977, 1981) traktują tę grupę jako rząd równoległy do Uredinales, Ustilaginales, Tremellales i Septobasidiales.

Nie ma zgodności co do podziału Auriculariales na rodziny. G ä u m a n n (1926) i Kreisel (1969) dzielą ten rząd na Auriculariaceae, Cystobasidiaceae i Phleogenaceae; Shaffer (1975) przyjmuje tylko rodzinę Auriculariaceae, natomiast Mc N a b b (1973 a) i W o j e w o d a (1977, 1981) zajmują stanowisko pośrednie pozostawiając dwie rodziny: Auriculariaceae i Phleogenaceae. Pilát (1957) podzielił Auriculariaceae na trzy podrodziny: Cystobasidioideae, Helicobasidioideae i Auricularioideae. Do ostatniej podrodziny zaliczył rodzaje *Pilacrella* i *Stilbum*, które na ogół umieszczane są w rodzinie Phleogenaceae. Jak widać taksonomia tego rzędu na szczeblu rodzin i podrodzin nie jest dobrze opracowana.

Auriculariales nie obfitują w rodzaje i gatunki. W o j e w o d a (1981) przyjął 21 rodzajów i 82 gatunki (tab. 1). Wydaje się, że rodzaje w tym rzędzie są lepiej rozgraniczone i bardziej zbliżone do naturalnych niż w rzędzie Tremellales. Przykładem takich właśnie rodzajów mogą być: *Eocronartium*, *Cystobasidium*, *Neotyphula*, *Paraphelaria*, *Phleogena*, *Myllitopsis*, *Kriegeria*. Dyskusyjne jest rozdzielanie np. *Auricularia* i *Hirneola*. Za D o n k i e m taki rozdział tych rodzajów przyjął W o j e w o d a (1977, 1981), ale np. L o w y (1971), znawca *Auricularia* s.l., a także Mc N a b b (1973 a) podtrzymują opinię, że rozdzielanie *Auricularia* na dwa rodzaje nie jest uzasadnione. W tym przypadku być może najsluszniejszą byłaby droga pośrednia, to znaczy nadanie obu tym taksonom rangi podrodzajów w obrębie rodzaju *Auricularia*. Podobne wątpliwości nasuwają blisko siebie stojące rodzaje *Helicogloea* i *Saccoblastia*.

W obrębie Auriculariales brak rodzajów o wyraźnych cechach pośrednich między innymi rzędami. Słabiej zaznaczone cechy pośrednie między Auriculariales a Septobasidiales wykazuje *Cystobasidium*, rodzaj odznaczający się grubościennym probazydium. Olive (1957) wskazuje natomiast na rodzaje z rzędu Aphyllorphorales, które budową niektórych elementów hymenium nawiązują do Auriculariales. Np. *Galzina* (Corticaceae) może mieć podstawki urnowate, rozszerzone w dole jak u *Platygløea* (= *Achroomyces*) oraz niekiedy opatrzone poprzeczną przegrodą i bocznie wyrastającymi sterygmami (ryc. 9). Podobieństwo budowy podstawek do Auriculariales występuje także u *Jaapia*, przed-

Tabela 1—Table 1

Liczba gatunków grzybów tremelloidalnych na Ziemi
Number of species of tremellaceous fungi in the world

<i>Tremellales</i> *		<i>Auriculariales</i>	
1. <i>Aporpium</i>	4	1. <i>Achroomyces</i>	26
2. <i>Basidiodendron</i>	15	2. <i>Auricularia</i>	3
3. <i>Craterocola</i>	1	3. <i>Cystobasidium</i>	3
4. <i>Dictyotremella</i>	1	4. <i>Eocronartium</i>	1
5. <i>Ductifera</i>	8	5. <i>Helicobasidium</i>	5
6. <i>Fibulobasidium</i>	2	6. <i>Herpobasidium</i>	3
7. <i>Eichleriella</i>	7	7. <i>Hirneola</i>	7
8. <i>Exidia</i>	22	8. <i>Helicogloea</i>	11
9. <i>Exidiopsis</i>	26	9. <i>Hoehnelomyces</i>	2
10. <i>Heterochaete</i>	30	10. <i>Jola</i>	1
11. <i>Heterochaetella</i>	5	11. <i>Kriegeria</i>	1
12. <i>Holtermannia</i>	6	12. <i>Mycogloea</i>	3
13. <i>Hyaloria</i>	2	13. <i>Myllitopsis</i>	1
14. <i>Metabourdotia</i>	1	14. <i>Neotyphula</i>	1
15. <i>Myxarium</i>	10	15. <i>Paraphelaria</i>	1
16. <i>Patouillardina</i>	1	16. <i>Phleogena</i>	1
17. <i>Protodontia</i>	4	17. <i>Phyllogloea</i>	4
18. <i>Protohydnum</i>	1	18. <i>Pilacrella</i>	1
19. <i>Protomerulius</i>	3	19. <i>Platycarpa</i>	2
20. <i>Pseudohydnum</i>	1	20. <i>Saccoblastia</i>	4
21. <i>Pseudotremellodendron</i>	1	21. <i>Stilbum</i>	1
22. <i>Pseudotulasnella</i>	1		
23. <i>Pseudostypella</i>	1	Razem (total): c. 82	
24. <i>Sebacina</i>	8	<i>Septobasidiales</i>	
25. <i>Sirobasidium</i>	6	1. <i>Septobasidium</i> c. 175	
26. <i>Stypella</i>	2	Razem na Ziemi c. 500	
27. <i>Tremella</i>	60	Total in the world	
28. <i>Tremellodendron</i>	8		
29. <i>Tremellodendropsis</i>	1		
30. <i>Tremiscus</i>	1		
31. <i>Xenolachne</i>	2		
Razem (total): c. 235			

stawiciela rodziny *Coniophoraceae*. Podstawka *Jaapia* często ma rozdętą nasadę, podobnie jak *Achroomyces* (Olive 1957), i może w niej występować poprzeczna przegroda. Przegrodę taką mogą mieć np. podstawki *Jaapia argillacea* (Domański 1975). Olive uważa *Galzinia* i *Jaapia* za bardzo prymitywne *Holobasidiomycetes*.

Gatunki *Auriculariales* są lepiej poznane niż *Tremellales*, ale i tutaj

* Należą tu jeszcze: *Fibulobasidium*, *Heteroscypha*, *Protodaedalea* i *Tremeloscyppha* (po jednym gatunku).

jest jeszcze wiele problemów do wyjaśnienia, np. kwestia *Hirneola auricula-judae*. Grzyb ten podawany jest z całego prawie obszaru Ziemi. Zachodzi podejrzenie, że nie wszystkie stanowiska tego gatunku, zwłaszcza z krajów tropikalnych, należą do wymienionego taksonu. Również nie jest sprawą wyjaśnioną czy okazy zbierane na drzewach iglastych rzeczywiście należy uznać za *H. auricula-judae*. Być może niektóre gatunki należałoby połączyć w jeden: dotyczy to np. bardzo mało różniących się od siebie *Herpobasidium filicinum* i *H. struthiopteridis*.

Można się spodziewać opisanie jeszcze nowych gatunków w tym rzędzie. Odnosi się to zwłaszcza do bardzo drobnych, niepozornych, zanikających po wyschnięciu grzybów z rodzaju *Achroomyces*, lub do gatunków występujących na roślinach zielnych, jak np. *Kriegeria*.

Septobasidiales

Grzyby tej grupy odznaczają się przede wszystkim ścisłym powiązaniem z owadami z grupy *Coccidae* (współżycie-pasożytnictwo). U większości gatunków występuje probazydium, które często jest grubościenne, a zarodniki ich mogą mieć przegrody i niekiedy wytwarzają zarodniki wtórne (ryc. 1).

Część mikologów daje tej grupie rangę rodziny (Bessey 1952; Martin 1952; Pilát 1957; Gäumann 1964), inni natomiast (Couch 1938; Chadefaud 1960; Donk 1964, 1966; Lowy 1968; Kreisel 1969; Ainsworth i Bisby 1971; McNabb 1973 a; Moore 1977; Wojewoda 1977, 1981), opierając się na specyficznych, ekologicznych i morfologicznych, odrębnych cechach tej grupy, są zwolennikami rangi rzędu.

Wyróżnia się w tym rzędzie tylko jedną rodzinę *Septobasidiaceae* opisaną przez Raciborskiego (1909).

Taksonomia rodzaju *Septobasidium* nie budzi żadnych wątpliwości. Jest on bardzo dobrze scharakteryzowany. Niektórzy autorzy wyróżniają jeszcze jeden rodzaj, *Uredinella* (Couch 1937). Rodzaj ten odznacza się cechami pośrednimi między *Septobasidiales* a *Uredinales*. Boedijn (1959) wykazał, że dwa znane gatunki *Uredinella* nie zasługują na rangę odrębnego rodzaju, lecz powinny być włączone do *Septobasidium*. W tym układzie w rzędzie *Septobasidiales* pozostałby tylko jeden rodzaj *Septobasidium*.

Septobasidium liczy 175 gatunków (Ainsworth, Bisby 1971). Większość z nich podaje w swojej monografii Couch (1938). Okazało się jednak, że znaczna część tych gatunków nie jest opisana w sposób ważny (Wojewoda 1981). Niektóre z nich Couch (1935, 1938) opisał bez diagnozy łacińskiej, która według Międzynarodowego Kodeksu

Nomenklatury Botanicznej obowiązuje od 1.I.1935 r. Aby gatunki Coucha można było uznać za ważne, należy je opublikować ponownie, z diagnozą łacińską. Część gatunków została natomiast przez Coucha opisana ze stadium płonnego, bez badania podstawek i zarodników. Jakkolwiek więc monografia Coucha jest wybitnym dziełem i zawiera bardzo dokładne opisy gatunków w języku angielskim oraz wspaniałe ilustracje, wymaga jednak poważnych uzupełnień, a być może również krytycznej rewizji. Warto zwrócić uwagę, że od czasów Coucha grzyby z rzędu *Septobasidiales* przestały się cieszyć zainteresowaniem mikologów i w badaniach nad tą bardzo interesującą grupą nastąpił zastój trwający właściwie aż do dziś. Warto przypomnieć, że rodzaj *Septobasidium* w Polsce jest dotychczas bardzo słabo poznany i zasługuje na szczególną uwagę i specjalne poszukiwania w terenie.

