

## НАДРОДОВАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ (UREDINALES)

*З.М. Азбукина*

**Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток**

В.Л. Комаров, светлой памяти которого посвящены Чтения, был учеником известного урединолога и хорошего знатока высших растений В.Г. Траншеля. Еще в юношестве он увлекся паразитными грибами. Собрал и совместно с Траншелем обработал 216 видов ржавчинных грибов, из которых многие оказались новыми для науки. Установил новый род *Pucciniostele Tranzschel et Kom.*, 1899. Принимал активное участие в составлении «*Fungi Rossiae Exsiccati*» (fasc.VI и VII, 1899), хранящихся в Гербарии (LE) Ботанического института им. акад. В.Л. Комарова РАН (С.-Петербург). Опубликовал ряд работ (Комаров, 1895, 1899, 1926; и др.), не утративших своего познавательного значения до сих пор. Ржавчинные грибы интересовали Комарова не только с практической стороны, но и научной, связанной с их таксономическим разнообразием, различиями в формах спороношения (плеоморфизмом) и циклах развития, явлениями разно- и однодомности.

В настоящее время в мире известно более 7000 видов ржавчинных грибов, относящихся к 133 родам (Cummins, Hiratsuka, 2003). Среди гетеробазидиальных грибов пор. Uredinales является хорошо очерченной группой. Родовые подразделения внутри порядка относительно стабильны и значительно изолированы, за исключением некоторых тропических и субтропических ржавчинников. Однако к такому выводу исследователи пришли лишь недавно. Прежде, особенно в начале прошлого столетия, в построении надродовых классификационных схем преобладающую роль играл морфологический подход к вопросам, связанным с изучением форм спороношения и типов развития. Предпочтение отдавалось структуре телеоморфы. Поэтому эти схемы были искусст-

венными (Dietel, 1897, 1900; Klebahn, 1912–1914; Sydow, Sydow, 1902–1924) (таблица).

Некоторый прогресс в систему ржавчинных грибов внес американский миколог Артюр (Arthur, 1906). Наряду с признаками телоспор важное значение он придавал анаморфе – спермогониям, являющимся генетически стабилизировавшейся (консервативной) формой спороношения и поэтому играющим значительную роль при решении таксономических и филогенетических вопросов.

Кстати, Артюр (Arthur, 1904) задолго до Крэджи (Craigie, 1927) указал на оригинальную сексуальную роль спермогониев в цикле развития ржавчинных грибов. Впоследствии это не раз отмечалось и другими авторами (Faull, 1929, 1938; Hunter, 1927, 1936; Kamei, 1940 a,b; Thirumalachar, Cummins, 1949; Thirumalachar, 1950, 1960; и др.).

На принципе спермогониев ржавчинные грибы были разделены Артюром на 3 семейства – Uredinaceae (=Melampsoraceae), Aecidiaceae и Coleosporiaceae, а в пределах их – на подсемейства и трибы.

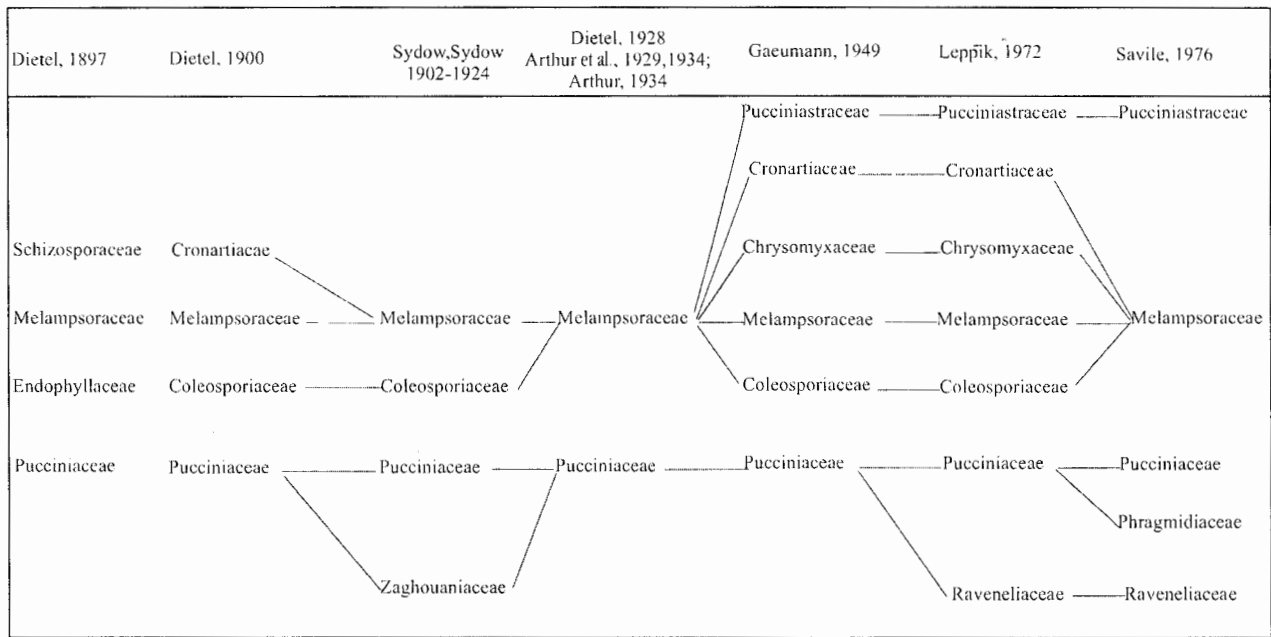
По мнению Траншеля (1925:124), система Артюра была построена «довольно удачно».

Однако роды отличались в трибах по количеству форм спороношения в цикле развития гриба, вследствие чего филогенетически близкие виды попали в разные роды, что было, по справедливому замечанию Дителя (Dietel, 1907), совершенно недопустимым. Кроме того, Артюр придерживался старых названий и терминов, известных еще со времен выхода в свет работы К. Линнея (Linnaei, 1753), а не принятых Персоном (Persoon, 1801) и санкционированных правилами «Международных кодексов ботанической номенклатуры». Эти недочеты явились причиной неприятия, особенно европейскими урединологами, системы Артюра в целом, хотя она и была в основе своей прогрессивной.