POCHODZENIE I EWOLUCJA GRZYBÓW TREMELLOIDALNYCH NA TLE FILOGENEZY PODSTAWCZAKÓW

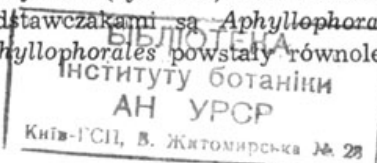
Poglądy na pochodzenie i ewolucję poszczególnych grup podstawczaków, a więc także grzybów tremelloidalnych, nie są zgodne. Hipotezy dotyczące tego zagadnienia można podzielić na trzy główne grupy: a — *Phragmobasidiomycetidae* są grupą wtórną w stosunku do *Holobasidiomycetidae*, b — obie te grupy pochodzą od wspólnych przodków i rozwinęły się mniej więcej równolegle, c — *Phragmobasidiomycetidae* są grupą pierwotną w stosunku do *Holobasidiomycetidae*.

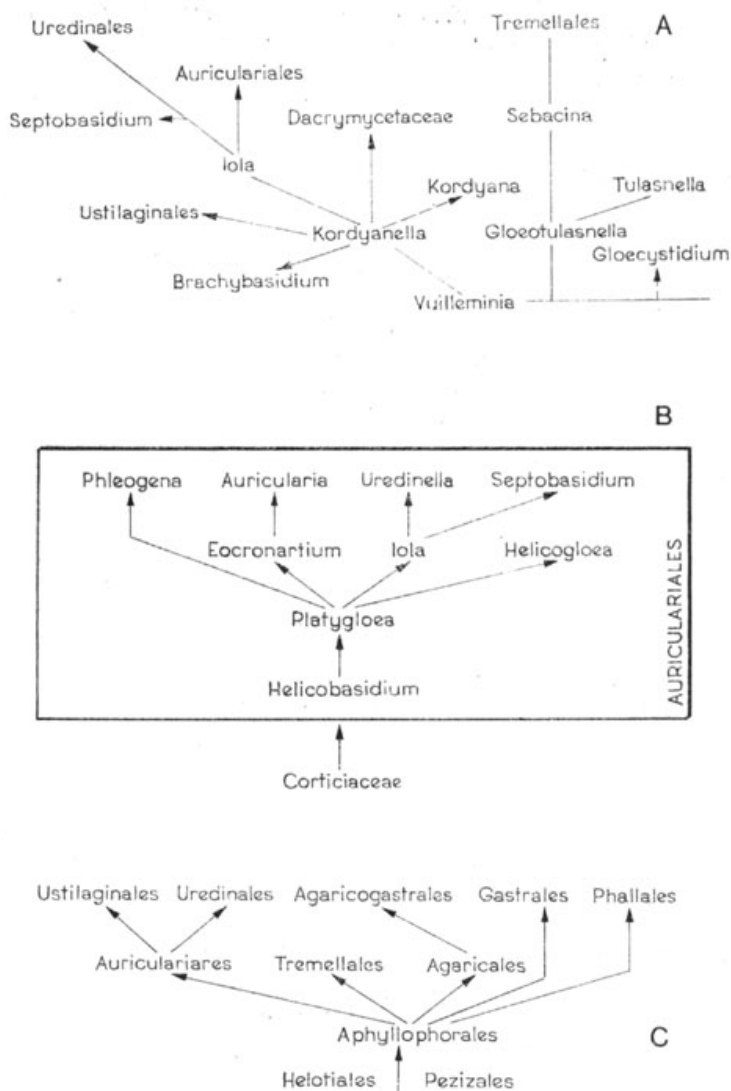
Phragmobasidiomycetidae jako grupa wtórna

Hipoteza głosząca, że *Holobasidiomycetidae* są grzybami pierwotnymi, a *Phragmobasidiomycetidae* (a więc także grzyby tremelloidalne) są grupą wtórną — ma wielu zwolenników.

Neuhoff (1924) wyprowadzał grzyby tremelloidalne od *Gloeocystidium* i *Vuilleminia* (*Corticaceae*). Te dwa rodzaje miały być przodkami *Gloeotulasnella* (*Tulasnellales*), z której powstały *Sebacina* i *Tulasnella*, a więc *Tremellaceae* i *Tulasnellaceae*. *Vuilleminia* dała początek rodzajowi *Kordyanella*, z którego rozwinęły się *Dacrymycetales*, *Ustilaginales* oraz *Auriculariales*, jako trzy linie rozwojowe. Z *Auriculariales* poprzez *Septobasidium* powstały *Uredinales* (ryc. 4 A).

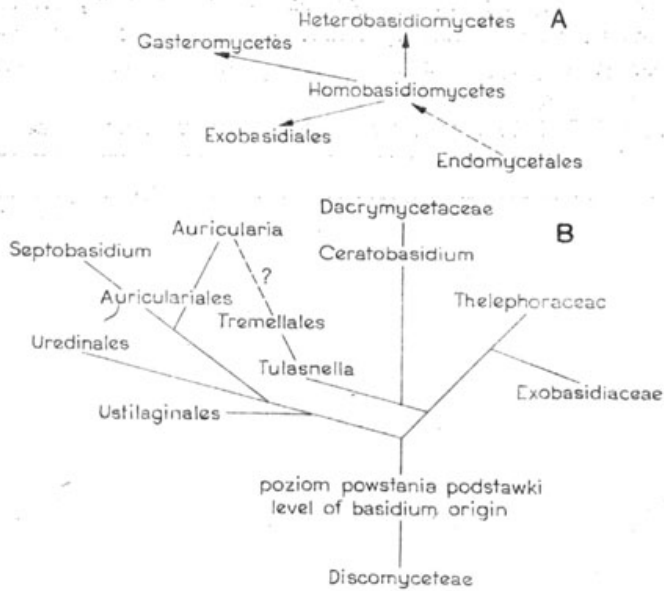
Gäumann (1949) sądził, że przodkami *Auriculariales* były *Corticaceae*, a więc grzyby mające holobazydium (ryc. 4 B). Ten sam autor (1964) twierdził, że najstarszymi podstawczakami są *Aphyllophorales*, które pochodzą od workowców. Z *Aphyllophorales* powstały równolegle





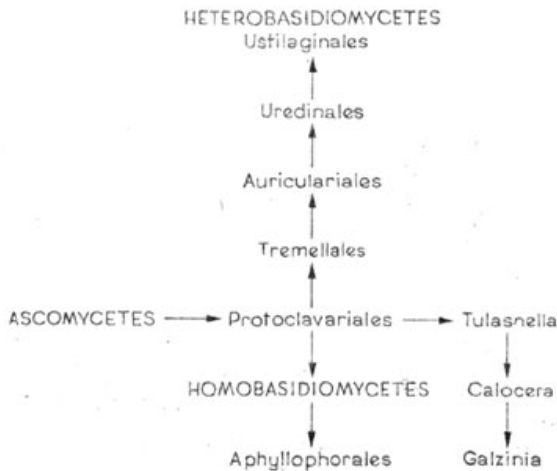
Ryc. 4. Diagram ewolucyjny — Evolutionary diagram of
 A — Heterobasidiales (Neuhoff 1924), B — Auriculariales (Gäumann 1949), C — Basidiomycetes (Gäumann 1964)

Auriculariales, *Tremellales* i *Agaricales*. *Auriculariales* dały początek *Ustilaginales* i *Uredinales*, a *Agaricales* stały się przodkami różnych grzybów z grupy *Gasteromycetes* (ryc. 4 C).



Ryc. 5. Diagram ewolucyjny — Evolutionary diagram

A — Basidiomycetes (Ubrizsy, Vörös 1966), B — Heterobasidiomycetes (Bessey 1952)



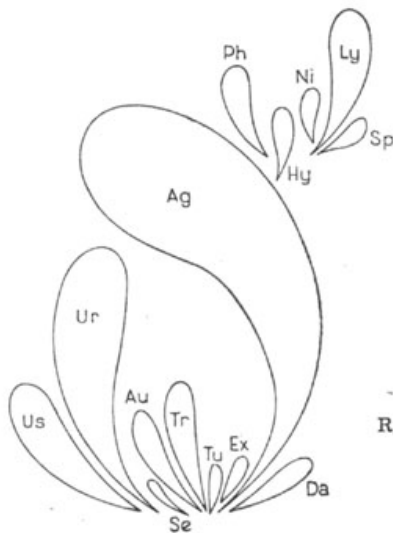
Ryc. 6. Diagram ewolucyjny *Heterobasidiomycetes* (Heim 1969)
Evolutionary diagram of *Heterobasidiomycetes* (Heim 1969)

Ubrizsy i Vörös (1966) byli zdania, że *Endomycetales* dały początek podklasie *Homobasidiomycetidae*, które miały się rozwinąć dalej w trzy odrębne grupy: *Exobasidiales*, *Gasteromycetes* i *Heterobasidiomycetes* (ryc. 5 A).