Вскоре Дитель (Dietel, 1928) предложил новую классификацию, выделив в пределах Uredinales два семейства: Melampsoraceae и Russiniaceae (таблица). Она во многом была сходна с системой Артюра в отношении размещения родов внутри триб и, при тогдашнем состоянии знаний по ржавчинным грибам, наиболее близкой к естественной классификации.

Система Дителя была признана крупными микологами Европы, в т. ч. и отечественными (Траншель, 1939; Купревич, Траншель, 1957; Купревич, Ульянищев, 1975; Ульянищев, 1978; и мн. др.),

### Классификационные схемы Uredinales, предложенные различными авторами



Dietel, 1928	Азбукина, 1972, 1974
Melampsoraceae	<ul style="list-style-type: none"> <li>Milesinoideae</li> <li>Puccinastroideae</li> <li>Cronartioideae</li> <li>Coleosporioideae</li> <li>Chrysomyxoideae</li> <li>Melampsoroideae</li> <li>Ochropsoroideae</li> <li>Phakopsoroideae</li> <li>Baeodromoideae</li> </ul>
Pucciniaceae	<ul style="list-style-type: none"> <li>Ravenelioideae</li> <li>Uropyxioideae</li> <li>Puccinioideae</li> <li>Phragmidioideae</li> <li>Gymnoconioideae</li> </ul>

**Примечание.** Таблица приводится по: Hennpen, Buriticá, 1980 (с некоторыми дополнениями автора).

и Азии (Hiratsuka, 1955); затем она была принята и в Америке (Arthur et al., 1929; Clements, Shear, 1931; Arthur, 1934).

В течение длительного времени система Дителя оставалась без изменений, хотя иногда и были попытки ее модернизации. Так, Гойман (Gaeumann, 1949) разделил дителевские семейства на шесть, а Уилсон и Хендерсон (Wilson, Henderson, 1966) — на три, отличавшиеся по-прежнему только признаками телиоспор: сидячие — у Melampsoraceae и на ножках — у Pucciniaceae; внутренняя базидия — у Coleosporiaceae и наружная — у Cronartiaceae; формирующиеся поодиночке — у Pucciniaceae и в цепочках — у Cronartiaceae. Однако каждый из этих признаков встречается в разных филогенетических линиях ржавчинных грибов, что можно объяснить их конвергентной эволюцией. В такой ситуации затруднялось распределение родов по определенным семействам (Thirumalachar, Mundkur, 1949, 1950; Cummins, 1959; Laundon, 1974).

Значительное влияние на дальнейшее развитие исследований межродственных связей ржавчинных грибов оказала работа Хирацуки и Камминса (Hiratsuka, Cummins, 1963), давших основательную таксономическую и филогенетическую оценку спермогонииальной стадии.

Ими изучена морфология спермогониев у 136 видов из 68 родов ржавчинных грибов. На основании наличия или отсутствия внутриспермогонииальных структур (перидия, парафиз), формы и положения спермогониев в тканях питающих растений и типа развития их (ограниченный или неограниченный рост) выделено 11 морфологических типов спермогониев, объединенных в 3 линии эволюции: группа родов с бутылковидным гимением, группа с плоским или почти плоским гимением и ограниченным ростом и группа с плоским гимением и неограниченным ростом.

Спустя некоторое время исследована структура спермогониев уже у 224 видов из 73 родов (Hiratsuka, Hiratsuka, 1980). К прежним 11 морфологическим типам был присоединен (рекогносцировочно) еще один, встречающийся у некоторых *Mikronegeria* и *Saeoma* и характеризующийся бутылковидным гимением с неограниченным ростом, хорошо развитыми внутриспермогонииальными структурами и более длинным, чем у типов 5 и 7, устьем. 12 морфологических типов объединены в 6 групп, отражающих филогенетические линии ржавчинных грибов и вполне согласующихся, по мнению авторов, с надродовыми классификациями Леплика (Leppik, 1972), Сэвиля (Savile, 1976) и Азбукиной (1972, 1974).

Проведены многочисленные исследования по структуре эциев и поверхностной скульптуре эциоспор отдельных видов или групп: сначала с использованием светового (Holm, 1966, 1967; Savile, 1973), а затем — сканирующего и трансмиссионного (Walkinshaw et al., 1967; Henderson, Prentice, 1973, 1974; Henderson, Hiratsuka, 1974; Cordon, 1978; Gold, Littlefield, 1979; и мн. др.) микроскопов. В пределах некоторых родов у сходных видов выявлены межвидовые различия (Hoftsen, Holm, 1968; Holm et al., 1970; Hiratsuka, Kaneko, 1975; Hiratsuka, Sato, 1976; Kakishima, Sato, 1980; и др.).

Прделана колоссальная работа по сравнительной морфологии эциев и эциоспор (Sato, Sato, 1982, 1984, 1985). На основании изучения большого материала (70 видов из 30 родов) выделены 8 морфологических типов поверхностной структуры эциоспор. Подвергнуты ревизии традиционные пять морфологических типов эциев — перидермиоидные, рестелиоидные, эцидиоидные, цеомоидные, урединоидные (*sensu* Cummins, 1959 and Hiratsuka, Sato, 1982) у 80 видов из 33 родов и на основе онтогенеза эциоспор, формы гимения и положения его в тканях питающих растений, наличия или отсутствия интеркалярных и спорогенных клеток, перидия и количества слоев в нем и периферических парафиз, а также различия в поверхностной структуре эциоспор и характера расположения на их поверхности проростковых пор предложены 14 морфологических типов эциев, коррелирующих с определенными родами ржавчинных грибов и отражающих родственные связи между ними.

Урединиоспороношению из-за однообразия формы спор и слабой просматриваемости пор сначала не уделялось должного внимания (Arthur, 1934; Hiratsuka, 1936; Ito, 1938; Gaeumann, 1959; Wilson, Henderson, 1966; и др.), но впоследствии было доказано, что признак пор (количество и характер расположения) имеет таксономическое значение при внутривидовой классификации грибов и даже решении некоторых филогенетических вопросов (Kenney, 1970; Kaneko, Hiratsuka, 1981, 1982, 1984). Так, установлено, что у большинства пукциниастрациоидных Uredinales, считавшихся филогенетически примитивными (Faull, 1929; Hiratsuka, 1936; Dietel, 1938; Траншель, 1939; Leppik, 1953; Savile, 1955; и др.), доминируют бizonальные поры, а у более подвинутых в эволюционном отношении групп, например у *Phakopsora*, — экваториальные или рассеянные.