Kreisel (1967, 1969) przedstawił teorię ewolucji owocnika w klasie podstawczaków. Owocniki występujące w grupie grzybów tremeloidalnych (np. owocnik korticjoidalny lub mózgowato pofałdowany czyli „tremeloidalny”) zdaniem tego autora są ewolucyjnie najmłodsze. Najstarsze i najprymitywniejsze miałyby być kuliste owocniki grzybów podziemnych, następnie owocniki kantarelloidalne, klawarioidalne itd. Zgodnie z tą teorią Kreisel za pierwotne podstawczaki uważa *Gasteromycetidae*.

Równoległy rozwój *Phragmo-* i *Holobasidiomycetidae*

Bessey (1952) przodków *Basidiomycetes* dopatrywał się w grupie *Discomycetes*. Jego zdaniem \pm równoległe rozwinęły się trzy grupy podstawczaków: a — *Ustilaginales*, *Uredinales*, *Auriculariales* i *Septobasidiales*, a więc grzyby o podstawkach podzielonych poprzecznie, b — *Tulasnellaceae*, *Ceratobasidiaceae*, *Dacrymycetaceae* i *Tremellaceae*,



Ryc. 7. Diagram ewolucyjny *Basidiomycetes* (Shaffer 1975)

Evolutionary diagram of *Basidiomycetes* (Shaffer 1975)

Ag — Agaricales; Au — Auriculariales; Da — Dacrymycetales; Ex — Exobasidiales; Hy — Hymenogastreales; Ly — Lycoperdales; Ni — Nidulariales; Ph — Phallales; Se — Septobasidiales; Sp — Sphaerobolales; Tu — Tulasnellales; Ur — Uredinales; Us — Ustilaginales

czyli grzyby bardzo zróżnicowane pod względem budowy podstawek: ze sterygmami oddzielonymi przegrodami od metabazydiów, z metabazydium podzielonym podłużnie lub z holobazydium, c — pozostałe podstawczaki, a więc *Exobasidiales*, *Agaricales* i *Aphylophorales*, a więc grzyby o podstawie holobazydalnej (ryc. 5B).

Wybitny mikolog francuski, Heim (1969), widział najprymitywniejsze podstawczaki w grupie określanej przez niego jako *Protoclavariales*. Najstarszym rodzajem *Basidiomycetes* miałyby być *Tulasnella* (Heim 1952). Jedną linię rozwojową od *Tulasnella* poprzez *Calocera* i *Galzinia* dały *Aphylophorales*, z nich potem rozwinęły się *Agaricales*, a drugą linię stanowiły *Tremellales-Auriculariales-Uredinales-Ustilaginales* (ryc. 6). Autorem teorii głoszącej, że epibazydia *Tulasnella* są egzogenicznymi askosporami, był Rogers (1932). Hipotetycznym przodkiem *Tulasnella* miał być grzyb zbliżony budową do *Ascocorticium*. W niektórych publikacjach rodzaj ten określa się jako *Protoascocorticium*.

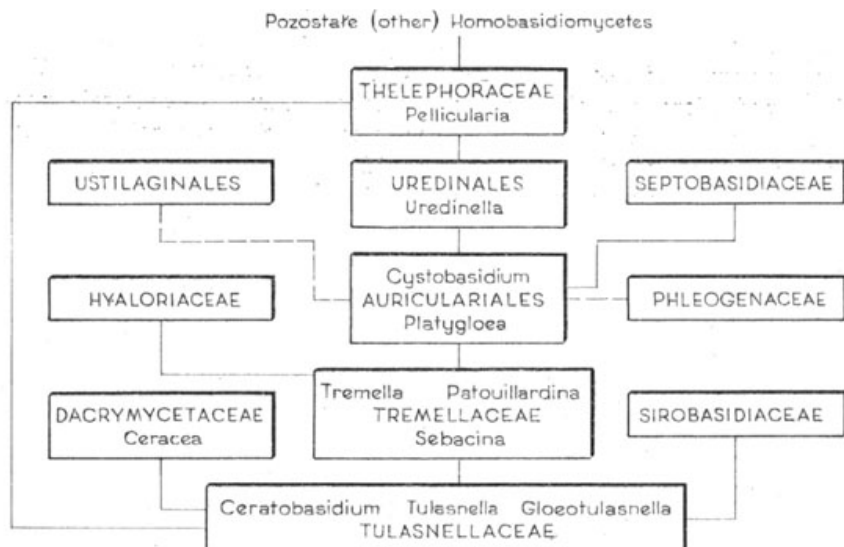
Shaffer (1975) w swoim diagramie ewolucyjnym traktuje *Ustilaginales*, *Uredinales*, *Septobasidiales*, *Auriculariales*, *Tremellales*, *Tulasnellales*, *Exobasidiales*, *Agaricales* (z włączonymi tu *Aphylophorales*) i *Dacrymycetales* — jako równoległe gałęzie rozwojowe w grupie *Basidiomycetes*, jedynie *Gasteromycetes* wyprowadza od *Agaricales* (ryc. 7).

Phragmobasidiomycetidae jako grupa pierwotna

Gäumann (1926) uważał *Tremellales* za grupę pierwotną, z której powstały *Holobasidiomycetidae*: z *Tremellales* miały się rozwinąć *Tulasnellaceae*, a z nich *Vuilleminia* (*Corticaceae*, *Aphylophorales*) i *Brachybasidium* (*Brachybasidiales*).

Linder (1940) wyprowadzał rdze od workowców z rzędu *Sphaeriales* i *Dothideales*. Jego zdaniem rdze dały początek *Auriculariales*, te zaś były przodkami *Tremellales* i *Dacrymycetales*. Z *Tremellales* powstały *Corticium*, *Thelephora* i *Exobasidium*, a więc rzędy *Aphylophorales* i *Exobasidiales*.

Martin (1945), podobnie jak Rogers (1932), sądzi, że protoplastą *Tremellales* jest *Tulasnella*. Z *Tulasnellaceae* powstały *Auriculariaceae*. Według Martina, *Sirobasidiaceae* stanowią odrębną linię rozwojową wywodzącą się od *Gloeotulasnella*. *Homobasidiomycetes* powstały z dwóch linii rozwojowych: z *Auriculariales* poprzez *Uredinales* oraz z pierwotnych *Tulasnellales* (ściślej z rodzaju *Ceratobasidium*). Najstarszą filogenetycznie grupą były według tego autora *Tulasnellales* (ryc. 8). *Homobasidiomycetes* powstałyby dwoma drogami: z holobazydium i z phragmobazydium.

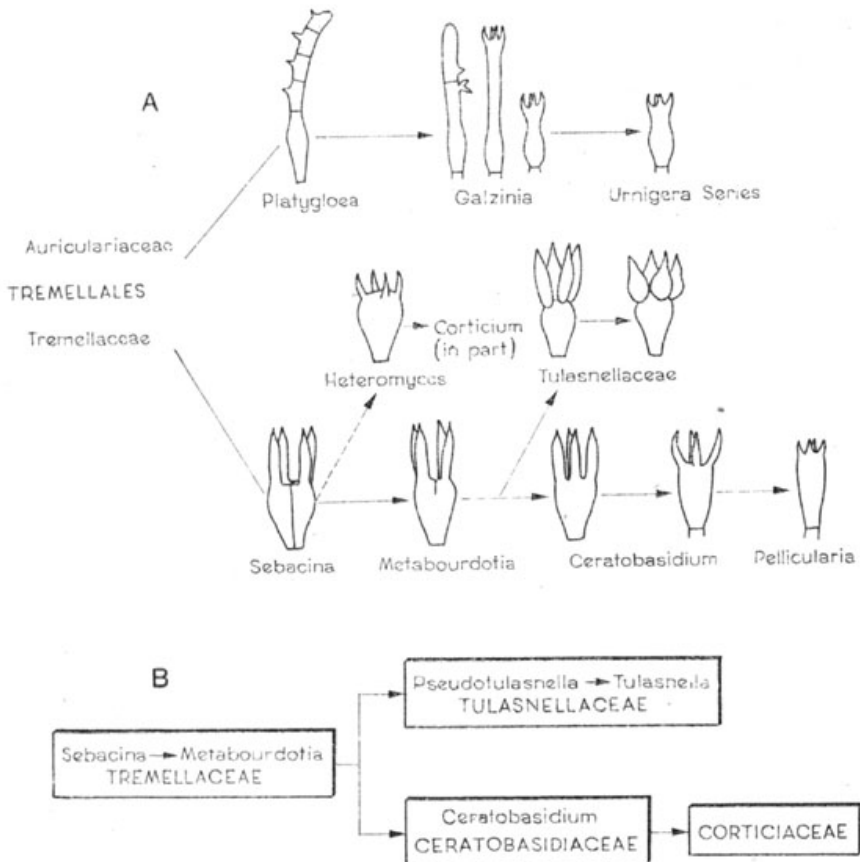


Ryc. 8. Diagram ewolucyjny *Heterobasidiomycetes* (Martin 1945)
Evolutionary diagram of *Heterobasidiomycetes* (Martin 1945)

Hipotezę pierwotności *Phragmobasidiomycetidae* bardzo dobrze ilustruje diagram ewolucyjny Olive'a (1957). Według niego *Corticaceae* i *Aphyllorphorales* mogły powstać kilkoma drogami: jedną z *Auriculariaceae* poprzez *Platygloea* (= *Achroomyces*), i *Galzinia*, w kierunku *Urnigera* z zanikiem przegród poprzecznych w metabazydium, drugą od *Sebacina* poprzez *Heteromyces* (*Oliveonia*) do *Corticaceae*, trzecią od *Metabourdotia* poprzez *Ceratosbasidium* do *Pellicularia*, również z zanikiem przegród, ale w tym przypadku podłużnych (ryc. 9A). Zachodzi tu przekształcenie fragmobazydium w holobazydium.