Изучены онтогенез и морфология телиоспор с точки зрения важности их в таксономии и филогении Uredinales (Hiratsuka, Sato, 1982; Hiratsuka, 1988).

Опубликован ряд работ (Cunningham, 1930; Hiratsuka, 1965, 1973, 1975; Laundon, 1967, 1974, 1975; Cummins, 1959; Savile, 1968; Азбукина, 1970а, 1978; Holm, 1973, 1984) по модернизации номенклатуры и терминологии форм спороношения и типов развития ржавчинных грибов, причем авторы исходили при этом с двух позиций — морфологической и онтогенетической.

С целью выяснения межродовых связей подверглись ревизии слабоизученные трибы Дителя и Артюра. Так, пересмотрена гетерогенная триба *Puccinosireae* Dietel (Buriticá, 1974; Buriticá, Hennen, 1980, 1984; Hennen, Buriticá, 1980). Изучение 19 родов трибы показало, что эволюция их происходила полифилетически, при редукции развития, эндофиллоидным путем от предковых форм *Pucciniaceae* с *Aecidium* подобными эциями<sup>1</sup>.

Удачно проведена ревизия чакониоидных родов трибы *Oliveae* Dietel (Ono, 1978, 1983, 1984; Ono, Hennen, 1984), основанная на строении и онтогенезе про- и метабазидий, важное таксономическое значение которым придавалось еще ранее (Sappin-Trouffy, 1896; Курсанов, 1915). Определена таксономическая структура трибы (впоследствии она вошла в сем. *Chaconiaceae*).

Внесены существенные изменения в трибы Артюра — *Phakopsogae*, *Raveneliae*, *Ugoruxideae* и др. (Азбукина, 1970б, 1972, 1984 а, б).

Успешному проведению таксономических исследований способствовало во многом использование современной микротехники (сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов), а в особо интимных случаях — молекулярно-генетических и молекулярно-биохимических методов.

Наряду с таксономическими исследованиями заметно оживились «флористические». Особое внимание было уделено малоизученным арктическим, субарктическим, субтропическим и тропическим регионам. Появились крупные «флоры» и монографии и многочисленные статьи (Ito, 1938, 1950; Wang, 1951; Hylander et al., 1953; Cash, 1953; Savulescu, 1953; Hiratsuka, 1955, 1960; Неводовский, 1956; Купревич, Траншель, 1957; Voedijin, 1959; Gaeumann, 1959; Joerstad, 1962; Cummins, 1962, 1971, 1978; Wilson, Henderson,

---

<sup>1</sup> Эндоциклические роды *Endophyllum* и др., *Endocronartium* в эту группу не входят; они разбросаны в новой системе (Cummins, Hiratsuka, 1983, 1984) по разным мелямпсориидным и пункциниоидным семействам.

1966; Bakshi, Singh, 1967; Sugiyama, 1967; Kobayashi et al., 1967, 1969, 1971, 1982; Schmideknecht, Puncag, 1967a,b; Корбонская, 1974; Ziller, 1974; Азбукина, 1974; Majewski, 1977; Купревич, Ульянищев, 1975; Ershad, 1977; Ульянищев, 1978; Tai, 1979; Gallegos, Cummins, 1981; Lindquist, 1982; и мн. др.).

Таким образом, к концу XX столетия был собран достаточный материал, позволивший разработать новую систему Uredinales. Она была предложена Камминсом и Хирацукой (Cummins, Hiratsuka, 1983, 1984) на III ММК (1983 г., Токио).

### Современная система<sup>1</sup> Uredinales (по: Cummins, Hiratsuka, 1983, 1984)

Pucciniastraceae (Arthur) Gaeum.  
Coleosporiaceae Dietel  
Cronartiaceae Dietel  
Melampsoraceae J.Schroet.  
Phakopsoraceae (Arthur) Cummins et Y. Hirats.  
Mikronegeriaceae Cummins et Y. Hirats.  
Chaoniaceae Cummins et Y. Hirats.  
Uropyxidaceae (Arthur) Cummins et Y. Hirats.  
Pileolariaceae (Arthur) Cummins et Y. Hirats.  
Raveneliaceae (Arthur) Leppik  
Phragmidiaceae Corda  
Sphaerophragmiaceae Cummins et Y. Hirats.  
Pucciniaceae Chevall.  
Puccinosiraceae (Dietel) Cummins et Y. Hirats.

В основу новой системы положены таксономические и онтогенетические признаки различных форм спороношения (в основном, спермогониев) и типов развития; учтены также положительные стороны таксономических разработок отдельных групп грибов прежних классификационных схем (Leppik, 1972; Savile, 1976; Азбукина, 1972, 1974).

Ржавчинные грибы распределены по 14 семействам, из которых три (Mikronegeriaceae, Chaoniaceae, Sphaerophragmiaceae) описаны авторами впервые.

---

<sup>1</sup> Система доведена до родов.



Однако эта система, как и любая другая, не лишена недостатков. К ним относятся, например, нечеткость в определении объема одних семейств (*Raveneliaceae*, *Chaconiaceae*, *Uropyxidaceae*) и ошибочная обоснованность других (*Sphaerophragmiaceae*, *Pileolariaceae*).

Так, Сэвиль (Savile, 1989) считает разделение *Raveneliaceae* s.l. (sensu Leppik, 1972) на 4 семейства — *Raveneliaceae* s.s., *Uropyxidaceae*, *Pileolariaceae* и *Sphaerophragmiaceae* — неудовлетворительным ввиду того, что при размещении родов по семействам не учтен такой важный для таксономии облигатных паразитов критерий, как сопряженная эволюция питающих растений и их патогенов. Сэвиль, комбинировав данные по кругу питающих растений, их биогеографии и палеоклиматологии с морфологией грибов, приходит к выводу об общности равенелиоидных родов. Внутри *Raveneliaceae* он выделяет две трибы: *Ravenelieae* и *Uropyxideae*; при этом предлагает перенести роды *Sphaenopsis* и *Diorchidium*, телиоспорам которых присущи индивидуальные ножки без клеток-цист, из *Ravenelieae* в *Uropyxideae*.