Ważnego argumentu na rzecz pierwotności grzybów tremelloidalnych dostarczył Lowy (1964), który stwierdził u opisanego przez siebie gatunku *Pseudotulasnella guatemalensis* (ryc. 3) fakt występowania niekompletnie wykształconych przegród w młodych metabazydiach. Przegrody te z wiekiem zanikają. Lowy wyprowadza *Pseudotulasnella* od *Sebacina* poprzez *Metabourdotia*. Z *Pseudotulasnella* dzięki zupełnemu zanikowi przegród w metabazydium powstała *Tulasnella* i rodzina *Tulasnellaceae*, a jako druga linia *Ceratosbasidium* i rodzina *Ceratosbasidiaceae*, pozbawiona tulasneloidalnych, odgrodzonych sterygm. Z *Ceratosbasidiaceae* rozwinęły się *Corticaceae* (ryc. 9B); tak więc *Tremellales* dały początek *Aphyllorphorales*.

Cejp (1958) za pierwotne *Basidiomycetes* uważa pasożytnicze *Auriculariales*, z których rozwinęły się dwie linie, wyższe *Heterobasidio-*



Ryc. 9. A — Diagram ewolucyjny *Homobasidiomycetes* powstałych w dwóch głównych seriach z *Tremellales* (Olive 1957)

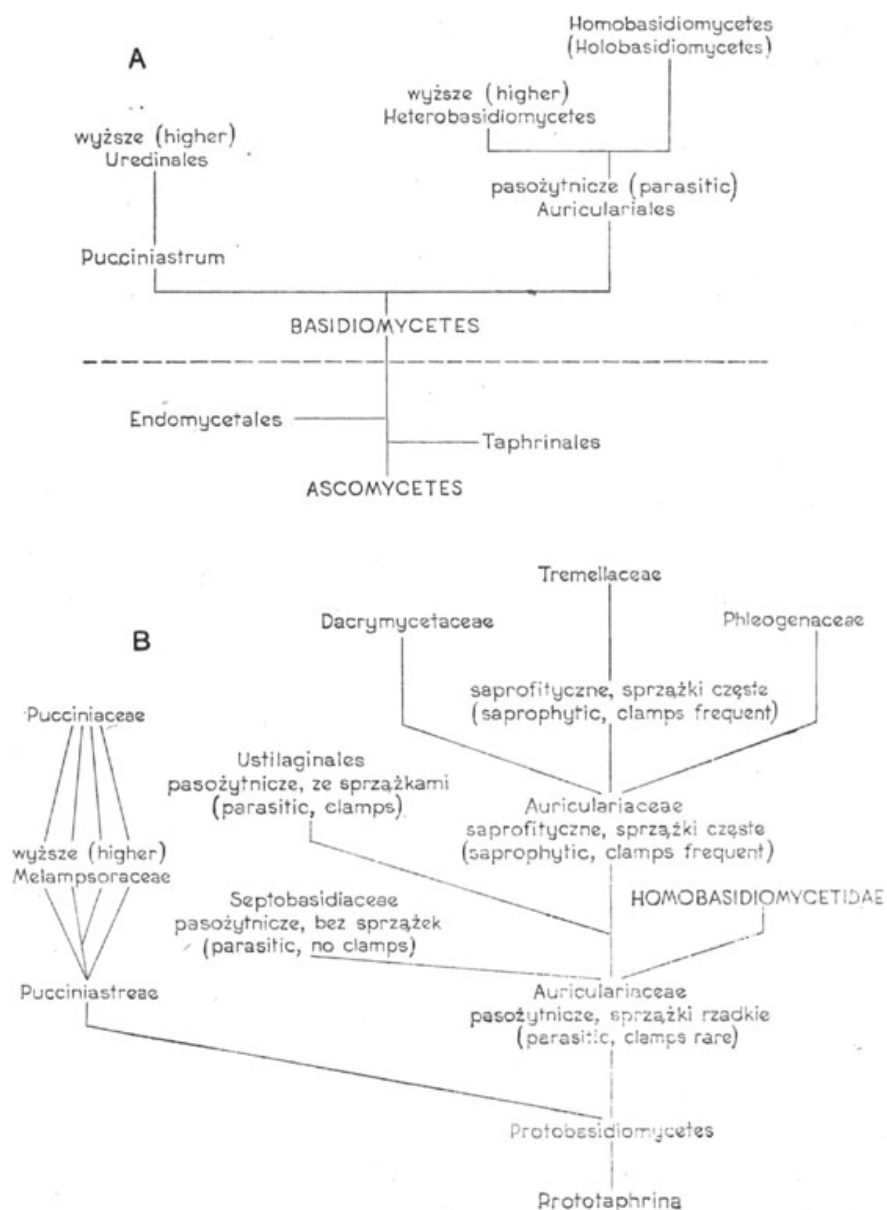
Evolutionary diagram of the *Homobasidiomycetes* in two main series from the *Tremellales* (Olive 1957)

B — *Sebacina* i *Metabourdotia* w diagramie ewolucyjnym (Lowy 1964)

Sebacina and *Metabourdotia* in the evolutionary diagram (Lowy 1964)

mycetes oraz *Homobasidiomycetes*. *Uredinales* stanowią tylko linię równoległą do *Auriculariales* (ryc. 10A).

Savile (1955, 1968) wyprowadza *Auriculariaceae* od *Prototaphrina* poprzez *Protobasidiomycetes*. Według niego prymitywniejsze i starsze są pasożytnicze *Auriculariaceae*. Z nich powstały cztery linie: *Septobasidiaceae*, *Ustilaginales*, saprofityczne *Auriculariaceae* oraz wielka podklasa *Homobasidiomycetidae*. Z saprofitycznych *Auriculariaceae* roz-



Ryc. 10. Diagram ewolucyjny — Evolutionary diagram of

A — *Heterobasidiomycetidae* (Cejp 1968), B — *Heterobasidiomycetidae* (Savile 1968)

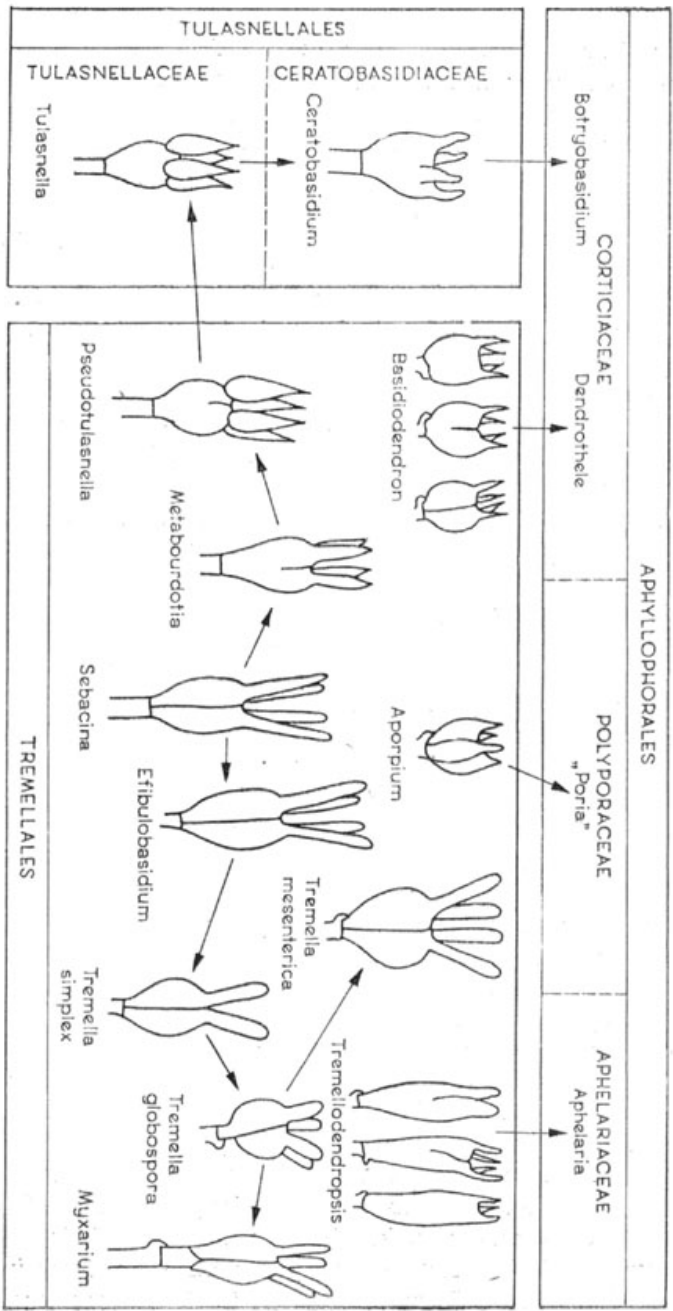
winęły się *Dacrymycetaceae*, *Tremellales* i *Phleogenaceae*. *Uredinales* według tego autora pochodzą wprost od *Protobasidiomycetes* (ryc. 10B). Przodkiem *Basidiomycetes* miałby być więc hipotetyczny grzyb podobny do *Taphrina*, pasożytujący na paprociach, który zaczął wytwarzać zarodniki egzogenicznie.

Ingold (1969) zalicza *Auriculariales* i *Ustilaginales* do niższych podstawczaków, natomiast *Hymenomycetes* (*Agaricales* i *Aphyllorphorales*) oraz *Gasteromycetes* traktuje jako wyższe *Basidiomycetes*.

Raper i Flexer (1971) opierając się na badaniach ultrastruktury grzybów, doszli do wniosku, że *Heterobasidiomycetes* są pierwotniejsze, a *Homobasidiomycetes* wtórne.