Соглашаясь в целом с Сэвилем, однако следует признать, что упомянутые трибы разнятся по морфогенезу телиоспор: у *Ravenelieae* споры сидят на общей ножке и имеют клетки-цисты, а у *Uropyxideae* — на отдельных ножках и без клеток-цист. Поэтому целесообразнее оставить *Raveneliaceae* и *Uropyxidaceae* в ранге самостоятельных семейств, хотя они и имеют одинаковые типы спермогониев (5 и 7).

Сэвиль не приемлет и *Pileolariaceae* в качестве аутентичного семейства, считая его гетерогенным. Основываясь на различиях в скульптуре оболочки урединиоспор и питающих растениях, он полагает, что из родов, включенных в это семейство, *Uromycladium* и *Atelocauda* на *Acacia* ближе к *Ravenelieae*, а *Pileolaria* на *Anacardiaceae* — к *Uropyxideae*.

Сем. *Sphaerophragmiaceae* имеет явно полифилетическое происхождение, и поэтому, по Сэвилю, оно должно быть расформировано, что и было сделано в дальнейшем (Cummins, Hiratsuka, 2003). Часть входящих в него родов (*Triphragmium*, *Nyssopsis*, *Triphragmiopsis* и др.), имеющих 5-й и 7-й типы спермогониев и сходную с *Uropyxidaceae* телеоморфу, следует, по-видимому, поместить в это семейство.

Таксономическая ревизия чакониоидных родов (Ono, Hennen, 1984) также показала, что некоторые морфологические структуры определены нечетко; это сказалось и на объеме сем. *Chaconiaceae*, в

которое попали роды с разными способами формирования телиоспор. Поэтому рекомендуется изъять из семейства несвойственные для него роды *Maravalia*, *Botryorhiza* и *Achrotelium* (с сидячими телиоспорами). Исключается также *Ceropsisora*, являющийся, по всей вероятности, микроформой *Chrysomyxa*. Вводится в семейство новый род — *Ceraceopsisora* (Kakishima et al., 1984) с типовым видом *C. elaeagni*, поражающим в Японии *Arsenjevia flaccida* (Fr. Schmidt) Starodub. (0,1) и *Elaeagnus* spp. (II, III). Кстати, этот вид гриба может быть найден на Южно-Курильских островах, где встречается одичавший *E. multiflora* Thunb.

Некоторые авторы (Zhuang et al., 1998) предлагают выделить из *Coleosporiaceae* трибу *Chrysomyxaceae* в самостоятельное семейство, мотивируя это тем, что она отличается от трибы *Coleosporaceae* наружной базидией. Однако тип прорастания базидии не является важным таксономическим признаком на надродовом уровне.

В новой системе, как и в прежних, без определенного таксономического положения остались супрастоматические роды *Hiratsukamyces*, *Masseoëlla* (= *Kamatomyces*), *Skierka*, являющиеся морфологически неспециализированными, с нерасширенным или слегка раширенным циклом развития. Они слабо изучены. У многих не выявлены анаморфы или вообще не известны циклы развития, что мешает оценить таксономическое значение морфологических признаков. Не ясны подробности формирования про- и метабазидий; существуют значительные расхождения по трактовке гомологии и конвергентной эволюции морфологических признаков; не уточнена терминология обозначения споровых стадий. Эти нерешенные вопросы тормозят создание единой, более или менее удовлетворительной супрастоматической концепции, что дает возможность классифицировать супрастоматические роды совершенно произвольно.

Не решен вопрос с аурикулярноидными «ржавчинниками» (*Eocronartium*, *Jola*, *Herpobasidium*, *Kriegeria*, *Platycarpa*, *Xenogloea*, *Plechetelium* и пр.), которым также свойственны супрастоматические базидиосорусы и нерасширенный цикл развития. Ряд авторов (Fitzpatrick, 1918a,b; Gaeumann, 1929; Jackson, 1935; Leppik, 1955, 1965; Donk, 1972; Hennen, Buriticá, 1980; Ono, Hennen, 1984) склонны сближать их с *Chaoniaceae*, представители которого, как и аурикулярноидные роды, имеют неспециализированный пробазидий и сокращенные в различной степени циклы развития. В качестве связующего звена между ними допускаются такие супрастоматические роды, как *Desmella*, *Edythea* и др.

О близкородственных связях ржавчинников и некоторых аурикулярноидных и септобазидиальных грибов свидетельствуют и данные американских ученых (Swann, Taylor, 1993, 1995), основанные на молекулярно-генетическом анализе нуклеотидной последовательности гена 18S rRNA при секвенировании 28 представителей Urediniomycetes. В пределах этого класса выделены 4 группы грибов – Agaricostilbum, Naohide / Erythrobasidium, Sporidiales и Uredinales, причем в состав последней введены, кроме ржавчинных грибов, *Eocronartium muscicola* (Pers.) Fitzpat., *Septobasidium burtii* Pat. и *S.canescens* Burt., оказавшиеся близкими по важным таксономическим признакам: морфологии базидий, ультраструктуре септальной поры и «веретеновидного тела» (Dykstra, 1974; Khan, Kimbrough, 1980; McLaughlin et al., 1994) и клеточному карбонатному составу (Sugiyama et al., 1985; Prillinger et al., 1991).

Несмотря на имеющиеся доказательства сродства ржавчинных и аурикулярноидных грибов, их объединение остается пока под вопросом. Это мотивируется, в частности, тем, что аурикулярноидные «ржавчинники» в отличие от истинных ржавчинных грибов имеют хорошо развитые плодовые тела, но лишены ясно выраженных анаморфных стадий (Hiratsuka, 1983, 1990, 1995, 1998).

До сих пор отсутствует единое понимание эндоциклических форм (*Endophyllum*, *Peridermium*, *Endocronartium*), у которых споры, морфологически сходные с эциоспорами, функционируют как телоспоры.

Одни авторы (Joerstad, 1934, 1952; Gaeumann, 1959; Laundon, 1967, 1974; Азбукина, 1970а, 1984а, 1999) рассматривают эндоформы как самостоятельные виды в пределах парентальных (родительских) родов, другие (Hiratsuka, 1969, 1995, 1998) предлагают выделять их в особые роды. Однако поскольку базидии эндоциклических видов представляют собой их совершенную стадию, то в соответствии с 59 статьей правил «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (International code..., 2000) они должны считаться такими же естественными таксонами, как микроформы и, как они, получить видовой статус, но не родовой.