Demoulin (1977) jest zwolennikiem teorii pochodzenia *Basidiomycetes* wprost od krasnorostów. Pierwotnymi podstawczakami miałyby być *Uredinales*, z których rozwinęły się *Septobasidiales*, potem pasożytnicze *Auriculariales*.

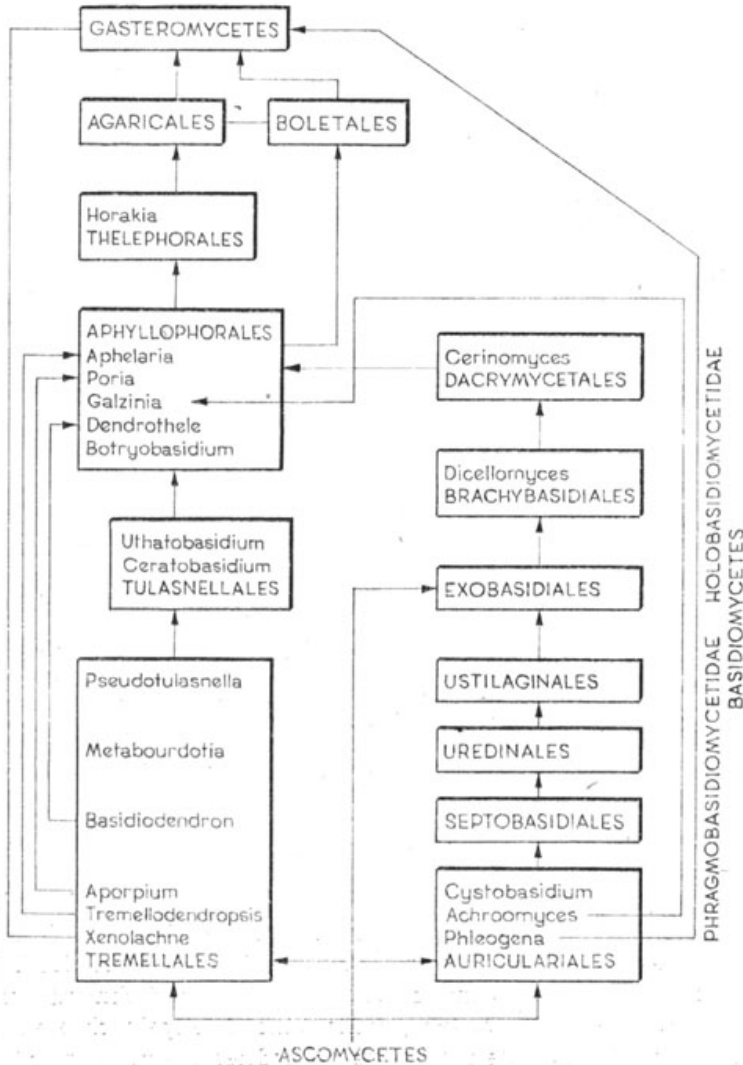
Diagram (ryc. 11) wskazuje drogę potencjalnej ewolucji podstawki grzybów z rzędu *Tremellales* i grup pokrewnych. Za rodzaj pierwotny można uznać *Sebacina* s.s. W jednym kierunku z *Sebacina* powstała *Metabourdotia* (z częściowym zanikiem przegród w metabazydium), z niej *Pseudotulasnella* i *Tulasnella* (rodzina *Tulasnellaceae*) oraz jako boczne odgałęzienie *Ceratobasidium* i *Oliveonia* — już zupełnie pozbawione przegród (rodzina *Ceratobasidiaceae*). Z *Ceratobasidiaceae* mogły rozwinąć się *Corticaceae*, a z nich pozostałe *Aphyllorphorales*. Druga linia rozwojowa od *Sebacina* prowadzi przez *Efibulobasidium* do *Tremella*. Podstawka *Efibulobasidium* odznacza się brakiem sprzążki subbazydialnej, a owocniki tego rodzaju w przeciwieństwie do *Sebacina* nie są rozpostarte lecz mają postać pęcherzyków, a więc budową zbliżone są nieco do owocników *Tremella*. W rodzaju *Tremella* niektóre gatunki są pozbawione sprzążki subbazydialnej (np. *T. simplex*) co można by uznać za cechę pośrednią między *Sebacina*, a rodzajami ze sprzążką subbazydialną. *Tremella globospora* ma podstawkę pośrednią między typowymi gatunkami *Tremella* (np. *T. mesenterica*) a grzybami z rodzaju *Myxarium* i pokrewnych rodzajów. *Myxarium* odznacza się odrębną budową podstawki „miksarioidalnej”. Od *Tremella* można wywodzić *Exidia*, *Exidiopsis*, *Craterocola*, *Eichleriella* i *Basidiodendron*. Oberwinkler (1972) wykazał, że *Basidiodendron* jest blisko spokrewniony z *Dendrothele* (*Corticaceae*). W niektórych okazach *Basidiodendron eyrei* można spotkać zarówno fragmobazydia jak i holobazydia. Również niektóre gatunki *Heterochaete* (*Tremellales*) i *Dendrothele* (*Corticaceae*) wykazują wielkie podobieństwo budowy hymenium, a to samo odnosi się do *Tremella mesenterica* i *Cylindrobasidium evolvens* oraz *Exidiopsis* i *Athelopsis*. Wszystko to wyraźnie wskazuje, że



Ryc. 11. Diagram ewolucyjny podstawki Tremellales i Tulasnellales (oryg.)
 Evolutionary diagram of basidium of Tremellales and Tulasnellales (orig.)

istnieje bliskie pokrewieństwo między *Tremellales* i *Corticiaceae* oraz, że ta druga rodzina mogła powstać z grzybów tremelloidalnych.

Omawiany już wyżej rodzaj *Aporpium* mógł dać początek niektórym rodzajom *Polyporaceae* (*Poria?*), a rodzaj *Tremellodendropsis* jest być może protoplastą rodziny *Aphelariaceae* (*Aphyllophorales*).



Ryc. 12. Diagram ewolucyjny *Basidiomycetes* (orig.)
Evolutionary diagram of *Basidiomycetes* (orig.)

Opierając się na budowie podstawki oraz na innych cechach, można przypuszczać, że grzyby tremelloidalne są grupą pierwotną (ryc. 12). Obecność licznych konidiów, specjalne stadia konidialne (np. u *Craterocola*), występowanie przegród w zarodnikach, pozwalają sądzić, że grzyby tremelloidalne mogły powstać w Ascomycetes. Być może *Auriculariales* i *Tremellales* powstały niezależnie od siebie, równolegle, ale nie można także wykluczyć, że przynajmniej część *Auriculariales* pochodzi od *Tremellales* (lub odwrotnie). Pewne wspólne cechy wykazują np. *Tremella* lub *Patouillardina*, których przegrody ukośne lub nawet poprzeczne, przypominają przegrody *Auriculariales*. Z *Auriculariales* poprzez *Septobasidiales* (ciąg: *Cystobasidium-Septobasidium-Uredinella-Uredinales*) mogły powstać rdze. Wszystko wskazuje na to, że *Tulasnellales* powstały z *Tremellales*. *Aphylophorales* wydają się być grupą o bardzo różnorodnym pochodzeniu: można je wyprowadzać od *Auriculariales* (od *Achroomyces* poprzez *Galzinia*), od *Tremellales* (poprzez *Basidiodendron* i *Dendrothele* oraz poprzez *Tremellodendropsis* i *Aphelaria*, a być może poprzez *Aporpium* i *Poria*), od *Tulasnellales* (poprzez *Ceratobasidium* i *Oliveonia*, a dalej przez *Botryobasidium*), wreszcie od *Dacrymycetales* (poprzez *Cerinomyces*). *Exobasidiales* można wyprowadzać bezpośrednio od *Ascomycetes*. Rząd ten mógł dać początek grupie *Brachybasidiales*, a ta rządowi *Dacrymycetales*. Ten ostatni rząd wykazuje również pewne związki z rodziną *Ceratobasidiaceae*.

Od *Aphylophorales* można wyprowadzać *Agaricales* i poszczególne rzędy grupy *Gasteromycetes*. Na ogół nie wiąże się wnętrzników z grzybami tremelloidalnymi. A jednak niektóre *Tremellales* (*Xenolachne*) i niektóre *Auriculariales* (*Phleogena*) wykazują pewne cechy zbliżone do *Gasteromycetes*. Ponieważ wiadomo, że *Gasteromycetes* posiadają liczne pomosty między *Agaricales*, więc można przypuszczać, że istnieją takie powiązania wnętrzników z grzybami tremelloidalnymi. Pewne sugestie na ten temat znajdują się u Donka (1971) i Singera (1971).

Wiek grzybów tremelloidalnych

Szczególnie poważnym brakiem bardzo utrudniającym sformułowanie teorii pochodzenia i ewolucji grzybów tremelloidalnych jest brak materiałów kopalnych z tej grupy. *Auriculariales*, *Tremellales* i *Septobasidiales* są grzybami odznaczającymi się bardzo drobnymi rozmiarami. Istnieją niewielkie szanse na zachowanie się kopalnych elementów tych grzybów. W rezultacie nie można powiedzieć nic pewnego o wieku grzybów tremelloidalnych, gdyż nie ma na to bezpośrednich dowodów. Pozostaje próba wnioskowania o wieku tej grupy drogą pośrednią.

Tiffney i Borghoorn (1974) podają, że podstawczaki (*Uredinales*, *Agaricales* i *Aphyllphorales*) występowały już w erze paleozoicznej, w okresie karbońskim, przed około 300 milionami lat. Jeśli przyjąć, że grzyby tremelloidalne są starsze od *Agaricales* i *Aphyllphorales*, można przypuszczać, że występowały już w karbonie, a nawet jeszcze wcześniej, np. w dewonie. W każdym razie dane zamieszczone przez cytowanych autorów wskazują, że najmłodszą grupą grzybów są *Gasteromycetes*, które pojawiły się dopiero w oligocenie, przed około 30 milionami lat, co mogłoby potwierdzać pierwotność *Phragmobasidiomycetidae* w stosunku do *Holobasidiomycetidae*, w chronologicznym układzie od *Auriculariales* i *Tremellales*, poprzez *Aphyllphorales*, *Agaricales* do *Gasteromycetes*.