В связи со сказанным следовало бы вывести эндоформы из системы, где они представлены в качестве самостоятельных таксонов, и ввести в соответствующие родительские роды. К сожалению, подобную модификацию можно провести в настоящее время лишь по отношению к немногим эндоформам, например к *Peridermium* или *Endocronartium*, для которых хорошо прослеживается их па-

рентальный род – *Cronartium*. Для других же родительские роды остаются пока неизвестными. В дальнейшем необходимо проведение кропотливых исследований по разрешению этого непростого вопроса.

## ЛИТЕРАТУРА

- Азбукина З.М.* О терминологии у ржавчинных грибов и связанном с нею положении некоторых таксонов в системе // Микология и фитопатология. 1970а. Т. 4, вып. 4. С. 340-345.
- Азбукина З.М.* О систематическом положении и генетических связях родов трибы Phakopsorogae // Новости систематики низших растений. 1970б. Т. 7. С. 208-232.
- Азбукина З.М.* Ржавчинные грибы Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток, 1972. Вып. 19. С. 15-61.
- Азбукина З.М.* Ржавчинные грибы Дальнего Востока. М. : Наука, 1974. 528 с.
- Азбукина З.М.* О терминологии ржавчинных грибов // Водоросли, грибы и мхи советского ДВ. Владивосток, 1978. С. 27-32.
- Азбукина З.М.* Некоторые принципы классификации ржавчинных грибов // Эволюция и систематика грибов. Л. : Наука, 1984. С. 99-109.
- Азбукина З.М.* Состояние исследований и проблемы классификации грибов пор. Uredinales // Микол. и фитопатол. 1999. Т. 33, вып. 1. С. 3-8.
- Комаров В.Л.* Паразитные грибы Горного Зеравшана // Бот. зап. бот. сада С.-Петербурга. ун-та. 1895. Т. 4, вып. 2. С. 233-274.
- Комаров В.Л.* О новом роде ржавчинных грибов *Pucciniostele* Tranz. et Kom. // Тр. Имп. о-ва естествоиспыт. 1899. Т. 30, вып. 4. С. 135-140.
- Комаров В.Л.* Ржавчинники (Uredinales) Дальнего Востока. М., 1926. 48 с.
- Корбонская Я.И.* Определитель ржавчинных грибов Средней Азии и Южного Казахстана. Душанбе : Дониш, 1969. 219 с.
- Купревич В.Ф., Траншель В.Г.* Ржавчинные грибы // Флора споровых растений СССР. 1957. Т. 4, вып. 1. С. 1-419.
- Купревич В.Ф., Ульянищев В.И.* Определитель ржавчинных грибов СССР. Сем. Melampsoraceae и некоторые виды Pucciniaceae. Минск: Наука и техника, 1975. Т. 1. 336 с.
- Курсанов Л.И.* Морфологические и цитологические исследования в группе Uredineae // Учен. зап. Моск. ун-та, Отд. естествоиспыт. 1915. Вып. 36. С. 1-228.
- Неводовский Т.С.* Ржавчинные грибы // Флора споровых растений. Казах. 1956. Т. 1. 431 с.
- Траншель В.Г.* К систематике и биологии рода *Triphragmium* auct. // Ж. Русск. бот. о-ва. 1925. Т. 8. С. 124-132.
- Траншель В.Г.* Обзор ржавчинных грибов СССР. М.; Л.: Наука, 1939. 426 с.
- Ульянищев В.И.* Определитель ржавчинных грибов СССР. Л. : Наука, 1978. Т. 2. 382 с.
- Пунцаг Т. (Puncag T.).* Болезни растений бассейна рек Орхона и Селенги: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1968. 25 с.
- Azbukina Z.M.* Taxonomic position and genetic relationships of some phakopsoroid genera of rust fungi // Rept. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1984. N 22. P. 179-185.

- Arthur Y.C.* Taxonomic importance of the spermogonia // Bull. Torrey Bot. Club. 1904. Vol. 31. P. 113-123.
- Arthur Y.C.* Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Uredineen // Rés. Sci. Congr. Int. Bot. Vienne (1905). P. 331-348.
- Arthur Y.C.* Manual of the rusts of United States and Canada. Lafayette. 1934. 438 p.
- Arthur Y.C., Kern F.D., Orton C.R., Fromme F.D., Jackson H.S., Mains E.B., Bisby G.R.* The plant rusts (Uredinales). N.Y., 1929. 446 p.
- Bakshi B.K., Singh S.* Rust of Indian forest trees // Indian For. Rec. (New. Ser.) 1967. Vol. 2. P. 139-204.
- Boedijin K.B.* The Uredinales of Indonesia // Nova Hedwigia. 1959. Vol. 1. P. 463-469.
- Braun U.* Die Rostpilze (Uredinales) der DDR // Feddes Repert. 1982. Bd 93, Heft 3-4. S. 213-333.
- Buriticá P.* A revision of rust genera with reduced life cycles. Ph. D. Thesis. Purdue Univ. 1974. 114 p.
- Buriticá P., Hennen J.F.* Puccinosiorea (Pucciniaceae, Uredinales) // Fl. Neotropica, Monogr. 1980. N 24. P. 1-50.
- Buriticá P., Hennen J.F.* The extratropical taxa of Puccinosiorea. Unpublished typescript. 1984. 57 p. (by : J.F. Hennen, M.B. Figueredo, C.P. Pimental // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1984. N 29. P. 209-220).
- Cash E.K.* A check list of Alaskan fungi // Plant Dis. Rep. (Suppl. 219). USDA, Beltsville. 1953. P. 1-70.
- Clements F.E., Shear C.L.* The genera of fungi. N.Y., 1931.
- Cordon D.* Étude ultrastructurale de la formation des éciospores chez le *Puccinia urticae-caricis* Kleb. // Rev. Mycol. 1978. Vol. 42. P. 77-96.
- Craigie J.H.* Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi // Nature. 1927. N 120. P. 765-767.
- Cummins G.B.* Illustrated genera of rust fungi. Minneapolis : Burgess Publ. Co., 1959. 131 p.
- Cummins G.B.* The rust fungi of cereals, grasses and bamboos. N.Y.: Springer-Verlag, 1971. 570 p.
- Cummins G.B.* Rust fungi on legumes and composites in North America. Univ. Arizona Press, Tucson, AZ. 1978. 424. p.
- Cummins G.B.* Supplements to Arthur's Manual of the rust in United States and Canada // N.Y.: Hafner Publ. Co., 1962. 1 A-24 A.
- Cummins G.B., Hiratsuka Y.* Families of Uredinales // Abstr. of JMC3. Tokyo, 1983. P. 45.
- Cummins G.B., Hiratsuka Y.* Families of Uredinales // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1984. N 22. P. 191-208.
- Cummins G.B., Hiratsuka Y.* Illustrated genera of rust fungi. St. Paul, Minnesota, 2003. 225 p.
- Cunningham G.H.* Terminology of the spore forms and associated structures of the rust fungi // New Zealand J. Sci. Technol. 1930. N 12. P. 123-128.
- Dietel P.* Reihe Uredinales // In: Engler-Prantl, Nat. Pfl. Leipzig, 1897. Bd 1. S. 35; 1900. Bd 6. S. 24-81; 2 Aufl., 1928. Bd 6. S. 24-98.
- Dietel P.* Arthur's J.C. Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Uredineen // Bot. Ctrbl. 1907. Bd 104. S. 45-48.
- Dietel P.* Betrachtungen zur Entwicklung des Stammbaums der Pucciniastreen // Ann. Mykol. 1938. Bd 36. S. 1-8.