AKTUALNY STAN BADAŃ TAKSONOMICZNYCH NAD GRZYBAMI TREMELLOIDALNYMI I PERSPEKTYWY NA PRZYSZŁOŚĆ

Odrębność budowy grzybów tremelloidalnych, obecność przegród w metabazydium i wytwarzanie zarodników wtórnych znane są mikologom już od przeszło 125 lat (Tulasne, Tulasne 1853). W tym dość długim okresie czasu znajomość tych grzybów i ich taksonomii ciągle postępowała naprzód. Powstało wiele opracowań poszczególnych taksonów, np. *Heterochaete* (Bodman 1952), *Holtermannia* i *Sirobasidium* (Kobayasi 1937, 1952), *Auricularia* (Lowy 1952), *Basiodendron* (Luck-Allen 1960), opracowano wstępny klucz do oznaczania *Platygløea* (= *Achroomyces*), którego autorem jest Bandoni (1956), jednak żaden takson z wyjątkiem *Septobasidium* (Couch 1938) nie doczekał się szczegółowej, wnikliwej i poprawnie udokumentowanej monografii z uwzględnieniem rozmieszczenia na całym obszarze Ziemi. Tylko niektóre większe obszary mają opracowane flory lub klucze do oznaczania gatunków grzybów tremelloidalnych. Dotyczy to Europy (Bourdot, Galzin 1928; Pilát 1957; Wojewoda 1977), północno-środkowej części Stanów Zjednoczonych Ameryki i przylegających terytoriów Kanady (Martin 1952), ZSRR (Rajtvijr 1967) oraz Ameryki Środkowej i częściowo Ameryki Południowej (Lowy 1971). Doidge E. (1950, *Bothalia* 5: 1-1094) podaje tylko wykaz z Rep. Płd. Afryki. Flory te zapewne nie są jeszcze kompletne.

Wiele danych dotyczących grzybów tremelloidalnych jest rozproszonych w licznych mniejszych pracach, artykułach i przyczynkach drukowanych w różnych czasopismach naukowych na całym świecie. Należałoby dążyć do rewizji wszystkich istniejących materiałów zielnikowych i do opracowania pełnych (nie tylko regionalnych) monografii poszczególnych taksonów. Dzisiejszy stan wiedzy o tych grzybach sta-

nowi mimo wszystko dobry punkt wyjścia do dalszych, nowocześniejszych badań.

W nowoczesnej taksonomii grzybów powinny być stosowane równoległe kryteria morfologiczne, cytologiczne, chemiczne, genetyczne, ekologiczne i chorologiczne (Kreisel 1974).

Kryterium morfologiczne należy do najwcześniej i najczęściej stosowanych w badaniach nad grzybami tremelloidalnymi (np. Fries 1821, 1874), z tym że autorzy starsi prawie wyłącznie opierali się na cechach makromorfologicznych. Dzisiaj wiemy, że uporządkowanie taksonomii i ustalenie naturalnego systemu grzybów powinno być oparte na anatomicznych i mikromorfologicznych cechach, gdyż one są genetycznie stałe, w przeciwieństwie do cech makroskopowych, często zależnych od lokalnych warunków klimatycznych i siedliskowych (Domanski 1965). I tak np. *Myxarium nucleatum* może wytwarzać owocniki prawie zupełnie płaskie, kształtu *Sebacina*, ale czasem spotykamy u tego gatunku okazy z owocnikami mózgowato pofaldowanymi, kształtu *Tremella*. O zaklasyfikowaniu tego gatunku muszą więc decydować przede wszystkim cechy budowy hymenium, a zwłaszcza „miksarioidalna” budowa podstawki.

Również cechy mikromorfologiczne muszą być oceniane bardzo krytycznie. Wiadomo, że główną cechą rodzaju *Septobasidium* lub *Achroomyces* (= *Platygløea*) jest obecność przegród w metabazydium. Znane są jednak gatunki tych rodzajów, które mają metabazydia jednokomórkowe, bez przegród. Nie można mimo to gatunków tych wyłączyć z *Septobasidium* lub *Achroomyces*, gdyż wszystkie inne cechy dobitnie wskazują na przynależność ich do grzybów tremelloidalnych. Odwrotnie, niektóre *Holobasidiomycetidae* mogą mieć pewne cechy charakterystyczne dla *Phragmobasidiomycetidae*. Rodzaj *Laeticorticium* (*Corticaceae*) odznacza się obecnością grubościennego probazydium, a jego metabazydium może wykształcać tylko jedną sterygmę, podobnie jak ma to miejsce u niektórych gatunków *Septobasidium* i *Achroomyces*. U *Laeticorticium simplicibasidium* stwierdzono nawet kiełkowanie zarodników w zarodniki wtórne (Larsen, Gilbertson 1974), co jest cechą przypisywaną *Phragmobasidiomycetidae* lub *Heterobasidiomycetidae*. Zachodzi pytanie, do której grupy zaliczyć taki gatunek o cechach pośrednich. Odpowiedzieć na nie można tylko po uwzględnieniu szeregu innych cech.

U niektórych *Agaricales*, *Aphylophorales* i *Dacrymycetales* stwierdzono przegrody poprzeczne w metabazydiach: występują one czasem np. u *Haasiella* (*Clitocybe*) *venutissima* (Rogers 1971), u *Clavulinopsis* (Petersen 1978) oraz u *Dacrymyces* (Reid 1974). Przegrody te mają jednak charakter wtórny i nie mogą stanowić podstawy do zaliczenia

tych grzybów do *Auriculariales*. Niemniej, takie właśnie cechy, na które dawniej zupełnie nie zwracano uwagi, muszą być obecnie bardzo dokładnie studiowane. Dopiero 25 lat temu odkryto fragmobazydia u *Aporpium caryae* (Teixeira, Rogers 1955), który to gatunek był przedtem zaliczany jako *Poria* do *Polyporaceae*. Jest bardzo prawdopodobne, że może być więcej takich taksonów o cechach grzybów tremelloidalnych, ale na razie zaliczanych do innych grup.

Większość grzybów tremelloidalnych ma monomityczną strukturę strzępkową, część zaś odznacza się strukturą dymityczną. Jeszcze nie wszystkie gatunki są zbadane pod tym względem. Luka ta wymaga uzupełnienia.

Wiadomo jest, że niektóre grzyby tremelloidalne nie tworzą owocników i rozwijają się we wnętrzu innych grzybów w postaci luźnych elementów hymenium. Mowa tu o takich pasożytach, jak np. *Achroomyces peniophorae*, *Tremella obscura*, *T. polyporina* i opisane niedawno przez Hauersleva (1977) pasożyty *Ascomycetes*. Należy zwrócić baczną uwagę na owocniki *Agaricales*: tam też można się spodziewać pasożytniczych grzybów tremelloidalnych pozbawionych własnych owocników.

Dotychczas grzyby tremelloidalne są słabo zbadane pod względem wytwarzania zgnilizny drewna. Większość tych grzybów występuje na drewnie, a wytwarzany typ zgnilizny jest ważną cechą pomagającą w oznaczaniu grzybów (Domanski 1974).

Niewystarczające staje się badanie grzybów tremelloidalnych tylko w mikroskopie świetlnym. Konieczne jest stosowanie mikroskopów elektronowych: transmisyjnego i SEM (Moore, McAlear 1962; Moore E. J. 1965; Moore R. T. 1977; Oberwinkler 1978).

Stosunkowo słabo poznany jest chemizm tych grzybów. Nie stwierdzono u nich np. amyloidności tak często spotykanej u *Ascomycetes*, *Aphylophorales* i *Agaricales*. Tylko u jednego gatunku, *Sebacina dimittica*, wykryto desktrynoidalność (Oberwinkler 1963). Cechą taksonomiczną może być np. chemizm pigmentu. *Tremella mesenterica* ma np. pigmentację o charakterze karotenoidalnym, zaś pigment *Tremiscus helvelloides* pozbawiony jest karotenoidów (Arpin, Fiasson 1971).

Za kryterium ekologiczne można uznać symbiozę *Septobasidium* z owadami z grupy *Coccidae*. Wielu autorów dzięki temu traktuje tę grupę grzybów jako oddzielny rząd. Kryterium chorologiczne należałoby zastosować dla rodzaju *Hirneola*. Być może niektóre z gatunków tego rodzaju powinny być uznane tylko za rasy geograficzne.

Potrzebne jest szersze zastosowanie badania tych grzybów w czystych kulturach. Dobre wyniki może dać uwzględnienie pokrewnych taksonów w ich szerokim rozmieszczeniu na obszarze całej Ziemi. Pod-

stawą badań jednak w dalszym ciągu muszą być terenowe obserwacje florystyczne i gromadzenie dużej ilości materiałów zielnikowych.

Konieczne jest ujednoczenie terminologii dotyczącej poszczególnych elementów morfologii i anatomii owocników grzybów tremelloidalnych, np. cystyd, cystydioł, dikariofiz, parafizoid. Na rozbieżność terminologii dotyczącej budowy podstawki grzybów tremelloidalnych i podstawki *Tulasnella* zwraca uwagę m. in. Talbot (Ainsworth, Bisby 1971). W odniesieniu do polskich grzybów tremelloidalnych terminologia taka została zaproponowana przez Wojewodę (1977, 1981), wymaga jednak ona jeszcze pewnych uzupełnień i poprawek.

ZAKOŃCZENIE

Po przeanalizowaniu poglądów najwybitniejszych mikologów, a w szczególności znawców grzybów tremelloidalnych oraz uwzględnieniu własnych badań wydaje się, że najśluszniejszy jest podział podstawczaków na podklasy *Phragmobasidiomycetidae* i *Holobasidiomycetidae*. Podklasy te można dobrze zdefiniować i dają się one łatwo odróżnić na podstawie mikroskopowego badania owocników. Znacznie trudniej jest zdefiniować podklasy *Heterobasidiomycetidae* i *Homobasidiomycetidae*, których cechy w znacznym stopniu zachodzą na siebie. Z tego powodu proponowane jest przyjęcie następującego podziału podstawczaków:

Podklasa: <i>Phragmobasidiomycetidae</i>	<i>Thelephorales</i>
Rzędy: <i>Tremellales</i>	<i>Boletales</i>
<i>Auriculariales</i>	<i>Agaricales</i>
<i>Septobasidiales</i>	<i>Podaxales</i>
<i>Uredinales</i>	<i>Phallales</i>
<i>Ustilaginales</i>	<i>Hymenogastrales</i>
Podklasa: <i>Holobasidiomycetidae</i>	<i>Lycoperdales</i>
Rzędy: <i>Exobasidiales</i>	<i>Gautieriales</i>
<i>Brachybasidiales</i>	<i>Tulostomatales</i>
<i>Dacrymycetales</i>	<i>Nidulariales</i>
<i>Tulasnellales</i>	<i>Melanogastrales</i>
<i>Aphyllorphorales</i>	<i>Sclerodermatales</i>

Wyjaśnienia wymaga rząd *Thelephorales*. Wyróżnienie tego rzędu zaproponował Oberwinkler (1976), który uważa, że grzyby teleforoidalne zasługują dzięki swojej odrębności na tak wysoką rangę. Oberwinkler inaczej rozumie rząd *Thelephorales* niż starsi autorzy (np. Cejp 1958), którzy zaliczali tam oprócz grzybów teleforoidalnych także *Corticaceae*, *Stereaceae* i inne jeszcze rodziny dzisiaj umieszczane w rzędzie *Aphyllorphorales*. W najnowszej polskiej literaturze

przegląd wszystkich rodzajów rzędu *Thelephorales* sensu Oberwinkler można znaleźć u Domańskiego (1978).

Rząd *Bolestales* wyodrębniło wielu autorów (np. Moreau 1953; Skirgiełło 1960 b, 1975; Chadefaud 1960; Kreisel 1969). Ostatnio rząd *Boletales* przyjmuje również Moser (1978).

Niniejsza praca zamyka pierwszy, podstawowy etap badań nad grzybami tremelloidalnymi Polski na tle ich rozmieszczenia w Europie i na całej Ziemi. Praca ta wraz z pozostałymi (Wojewoda 1977, 1979, 1980, 1981) powinna ułatwić dalsze, bardziej szczegółowe opracowania taksonomii, ekologii i chorologii tych grzybów.

SUMMARY

The paper is devoted to tremellaceous fungi and related groups.

As tremellaceous fungi the author only considers fungi with the basidium divided lengthwise, crosswise or slantwise with septa, that is fungi included in the orders *Tremellales*, *Auriculariales* and *Septobasidiales* in the narrow sense. *Tulasnellales*, *Dacrymycetales*, *Brachybasidiales*, *Exobasidiales*, and *Sporobolomycetales* are excluded from the group of tremellaceous fungi.

In the work the taxonomic position of tremellaceous fungi is characterized with particular attention paid to the division of *Basidiomycetes* into subclasses *Heterobasidiomycetidae* and *Homobasidiomycetidae* and *Phragmo-* and *Holobasidiomycetes*. The author favours the second division as it is better defined. Distinct demarcations can be shown between the subclasses which differ above all by the presence of phragmo- or holobasidia.

Questions related to the taxonomy of particular orders of tremellaceous fungi are discussed. A list of genera accepted by the author (Wojewoda 1981) is given with the number of species in each genus.

Hypotheses about the evolution of tremellaceous fungi may be divided into three groups a—*Phragmobasidiomycetidae* are secondary and *Holobasidiomycetidae* primary, b—the two groups developed independently, c—*Phragmobasidiomycetidae* and thus tremellaceous fungi are primary and *Holobasidiomycetidae* secondary. The author favours the last view. Arguments for this have been provided among others by Olive (1957), Lowy (1964).

The author has made an attempt to determine the age of tremellaceous fungi. If the assumption is made that tremellaceous fungi are older than *Homobasidiomycetidae* and even older than *Uredinales* and *Ustilaginales* they already existed in the carbon or devon.

Diagrams give 16 and 17 present the presumable period of evolution of the basidium and evolution of all groups of *Basidiomycetes*. A division of *Basidiomycetes* into subclasses and orders is proposed.

LITERATURA

- Ainsworth G. C., 1973, Introduction and Keys to Higher Taxa. [In:] Ainsworth G. C., Sparrow F. K., Sussman A. S., The Fungi, IV B. New York-San Francisco-London.

- Ainsworth G. C., Bisby G. R., 1971, Dictionary of the Fungi. Kew.
- Alexopoulos C. J., 1964, Introductory mycology. New York-London.
- Arpin N., Fiasson J. L., 1971, The pigments of *Basidiomycetes*: their chemotaxonomic interest. [In:] Petersen R. H., Evolution in the higher *Basidiomycetes*. Knoxville.
- Arx J. A., 1968, Pilzkunde. Lehre.
- Bandoni R. J., 1956, A preliminary survey of the genus *Platygløea*. *Mycologia* 48: 821-840.
- Bessey E. A., 1952, Morphology and Taxonomy of Fungi. Philadelphia-Toronto.
- Blanz P., 1978, Über die systematische Stellung der *Exobasidiales*. *Zeitschr. Mykol.* 44: 91-107.
- Bodman M. C., 1952, A taxonomic study of the genus *Heterochaete*. *Lloydia* 15: 193-233.
- Boedijn K. B., 1959, A species of *Septobasidium* shedding its immature basidia. *Persoonia* 1: 21-23.
- Bondarcev A. S., Bondarceva M. A., 1960, Ob izmenenii sistematičeskogo položénija roda *Aporpium*. *Bot. Žurn. AN SSSR* 45: 1693-1695.
- Bourdot H., Galzin A., 1928, *Hyménomycètes de France*. Sceaux.
- Brefeld O., 1888, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. VII-VIII. Leipzig.
- Cejp K., 1958, Houby II. Praha.
- Chadefaud M., 1960, Les végétaux non vasculaires. Cryptogamie. [In:] Chadefaud M., Emberger L., *Traité de botanique systematique*. I. Paris.
- Chelchowski S., 1898, Grzyby podstawkozarodnikowe Królestwa Polskiego. *Pam. Fizjogr.* 15: 3-285.
- Christiansen M. P., 1959, Danish resupinate fungi. I. *Dansk Bot. Ark.* 19: 1-55.
- Couch J. N., 1935, *Septobasidium* in the United States. *J. El. Mitch. Sci. Soc.* 51: 1-77.
- Couch J. N., 1937, A new fungus intermediate between the rusts and *Septobasidium*: *Uredinella* gen. nov. *Mycologia* 29: 665-673.
- Couch J. N., 1938, The genus *Septobasidium*. Chapell Hill.
- Demoulin V., 1977, The theory for direct filiation of *Basidiomycetes* from the red algae. 2 Intern. Mycol. Congr. Abstr. A-L: 140, Univ. South Florida, Tampa.
- Domański S., 1965, Znaczenie budowy mikroskopowej owocników w taksonomii grzybów wieloporowatych. *Wiad. Bot.* 9: 31-42.
- Domański S., 1974, *Basidiomycetes* (Podstawczaki) *Aphyllophorales* (Bezblaszkowe) 1. [In:] *Mała Flora Grzybów I*, 1. Warszawa-Kraków;—1975, ditto, I, 2—1978, *Basidiomycetes* (Podstawczaki), *Aphyllophorales* (Bezblaszkowe), *Thelephorales* (Chropiatkowe), I, 3.
- Donk M. A., 1964, A conspectus of the families of *Aphyllophorales*. *Persoonia* 3: 199-324.
- Donk M. A., 1966, Check list of European Hymenomycetous *Heterobasidiales*. *Ibid.* 4: 145-335;—1974, ditto, 8: 33-50.
- Donk M. A., 1971, Progress in the study of the classification of the higher *Basidiomycetes*. [In:] Petersen T. H., Evolution in the higher *Basidiomycetes*. Knoxville.
- Donk M. A., 1972, The *Heterobasidiomycetes*: A reconnaissance—I. *Proceedings, C*, 15: 365-390.
- Eriksson J., 1958, Studies in the *Heterobasidiomycetes* and *Homobasidiomy-*