- Donk M.A.* The Heteromycetes : a reconnaissance - II. Some problems connected with the restricted emendation // Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetensch. 1972. Vol. 75. P. 376-390.
- Dykstra M.J.* Some ultrastructural features in the genus *Septobasidium* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 971-972.
- Ershad D.* Fungi of Iran // Dept. of Botany, Publ. Tehran, 1977. N 10. P. 1-277.
- Faull J.H.* The morphology, biology and phylogeny of the Pucciniastreaceae // Proc. Intern. Congr. Plant Sci. 1929. Vol. 2. P. 1735-1745.
- Faull J.H.* Taxonomy and geographical distribution of the genus *Uredinopsis*. Contrib. Arnold Arboretum Harvard Univ. II. 1938. 120 p.
- Fischer E., Gaeumann E.* Biologie der Pflanzen-bewohnenden parasitischen Pilze. G. Fischer, Jena, 1929. 428 S.
- Fitzpatric H.M.* The cytology of *Eocronartium muscicola* // Amer. J. Bot. 1918a. N 5. P. 397-419.
- Fitzpatric H.M.* The life history and parasitism of *Eocronartium muscicola* // Phytopathology. 1918b. Vol. 8. P. 197-218.
- Gaeumann E.* Die Pilze, Grundzuge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. Basel, 1949. 382 S.
- Gaeumann E.* Die Rostpilze Mitteleuropas. Bern, 1959. 1407 S.
- Gaeumann E., Dodge C.W.* Comparative morphology of fungi. McGraw-Hill. N.Y., 1928. 701 p.
- Gallegos M.L., Cummins G.B.* Uredinales (Royas) de Mexico. I, II. Campo Agricola Exp. de valle de Culiacan, Inst. Nac. de Invest. Agr. Culiacan, Mexico, 1981. P. 440, 492.
- Gold R.E., Littlefield L.J.* Ultrastructure of the telial, pycnial and aecial stages of *Melampsora lini* // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. P. 629-638.
- Henderson D.M., Hiratsuka Y.* Ontogeny of spore markings on aeciospores of *Cronartium comandrae* and peridermioid teliospores of *Endocronartium harknessii* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 1919-1921.
- Henderson D.M., Prentice H.T.* Development of the spores of *Phragmidium* // Nova Hedwigia Z. Kriptogamenkd. 1973. Bd 24. S. 431-441.
- Henderson D.M., Prentice H.T.* Spore morphogenesis of *Coleosporium tussilaginis* // Trans. Br. Mycol. Soc. 1974. Vol. 63. P. 431-435.
- Hennen J.F., Buriticá P.* A brief summary of modern rust taxonomy and evolutionary theory // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1980. N 18. P. 243-256.
- Hiratsuka N.* A monograph of the Pucciniastreae // Mem. Tottori Agr. Coll. 1936. Vol. 4. P. 1-374.
- Hiratsuka N.* Uredinological studies. Tokyo : Kasai Publ., 1955. 382 p.
- Hiratsuka N., Kaneko S.* Surface structure of *Coleosporium* spores // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1975. N 12. P. 1-13.
- Hiratsuka Y.* The identification of *Uraecium holwayi* on hemlock as the aecial state of *Pucciniastrum vaccinii* in western North America // Can. J. Bot. 1965. Vol. 43. P. 475-478.
- Hiratsuka Y.* Morphology and cytology of aeciospores and aeciospore germ tubes of host-alternating and pine-to-pine races *Cronartium flaccidum* in northern Europe // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46. P. 1119-1122.
- Hiratsuka Y.* *Endocronartium*, a new genus for autoecious pine stem rust // Can. J. Bot. 1969. Vol. 47. P. 1493-1495.
- Hiratsuka Y.* Spore surface morphology of stem rust of Canada as observed under a scanning electron microscope // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. P. 371-372.
- Hiratsuka Y.* The nuclear cycle and terminology of spore states in Uredinales // Mycologia. 1973. Vol. 65. P. 432-443.