- ctes-Aphylophorales* of Muddus National Park in North Sweden. Symb. bot. Upsal. 16(1): 1-172.
- Fries E., 1821, *Systema mycologicum* I. Lundae.
- Fries E., 1874, *Hymenomyces Europaei*. Upsalae.
- Gäumann E., 1926, *Vergleichende Morphologie der Pilze*. Jena.
- Gäumann E., 1949, *Die Pilze*. Basel.
- Gäumann E., 1964, *Die Pilze*. Basel-Stuttgart.
- Hadibi E., Jouvert S., Bastide J. M., Bastide M., 1977, Classification of some *Fungi Imperfecti* yeasts in *Heterobasidiomycetes* by using protoplasts formation. 2. Intern. Mycol. Congr. Abstr. A-L: 257, Univ. South Florida, Tampa.
- Hauerslev K., 1977 (1976), New and rare *Tremellaceae* on record from Denmark, Friesia 11: 94-115.
- Heim R., 1952, Les voies de l'évolution chez les champignons. Coll. Int. Centre Nat. Rech. Sci. Evol. Phylog. Végétaux. Paris. Ann. Biol. 28: 27-46.
- Heim R., 1969, *Champignons d'Europe*. Paris.
- Ingold C. T., 1969, *The biology of fungi*. London.
- Kobayasi Y., 1937, On the genus *Holtermannia* of *Tremellaceae*. Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku, B, 3: 75-81.
- Kobayasi Y., 1952, Revision of *Sirobasidium* with description of a new species found in Japan. Trans. Mycol. Soc. Jap. 4: 29-34.
- Komarova E. P., 1964, *Opredelitel' trutovykh gribov Belorussii*. Minsk.
- Kreisel H., 1967, Die Fruchtkörpertypen der *Basidiomycetes* und ihre Evolution. Fedd. Rep. 74: 209-218.
- Kreisel H., 1969, Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena.
- Kreisel H., 1974, Die Gattungs- und Artkonzeption bei Grosspilzen. [In:] Vent W., *Widerspiegelung der Binnenstruktur und Dynamik der Art in der Botanik*. Berlin.
- Larsen M. J., Gilbertson R. L., 1974, New taxa of *Laeticorticium* (*Aphylophorales*, *Corticaceae*). Can. J. Bot. 52: 687-690.
- Linder D. H., 1940, Evolution of the *Basidiomycetes* and its relation to the terminology of the basidium. *Mycologia* 32: 419-447.
- Lowy B., 1952, The genus *Auricularia*. *Ibid.* 44: 656-692.
- Lowy B., 1964, A new genus of the *Tulasnellaceae*. *Ibid.* 56: 696-700.
- Lowy B., 1969, Taxonomic problems in the *Heterobasidiomycetes*. *Taxan* 17: 118-128.
- Lowy B., 1971, *Tremellales*. *Flora Neotrop.* 6: 1-153.
- Luck-Allen E. R., 1963, The genus *Basidi dendron*. Can. J. Bot. 41: 1025-1052.
- Martin G. W., 1945, The classification of the *Tremellales*. *Mycologia* 37: 528-542.
- Martin G. W., 1952, Revision of the North Central *Tremellales*. *Stud. Nat. Hist. Iowa St. Univ.* 19(3): 1-122.
- McNabb R. F. R., 1973 a, *Phragmobasidiomycetidae: Tremellales, Auriculariales, Septobasidiales*. [In:] Ainsworth G. C., Sparrow F. K., Sussman A. S., *The Fungi*. IV B. New York-San Francisco-London;— 1973 b, *Exobasidiales, Brachybasidiales, Dacrymycetales*. *Ibid.*
- Moore E. J., 1965, Fungal gel tissue ontogenesis. *Amer. J. Bot.* 52: 389-395.
- Moore R. T., 1977, Regnum Fungi and the place of septal structure in fungal taxonomy. 2 Intern. Mycol. Congr. Abstr. M-Z: 449. Univ. South Florida, Tampa.

- Moore R., T., McAlear J. H., 1962, Fine structure of Mycota. 7. Amer. J. Bot. 49: 86-94.
- Moore-Landecker E., 1972, Fundamentals of the Fungi. London-Sydney-Toronto-New Delhi-Tokyo.
- Moreau F., 1953, Les champignons. 2. Paris.
- Moser M., 1978, Die Röhrlinge und Blätterpilze. [In:] Gams H., Kleine Kryptogamenflora, II b/2. Stuttgart-New York.
- Möller A., 1895, *Protobasidiomycetes*. Bot. Mitth. Trop. 8: 1-179.
- Neuhoff W., 1924, Zytologie und systematische Stellung der Auriculariaceen und Tremellaceen. Bot. Arch. 8: 250-297.
- Oberwinkler F., 1963, Niedere Basidiomyceten aus Südbayern. III. Die *Sebacina* Tul. s.l. Ber. Bayer. Bot. Ges. 36: 41-55.
- Oberwinkler F., 1972, The relationships between the *Tremellales* and the *Aphyllophorales*. Persoonia 7: 1-16.
- Oberwinkler F., 1976 (1975), Eine agaricoide Gattung der *Thelephorales*. Sydowia 28: 359-361.
- Oberwinkler F., 1978, Was ist ein Basidiomycet? Zeitschr. Mykol. 44: 13-29.
- Olive L. S., 1957, Two new genera of the *Ceratobasidiaceae* and their phylogenetic significance. Amer. Bot. 44: 429-435.
- Parmasto E., 1968 a, Conspectus systematis *Corticicerum*. Tartu.
- Parmasto E., 1968 b, Novyj vid i novoe semejstvo porjadka *Aphyllophorales*. Eesti NSV Tead. Akad. Toim. (Biol.) 17: 223-228.
- Patouillard N., 1887, Les Hyménomycètes d'Europe. Paris.
- Petersen R. H., 1978, Notes on clavarioid fungi. XVI. Mycotaxon 6: 503-507.
- Pilát A., 1957, Přehled evropských *Auriculariales* a *Tremellales* se zvláštním zřetelem k československým druhům. Sb. Nár. Mus. B, 13: 115-210.
- Pilát A., 1971, Diversity and phylogenetic position of the *Thelephoraceae*. [In:] Petersen R. H., Evolution in the higher *Basidiomycetes*. Knoxville.
- Raciborskí M., 1909, Parasitische und epiphytische Pilze Java's. Bull. Intern. Acad. Sci. Cracov. (Math.-Nat.), 3: 346-394.
- Rajtvijr A. G., 1967, Opređelitel geterobazidial'nych gribov SSSR. Leningrad.
- Raper J., Flexer A. S., 1971, Mating Systems and Evolution of the *Basidiomycetes*. [In:] Petersen R. H., Evolution in the higher *Basidiomycetes*. Knoxville.
- Rattan S. S., 1977, The Resupinate *Aphyllophorales* of the North Western Himalayas. Bibl. Mycol. 60: 1-427.
- Reid D. A., 1970, New or interesting records of British *Hymenomyces*, IV. Trans. Brit. Mycol. Soc. 55: 413-441.
- Reid D. A., 1974, A monograph of the British *Dacrymycetales*. Ibid. 62: 443-494.
- Rogers D. P., 1932, A cytological study of *Tulasnella*. Bot. Gaz. 94: 86-105.
- Rogers D. P., 1971, Patterns of evolution to the homobasidium. [In:] Petersen R. H., Evolution in the higher *Basidiomycetes*. Knoxville.
- Savile D. B. O., 1955, A phylogeny of the *Basidiomycetes*. Can. J. Bot. 33: 60-104.
- Savile D. B. O., 1968, Possible Interrelationships between Fungal Groups. [In:] Ainsworth G. C., Sussman A. S., The Fungi. III New York-London.
- Shaffer R. L., 1975, The major groups of *Basidiomycetes*. Mycologia 67: 1-18.
- Singer R., 1971, A revision of the genus *Melanomphalia* as a basis of the phylogeny of the *Crepidotaceae*. [In:] Petersen R. H., Evolution in the higher *Basidiomycetes*. Knoxville.

- Skirgiello A., 1960 a. Ewolucja grzybów. *Wiad. Bot.* 4: 183-186.
- Skirgiello A. 1960 b. Podstawczaki (*Basidiomycetes*) Borowikowe (*Boletales*). [In:] *Flora Polska*, I. Warszawa.
- Skirgiello A., 1961, Typ *Mycophyta (Fungi)* — Grzyby. [In:] Podbielkowski Z., Rejment-Grochowska I., Skirgiello A., *Rośliny zarodnikowe*. Warszawa.
- Skirgiello A., 1975, *Fungi, Basidiomycetes, Boletales*. Warsaw.
- Szweykowska A., Szweykowski J., 1974, *Botanika*. Warszawa.
- Talbot P. H. B., 1968, Fossilized pre-Patouillardian taxonomy? *Taxon* 17: 620-628.
- Teixera A. R., Rogers D. P., 1955. *Aporpium*, a polyporoid genus of the *Tremellaceae*. *Mycologia* 47: 400-415.
- Tieghem P. van, 1893, Sur la classification des Basidiomycètes. *Jour. Bot.* 7: 77-87.
- Tiffney B. H., Borghoorn E. S., 1974, The Fossil Record of the Fungi. *Occas. Pap. Farlow Herb. Crypt. Bot.* 7: 1-42.
- Tulasne L., Tulasne R., 1853, Observations sur l'organisation des *Tremellinées*. *Ann. Sci. Nat. Bot.* III, 19: 193-231.
- Ubrizsy G., Vörös J., 1966, A new conception in the review on the phylogeny and system of Fungi. *Acta Bot. Sci. Hung.* 12: 199-220.
- Webster J., 1970, *Introduction to Fungi*. Cambridge.
- Wojewoda W., 1977, Podstawczaki (*Basidiomycetes*) Trzęsakowe (*Tremellales*) Uszakowe (*Auriculariales*) Czerwocgrzybowe (*Septobasidiales*). [In:] *Flora Polska*, VIII. Warszawa-Kraków.
- Wojewoda W., 1979, Rozmieszczenie geograficzne grzybów tremelloidalnych w Polsce. *Acta Mycol.* 15: 75-144.
- Wojewoda W., 1980. Materiały do ekologii grzybów tremelloidalnych w Polsce. *Ibid.* 16: 3-41.
- Wojewoda W., 1981, *Basidiomycetes* (Podstawczaki) *Tremellales* (Trzęsakowe) *Auriculariales* (Uszakowe) *Septobasidiales* (Czerwocgrzybowe). [In:] *Mała Flora Grzybów II* (w druku).