- Hiratsuka Y.* Recent controversies on the terminology of rust fungi // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1975. N 12. P. 99-104.
- Hiratsuka Y.* Auriculariaceae «rusts» // Abstr. of ICM3. Tokyo, 1983. P. 101.
- Hiratsuka Y.* Ontogeny and morphology of teliospores (probasidia) in Uredinales and their significance in taxonomy and phylogeny // Mycotaxon. 1988. Vol. 31. P. 517-531.
- Hiratsuka Y.* Auriculariaceae «rusts» // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1990. N 28. P. 25-30.
- Hiratsuka Y.* Pine stem rust of the world-frame work for a monograph // Proc. 4<sup>th</sup> IUFRO Rust Pines WP Conf. Tsukuba, 1995. P. 1-8.
- Hiratsuka Y.* Cytology, taxonomy and nomenclature of autoecious pine stem rusts // Proc. First IUFRO Rusts of Forest Trees WP Conf. Saariselkä, Finland, 1998. P. 31-35.
- Hiratsuka Y., Cummins G.B.* Morphology of the spermogonia of the rust fungi // Mycologia. 1963. Vol. 55. P. 487-507.
- Hiratsuka Y., Hiratsuka N.* Morphology of the spermogonia and taxonomy of rust fungi // Rep. Tottori Mycol. Inst. 1980. N18.
- Hiratsuka Y., Sato S.* Thekopsora species parasitic on plants of genus Tsuga // Trans. Mycol. Soc. Jap. 1976. Vol. 17. P. 534-548.
- Hiratsuka Y., Sato S.* Morphology and taxonomy of rust fungi // In : The rust fungi. Ed. by K.J.Scott and A.K. Chakravorty. London; N.Y., 1982. P. 1-36.
- Hofsten A.V., Holm L.* Studies on the fine structure of aeciospores. I // Grana Palynologica. 1968. Vol. 8. P. 235-241.
- Holm L.* Études uredinologiques. 4. Sur les Puccinia caricicoles leurs allies // Sv. Bot. Tidskr. 1966. Vol. 60. P. 23-32.
- Holm L.* Études uredinologiques. 5. Sur Aecidium valerianellae Biv.-Bernh. 6. Sur les ecidiospores de Puccinia polygoni-amphibii s.l. et sur les ecidiospores des Puccinia // Sv. Bot. Tidskr. 1967. Vol. 61. P. 231-251.
- Holm L.* Some notes on rust terminology // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1973. N 10. P. 183-187.
- Holm L.* Terminology of life cycle in rust fungi // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1984. N 22. P. 221-225.
- Holm L., Dunber A., Hofsten A.V.* Studies on the fine structure at aeciospores. II // Sv. Bot. Tidskr. 1970. Vol. 64. P. 380-382.
- Hunter L.M.* Comparative study of spermogonia of rusts of Abies // Bot. Gaz. 1927. N 86. P. 1-23.
- Hunter L.M.* Morphology and ontogeny of the spermogonia of the Melampsoraceae // J. Arnold Arboretum. 1936. N 17. P. 115-152.
- Hylander N., Joerstad I., Nannfeldt J.A.* Enumeratio urediniarum Scandinavicarum // Opera Botanica. 1953. Vol. 1, N 1. P. 1-102.
- International code of botanical nomenclature (Saint Louis code) / Greuter W., McNeill J., Barrie F.R., Burdet H.M., Demoulin V., Filgueiras T.S., Nicolson D.N., Silva P.C., Skog J.E., Trehane P., Turland N.J., Hawksworth D.L. Koeitz Scientific Books, Königstein, Germany, 2000. 474 p.
- Itô S.* Mycological flora of Japan. Basidiomycetes. Uredinales-Melampsoraceae. Yokendo, Tokyo, 1938. Vol. 2, N 2. 249 p.; Uredinales — imperfecti. Tokyo, 1950. Vol. 2, N 3. 435 p.
- Jackson H.S.* The nuclear cycle in Herpobasidium filicinum with a discussion of the significance of homothallism in Basidiomycetes // Mycologia. 1935. Vol. 27. P. 553-572.
- Joerstad I.* A study on Kamchatka Uredinales // Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo (1933). 1934. N 9. P. 1-183.

- Joerstad I.* Parasitic fungi, chiefly Uredineae, from Tirich Mir in the state of Chitral, N. Pakistan // *Nytt Mag. Bot.* 1952. N 1. P. 71-77.
- Kakishima M., Sato S.* Three Puccinia species parasitic on Carex // *Trans. Mycol. Soc. Jap.* 1980. N 21. P. 35-45.
- Kakishima M., Sato T., Sato S.* Ceraceopsis, a new genus of Uredinales from Japan // *Mycologia.* 1984. Vol. 76. P. 969-974.
- Kamei S.* Studies on the cultural experiments of the fern rusts of Abies in Japan. I // *J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ.* 1940a. N 47. P. 1-92; II. *Ibid.* 1940b. N 47. P.93-191.
- Kaneko S., Hiratsuka N.* Classification of the Melampsoridium species based on the position of urediniospore germ pores // *Trans. Mycol. Soc. Jap.* 1981. N 22. P. 463-473.
- Kaneko S., Hiratsuka N.* Taxonomic significance of the urediniospore germ pores in the pucciniastreous and melampsoraceous rust fungi // *Trans. Mycol. Soc. Jap.* 1982. N 23. P. 201-210.
- Kaneko S., Hiratsuka N.* Some criteria in taxonomy of melampsoraceous rust species // *Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.).* 1984. N 22. P. 141-147.
- Kenny M.Y.* Comparative morphology of the uredia of the rust fungi. 1970. Ph. D. Thesis Purdue Univ.
- Khan S.R., Kimbrough J.W.* Ultrastructure and the taxonomy of Eocronartium // *Can. J. Bot.* 1980. Vol. 58. P. 642-647.
- Klebahn H.* Uredineen / In: *Krypt.-Fl. M. Brandenburg. Va. Leipzig, 1912-1914.* S. 69-904.
- Kobayashi Y., Hiratsuka N., Korf R.P., Tubaki K., Aoshima K., Soneda M., Sugiyama J.* Mycological studies of the Alaskan Arctic // *Ann. Rep. Inst. Ferment. Osaka, 1967.* N 3. P. 1-120.
- Kobayashi Y., Hiratsuka N., Otani Y., Tubaki K., Udagawa S.I., Soneda M.* A second report on the mycological flora of the Alaskan Arctic // *Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo).* 1969. Vol. 12, N 2. P. 311-430.
- Kobayashi Y., Hiratsuka N., Otani Y., Tubaki K., Udagawa S.I., Sugiyama J., Konno K.* Mycological studies of the Angmagssalik region of Greenland // *Ibid.* 1971. Vol. 14, N 1. P. 1-96.
- Kobayashi Y., Hiratsuka N., Tubaki K., Udagawa S.I.* Mycological studies in the Canadian Arctic // *Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.).* 1982. N 20. P. 83-99.
- Laundon G.F.* Terminology in the rust fungi // *Trans. Br. Mycol. Soc.* 1967. Vol. 50, N 2. P. 189-194.
- Laundon G.F.* Uredinales // *The fungi - advanced treatise, IV B.Ed.* by C.G. Ainsworth, F.K. Sparrow, A.S. Sussman. N. Y., 1974. P. 247-279.
- Laundon G.F.* Taxonomy and nomenclature notes on Uredinales // *Mycotaxon.* 1975. Vol. 3, N 1. P. 133-161.
- Leppik E.E.* Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. I. Conifer rust // *Mycologia.* 1953. Vol. 45. P. 46-74.
- Leppik E.E.* Evolution of angiosperms as mirrored in the phylogeny of rust fungi // *Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. «Vanamo».* 1955. N 9. P. 149-160.
- Leppik E.E.* Some viewpoints of the phylogeny of rust fungi. V. Evolution of Biological specialization // *Mycologia.* 1965. Vol. 57. P. 6-22.
- Leppik E.E.* Evolutionary specialization rust fungi (Uredinales) on the Leguminosae // *Ann. Bot. Fenn.* 1972. Vol. 9. P. 135-148.
- Lindquist J.C.* Royas de la Republica Argentina y Zonas Limitrofes // *Chap. I. Collection Cient.* 1982. T. 20.
- Linnaei C.* Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.
- Majewsti T.* Grzyby (Mycota). Warszawa; Krakow, 1977. 397 s.



- McLaughlin D.J., Frieders E. M., Lü H.* A microscopist's view of heterobasidiomycete phylogeny // Abstr. 5th Intern. Mycol. Congr. Vancouver, B.C., 1994. P. 66.
- Ono Y.* Taxonomic revisions of the tribe Oliveae and morphologically related genera (Uredinales). Ph. D. Thesis. Purdue Univ., Indiana. 1978. 254 p.
- Ono Y.* Taxonomy of rust genera formerly classified in tribe Oliveae (Uredinales) // Abstr. of IMC3. Tokyo, 1983. P. 227.
- Ono Y.* Taxonomy of rust genera formerly classified in tribe Oliveae (Uredinales) // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1984. N 22. P. 186-190.
- Ono Y., Hennen J.F.* Taxonomy of rust genera formerly classified in tribe Oliveae (Uredinales) // Trans. Mycol. Soc. Jap. 1984. N 24. P. 369-402.
- Persoon D.C.H.* Synopsis methodica fungorum. Gottingae, 1801. 706 p.
- Prillinger H., Deml G., Durfler C., Laaser G., Lockau W.* A contribution to the systematics and evolution of higher fungi : yeast - types in the Basidiomycetes. Part II. *Mycrobotryum* - type // Bot. Acta. 1991. Vol. 104. P. 5-17.
- Sappin-Trouffy P.* Recherches histologiques sur la famille des Uredinees // Le Bot. 1896. N 5. P. 59-244.
- Sato T., Sato S.* Aeciospore surface structure of Uredinales // Trans. Mycol. Soc. Jap. 1982. N 23. P. 51-63.
- Sato T., Sato S.* Morphology of aecia in Uredinales // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1984. N 22. P. 133-140.
- Sato T., Sato S.* Morphology of aecia of the rust fungi // Trans. Br. Mycol. Soc. Jap. 1985. Vol. 85, N 2. P. 223-238.
- Savile D.B.O.* A phylogeny of the Basidiomycetes // Can. J. Bot. 1955. Vol. 33. P. 60-104.
- Savile D.B.O.* The case against «uredium» // Mycologia. 1968. Vol. 60. P. 459-464.
- Savile D.B.O.* Aeciospore types in Puccinia and Uromyces attacking Cyperaceae, Juncaceae and Poaceae // Rep. Tottori Mycol. Inst. (Jap.). 1973. N 10. P. 225-241.
- Savile D.B.O.* Evolution of the rust fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems // Evol. Biol. 1976. N 9. P. 137-207.
- Savile D.B.O.* Terminology of spore states in Uredinales // Mycotaxon. 1988. Vol. 33. P. 387-389.
- Savile D.B.O.* Raveneliaceae revisited // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2983-2994.
- Savile D.B.O., Parmelee J.A.* A parasitic fungi of the Queen Elizabeth Island // Can. J. Bot. 1964. Vol. 42. P. 699-722.
- Savulescu T.R.* Monografia Uredinalelor din Republica Populara Romana. București, 1953. Fasc. 1, II. 1468 p.
- Smidecknecht M., Puncag T.* Uredinales aus der Mongolischen Volksrepublik // Feddes Repert. 1967a. Bd 74, Heft 3. S. 89-107.
- Schmidknecht M., Puncag T.* Puccinia-Arten aus der Mongolischen Volksrepublik // Feddes Repert. 1967b. Bd 74, Heft 3. S. 177-199.
- Sugiyama J.* Mycological studies of the Alaskan Arctic // Ann. Rep. Inst. Ferment. Osaka, 1967. N 3.
- Sugiyama J., Fukagawa M., Chin S.-W., Komagata K.* Cellular carbohydrate composition, DNA base composition, ubiquinone systems, and diazotium blue B color test in the genera Rhodosporidium, Leucosporidium, Rhodotorula and related basidiomycetous yeasts // J. Gen. Appl. Microbiol. 1985. Vol. 31. P. 519-550.
- Swann E.C., Taylor J.W.* Higher taxa of basidiomycetes : an 18S rRNA gene perspective // Mycologia. 1993. Vol. 85. P. 923-936.
- Swann E.C., Taylor J.W.* Phylogenetic perspectives on basidiomycete systematics : evidence from the 18S rRNA gene // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73. (Suppl. 7). P. 862-868.

- Sydow P., Sydow H.* Monographia Uredinearum. Lipsiae, 1902-1924. Vol. 1-4.
- Tai F.L.* Sylloge fungorum sinicorum. Peiping, 1979. 1527 p.
- Thirumalachar M.J.* Some noteworthy rusts. III // *Mycologia*. 1950. Vol. 42. P. 224-232.
- Thirumalachar M.J.* Critical notes on some plant rusts. III // *Mycologia*. 1960. Vol. 52. P. 688-693.
- Thirumalachar M.J., Cummins G.B.* The taxonomic significance of sporogenous basal cells in the Uredinales // *Mycologia*. 1949. Vol. 41, N 4. P. 523-526.
- Thirumalachar M.J., Mundkur B.B.* Genera of rusts. II // *Indian Phytopath.* 1949. N 2. P. 193-244; III // *Ibid.* 1950. N 3. P. 4-42.
- Ziller W.G.* The tree rust of western Canada. *Environ. Can., For. Serv., Victoria, BC*. 1974. Publ. 1329. 272 p.